

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

THESE

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,
Hydrosciences, Environnement

**Besoins énergétiques et distribution spatiale du Flamant
rose (*Phoenicopterus roseus*) dans les salins de
Camargue, conséquences de la reconversion du site pour
la conservation de l'espèce**

Présentée par

Anne-Sophie DEVILLE

Soutenue publiquement le 13 décembre 2013 devant le jury composé de :

Frank d'Amico , Maître de conférences, Université de Pau et des pays de l'Adour, Pau	Rapporteur
Hervé Fritz , Directeur de recherche LBBE-CNRS, Lyon	Rapporteur
Jean-Yves Georges , Chargé de recherche IPHC-CNRS Strasbourg	Examineur
Frédéric Ménard , Directeur de recherche IRD, Sète	Examineur
Arnaud Béchet , Chargé de recherche Tour du Valat, Arles	Directeur de thèse
Michel Gauthier-Clerc , Directeur de recherche Tour du Valat, Arles	Co-Directeur de thèse
David Grémillet , Directeur de recherche CEFÉ-CNRS, Montpellier	Co-Directeur de thèse

RESUME

Comprendre et prédire l'impact des changements d'affectation des terres sur les espèces est fondamental pour réduire les effets négatifs sur la biodiversité. L'exploitation du sel de mer, menée dans des salins, a contribué à façonner des écosystèmes anthropisés abritant souvent une biodiversité remarquable. C'est notamment le cas de l'emblématique flamant rose (*Phoenicopterus roseus*) dans le bassin méditerranéen, les salins lui offrant à la fois des zones d'alimentation et de reproduction. Cependant, l'industrie salinière est aujourd'hui en profonde mutation. En Camargue (Sud de la France), les salins de Giraud, qui abritent l'unique site français de reproduction du flamant rose, ont récemment cessé leur production sur près de la moitié de la surface et la partie restante pourrait être convertie en vue d'autres activités. L'objectif de cette thèse est de comprendre et de prédire les impacts de ces changements sur la population nicheuse de flamants roses en utilisant un modèle mécaniste individu-centré. Ce modèle requiert notamment trois paramètres fondamentaux dont la détermination a structuré ce travail: i) l'efficacité d'ingestion du flamant en fonction de la densité et du type de proies, ii) les besoins énergétiques de l'espèce et iii) les facteurs environnementaux autres que la disponibilité alimentaire affectant la distribution des flamants dans les salins. Nos résultats mettent en évidence i) l'importance des proies présentes dans la colonne d'eau (e.g. *Artemia spp*), plus faciles à filtrer que celles contenues dans le sédiment (e.g. larves de chironomes), ii) une préférence pour les étangs de salinité basse et moyenne (<150 g.l⁻¹) et de forme géométrique simple (i.e. circulaire), iv) une plus grande sensibilité des mâles à une diminution de la ressource alimentaire dans les salins en raison de leurs besoins énergétiques plus élevés. Ces résultats ont permis de paramétrer un modèle mécaniste individu-centré qui offre un outil d'aide à la décision flexible pour penser et discuter du futur de la gestion des salins de Giraud. Nous encourageons l'utilisation de ce type d'outils prédictifs pour anticiper les effets des changements d'habitat sur la biodiversité et proposons des éléments de réflexion quant aux méthodes à employer pour anticiper ces impacts.

Mots-clés

Artemia spp, biologie de la conservation, écologie alimentaire, mesures compensatoires, modèles mécanistes individu-centrés, modèles énergétiques, MORPH, NicheMapper™, *Phoenicopterus roseus*, salins

ABSTRACT

Energetic needs and spatial distribution of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*), salt pans reconversion consequences for the conservation of the species.

Understanding and predicting the consequences of land-use changes on species are essential to decrease the negative effects on biodiversity. Salt harvesting in commercial saltpans shaped anthropogenic habitats harboring a typical biodiversity. This is particularly true for the emblematic Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Mediterranean basin, saltpans offering foraging and nesting sites to this species. Nevertheless, the saltpans industry currently undergoes profound changes. In the Camargue (southern France), the saltpans of Salin-de-Giraud, which hold the unique French breeding site of the Greater flamingo, recently ceased their activity over half of the surface. The remaining part could be used for other industrial activities. Here, we aim at understanding and predicting the impacts of these changes on the breeding flamingo population, using an individual-based mechanistic model. This model needs three key parameters, the determination of which structured this work: i) the flamingo' efficiency to ingest food in function of the type and the density of prey, ii) flamingo energy requirements, iii) others environmental factors than food resources explaining flamingos' distribution in the saltpans. Our results show i) the importance of prey in the water column (e.g. *Artemia spp.*), easier to filter for flamingos comparing to prey in the sediment, ii) a flamingo preference for simple shaped ponds (i.e. circular) with low and medium salinity (<150 g.l⁻¹), iii) a higher sensitivity of males to a decrease of food resources due to their higher energy requirements comparing to females. This study allowed implementing an individual-based mechanistic model providing a decision-making tool to discuss the future management of the saltpans of Salin-de-Giraud. Our study argues in favour of further use and development of this type of predictive tool to anticipate the effects of land-use changes on biodiversity. We also open up perspectives about the methods available to anticipate these impacts.

Key words

Artemia spp., biological conservation, foraging ecology, ecological compensation, individual-based mechanistic models, energetic models, MORPH, NicheMapper™, *Phoenicopterus roseus*, saltpans

Laboratoires : i) Centre de recherche La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles; ii) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CNRS UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, France

REMERCIEMENTS

Comme certains ne liront que cette partie pour y chercher leur nom (!), je vais m'efforcer de faire de mon mieux pour rendre à toutes les personnes auxquelles je dois beaucoup, la juste valeur de leur présence à mes côtés durant ces trois années. Pardon à ceux que j'aurais pu oublier, la liste est longue...

Je commencerai par mes trois directeurs de thèse, très complémentaires dans leur rôle. Arnaud merci beaucoup pour ton aide, ta confiance et ton commentaire favori « *Moi pas comprendre* » ! Michel, nos nombreuses discussions m'ont été précieuses, autant d'un point scientifique que personnel. Enfin, je remercie David, qui a su, malgré mes courts et trop peu nombreux passages au CEFÉ, être un directeur toujours présent et efficace.

Je remercie Frank d'Amico, Hervé Fritz, Jean-Yves Georges et Frédéric Ménard pour avoir accepté de se pencher sur ce travail et ce malgré leurs plannings chargés. J'espère que ce manuscrit éveillera leur intérêt.

Ce travail n'aurait pu se faire sans l'appui financier de la fondation MAVA mais aussi du FUI et de la région PACA dans le cadre du projet Salinalgue, mené notamment par Thomas Lasserre.

Plusieurs collaborateurs ont eu une part active dans ce travail :

- l'équipe du zoo de Bâle et plus particulièrement Fabia, Friederike et Christian
- Jean-Patrice Robin, fin expert en broyage d'oiseaux pour les dosages à l'IPHC de Strasbourg
- Richard Stillman pour son accueil et sa disponibilité pendant 2 mois à l'Université de Bournemouth
- Warren Porter et ses étudiants pour leur aide sur NicheMapper™
- La Réserve Nationale de Camargue pour les balades sur le Vaccarès au petit matin...

Merci à la toute l'équipe de la Tour du Valat et plus particulièrement à:

- Marion, chère amie et collègue de longue date, qui m'aura nourrie, corrigée, soutenue, écoutée, raisonnée, bref supportée ! Ton aide et ton soutien m'ont été précieux. A nous deux le bureau ne manquait jamais de chocolats ou autre confiseries réconfortantes.
- Isa, un sacré coup de cœur amical. Entraînées dans la même « aventure », on aura bien « rigoulé » pendant deux ans ! Ta blague du chocolat entre les dents reste ma préférée !
- Ma chère Flo pour ton rire (et nos fous rires), nos longues discussions, tes twixs et surtout ton petit air moqueur lors de nos entrées intempestives dans ton bureau.

- Mes deux mamans d'adoption, Marie et Mireille, qui m'alimentaient à coup de biscuits lorsque je passais devant leur porte.
- Patrick pour nos discussions passionnantes notamment lors des trajets pour se rendre aux réunions Salinalgue.
- Aux ornithos infailibles et parfois confidents : Yves, Thomas G. et B.
- Aux deux meilleurs représentants de l'humour local : Damien (au passage encore merci pour le petit remontant de midi moins 5 !) et Antoine, venu creuser sous les roues de ma kangoo prise dans la vase une après-midi de mars 2012.
- Elvin, Seb, Rémi, Olivier A., Olivier B. , Joc et JP
- Olivier P., c'est dommage on commençait tout juste à se comprendre !
- Merci aux stagiaires venus m'appuyer notamment Manon, Sophie et Charlotte.

Il y a aussi les personnes extérieures qui ne connaissent que de loin ce qu'a été ma vie ici mais qui pourtant m'ont apporté leur soutien et leur amitié :

- Ma plus vieille copine Alice, 17 ans de confidences, de joie, de coups de gueule, de coups de cœur et de coups dans l'nez !
- Merci aux deux copines devenues mères pendant ma dernière année de thèse : Mathilde (promis je ne révélerai jamais ta vie antérieure à Jeanne), Aline (merci pour ce moment de solitude vécu à ton mariage lorsque je répondais pour faire court aux invités qui me demandaient ce que je faisais que j'étudiais les *flamants* – NB : Aline est flamande... !).
- Mon Sébas, bientôt Papa.
- Steph, Léa, Lucille (qui, alors en stage dans un bureau d'études, m'avais prédit qu'un jour je travaillerai en Camargue !)
- A la bande des années fac : Emeline, Pierrot, Nico, Céline, Amel, Seb et toute la fine équipe bandolaise
- Tatie Clara rencontrée sur mon premier colloque en Sardaigne, venue à ma rescousse lorsque je demandais l'hôtel avec ma valise à roulette et mon sac à dos en pleine salle de conférence !

Trois ans de thèse, ce sont aussi trois ans de rencontres plus ou moins insolites : Steph, grand philosophe camarguais, un ingénieur du son allemand avec qui j'ai du patienter des heures au bord du Fangassier en jouant à pierre/feuille/ciseaux un soir de fèria de Nîmes, Paola et son adorable petit bout Angelina qui m'ont accueillie en Angleterre, la coloc' de Strasbourg lors de mes manip à l'IPHC, et surtout Alan Johnson avec qui j'ai eu un plaisir immense à discuter, au bord du Fangassier avec des jumelles ou au coin d'un feu au Sambuc. Merci également aux artistes du coin et au-delà : Cyril, les deux Jean et Morgan.

Un immense merci à Anaïs, qui m'a offert le gîte et le couvert pendant les dernières semaines, et surtout qui a supporté mes razzias dans son frigo tout en promettant d'aller faire des courses (précisons qu'Anaïs habitant à 30 km d'Arles, un frigo plein est toujours précieux...). Notre amitié en aura fait du chemin depuis ce petit matin sur un bateau de la Réserve au fil des eaux du Vaccarès...

Je remercie également les inconditionnelles de la famille, qui me connaissent depuis mes débuts ! Claudie, Suzanne et Claudette.

Enfin, je terminerai par ma famille à qui je dois beaucoup, tout particulièrement mes deux frères qui vont enfin comprendre ce que je faisais pendant trois ans (!) et mes chers parents pour l'éternel soutien et la confiance qu'ils m'accordent.

Merci à la Camargue, ses oiseaux, ses paysages et ses mystères... Et au bonheur de vous y croiser à nouveau !

A mon grand-père,

Table des matières

Introduction	11
I. Economie, utilisation des terres et biodiversité : des liens étroits	12
II. Des activités économiques bénéfiques à une certaine forme de biodiversité.....	16
III. Compensation écologique et conflits entre activités humaines et conservation de la biodiversité.....	31
IV. Le cas des salins de Giraud	33
Chapitre 1	45
I. Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires	45
1. Origine des mesures compensatoires	46
2. Choix actuels des mesures compensatoires	48
3. Les modèles prédictifs comme nouvel outil dans la mise en place des mesures compensatoires.....	49
4. Conclusion	52
5. Lien avec les changements de gestion dans les salins de Giraud.....	53
II. [Article 1-Review] Combining correlative and mechanistic species distribution models to improve ecological compensation.....	55
1. Introduction	56
2. Ecological compensation: where is science?	58
3. Species distribution models: relative payoffs of correlative and individual-based mechanistic approaches.....	61
4. How to make the best use of correlative and mechanistic models to implement compensation?	78
5. Conclusion	80
Chapitre 2	83
I. Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose, paramètre clé pour la modélisation mécaniste.....	83
1. La réponse fonctionnelle : généralités	84

2.	La réponse fonctionnelle chez le flamant rose	88
3.	Conclusion	90
II.	[Article 2] Non-linear feeding functional responses in the Greater Flamingo (<i>Phoenicopterus roseus</i>) predict immediate negative impact of wetland degradation on this flagship species	93
Chapitre 3		119
I.	Besoins énergétiques des flamants et conséquences d'événements climatiques extrêmes	119
1.	Evènements climatiques extrêmes et conséquences sur les populations naturelles... 120	
2.	Le modèle thermodynamique NicheMapper™ : principe général..... 124	
3.	Hivers 1985 et 2012 : deux vagues de froid majeures en Camargue et conséquences sur la population de flamants roses..... 128	
4.	Conclusion	132
II.	[Article 3] Impacts of extreme climatic events on the energetics of long-lived vertebrates_The case of the Greater Flamingo (<i>Phoenicopterus roseus</i>) facing cold spells in the Camargue	135
Chapitre 4		165
I.	Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud.....	165
II.	[Article 4] Salinity, pond morphology and <i>Artemias</i> densities as main predictors of the Greater Flamingo (<i>Phoenicopterus roseus</i>) distribution in the saltpans of Salin-de-Giraud.....	171
Chapitre 5		199
I.	Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations	199
1.	Brefs rappels sur les changements de gestion dans les salins de Giraud et objectifs du chapitre.....	200
2.	Distribution et effectifs des flamants dans les étangs des salins de Giraud avant et après changements de gestion	201
3.	Le modèle mécaniste MORPH : fonctionnement général	203
4.	Adaptation au système flamant rose/salins de Giraud.....	206

5. Calibration/validation du modèle MORPH	210
6. Résultats	211
7. Discussion.....	212
8. Conclusion	216
II. [Article 5] Modeling the effects of land-use changes on wild populations: The case of the Greater Flamingo (<i>Phoenicopterus roseus</i>) in the Camargue salt pans.....	217
Discussion et perspectives.....	249
Bibliographie.....	267
Annexes.....	291

Table des Tableaux

Table I.1. Description of most widely used individual-based mechanistic models.	72
Table II.1. Model selection for types I, II and III functional responses of flamingo feeding on <i>Artemias</i>	105
Table II.2. Model selection for types I, II and III functional responses of flamingo feeding on Chironomid larvae.	108
Table II.3. Maximum likelihood estimate from logistic regression of proportion of Chironomid larvae eaten as a function of initial larvae density by flamingos for the natural range of densities.	110
Table II.4. Model selection for types I, II and III functional responses of flamingo feeding on rice seeds.	111
Table II.5. Maximum likelihood estimate from logistic regression of proportion of rice seeds eaten as a function of initial seeds density by flamingos.	113
Table II.6. Overall summary of results for functional responses of flamingos feeding on <i>Artemias</i> , Chironomid larvae and rice seeds.	113
Tableau III.1. Paramètres principaux du sous-modèle A) climatique, B) animal utilisés dans NicheMapper™.	127
Table III.2. (NicheMapper™) Parameters used in the endotherm model for flamingos.	147
Table III.3. Lipid and protein stores for six flamingos dead in the cold spell of February 2012.	151
Table III.4. Sensitivity analysis for the daily energy requirements of flamingos in the Camargue.	157
Table III.5. Sensitivity analysis for the daily energy requirements of flamingos wintering in the Camargue in January 1985 and February 2012.	158
Table IV.1. Predictor environmental variables included in models to explain the number of flamingos in the salt pans of Salin-de-Giraud.	178
Table IV.2. Interactions included in the Generalized Lineal Mixed Models to explain the number of flamingos in the salt pans of Salin-de-Giraud.	178
Table IV.3. Dry weight of adult and juvenile <i>Artemias</i> and of Chironomid larvae based on length-dry mass relationship.	180
Table IV.4. Forward step-wise models selection obtained from Generalized Lineal Mixed Models to explain the number of flamingos in the salt pans of Salin-de-Giraud.	184
Table IV.5. Model averaging on the three best models obtained from Generalized Lineal Mixed Models to explain the number of flamingos in the salt pans of Salin-de-Giraud.	187
Table IV.6. Model selection assessing the effect of <i>Artemias</i> and Chironomid larvae densities, pond shape, pond salinity and the interaction between pond area and pond salinity on the distribution of Greater flamingos in 25 ponds in the salt pans of Salin-de-Giraud.	192
Table V.1. Prey density as a function of salinity class.	227
Table V.2. Prey component density in kJ/prey.	228

Table des Figures

Figure 1. Evolution de la surface forestière et de la population en France du 16 ^{ème} au 20 ^{ème} siècle.	30
Figure I.1. Comparison between correlative (CSDMs) and individual-based mechanistic models (IBMMs).	66
Figure I.2. Basic principle of an individual-based mechanistic approach.	70
Figure I.3. Percentage of publications containing in their title, abstract or keywords, the terms of 'individual-based model' or 'agent-based model' or 'ecophysiological models' or 'process-based model' or 'process based models' associated to 'mechanistic model', since 1980.	71

Figure I.4. Example of the successful use of an IBMM to implement mitigation measures.....	78
Figure II.1. Réponse fonctionnelle du prédateur à la variation de la densité des proies.....	87
Figure II.2. Intake rate (number of <i>Artemias</i> consumed per second) of flamingos as a function of <i>Artemias</i> density (number of <i>Artemias</i> per patch).....	106
Figure II.3. Intake rate (number of Chironomid larvae consumed per second) of flamingos as a function of Chironomid density (number of Chironomid larvae per patch).....	109
Figure II.4. Intake rate (number of rice seeds consumed per second) of flamingos as a function of rice seeds density (number of rice seeds per patch).	112
Figure III.1. Colonies de chauves-souris du genre <i>Pteropus spp.</i> affectées et non affectées en fonction de la température enregistrée à proximité durant la canicule de janvier 2002 dans le sud-est de l’Australie.	121
Figure III.2. Evolution de la masse corporelle, de la vitesse de la perte de masse corporelle spécifique (dm/mdt) et des concentrations plasmatiques d’acide urique et de β -hydroxybutyrate (β -OHB) au cours du jeûne prolongé chez le poussin de manchot royal.....	123
Fig. III.3. Représentations schématiques du sous-modèle animal ainsi que des différents échanges de chaleur (a) et de masse (b) existants entre l’organisme et son environnement.	126
Figure III.4. Représentation schématique des échanges de chaleur entre la patte et l’environnement.	127
Figure III.5. Temperatures during the cold spells: in January 1985 and February 2012.....	142
Figure III.6. Comparison of the lipid/protein ratio between mallards in different phases of fasting (fed, in phase II or in phase III, data from Robin et al. 1999), woodcock (fed or dead during a cold spell, data from Peron et al. 2011) and flamingos died during the cold spell in February 2012.....	152
Figure III.7. Comparison of flamingos weights between flamingos dead in good body condition and flamingos dead during cold spells in the Camargue.	153
Figure III.8. Energy requirements predicted by the model NicheMapper™ for males and females flamingos living in the Camargue from January 1980 to April 2012.....	155
Figure III.9. Cohen’s d tests testing the parameters explaining sexual dimorphism in flamingos.	160
Figure IV.1. Location and survey ponds in the saltpans of Salin-de-Giraud.	175
Figure IV.2. Estimates (\pm SE and \pm 95% confidence interval) of the effects retained in the best model in the 84 ponds of the saltpans of Salin-de-Giraud saltpans in the Camargue from 1991 to 2007.....	188
Figure IV.3. Flamingos number in function of the salinity class (A) and the MSI (B).	189
Figure IV.4. Model cross-validation using counts data from May 2008.	190
Figure V.1. Proportion de flamants avant changements de gestion dans les salins de Giraud en fonction de la salinité des étangs (proportions calculées sur 18 mois de mai de 1991 à 2008).	202
Figure V.2. Séquence des évènements durant chaque pas de temps.	206
Figure V.3. Séquence des évènements durant chaque pas de temps (=1h). Adaptation de la Figure V.2 pour le cas du système flamant rose/salins de Giraud.....	209
Figure V.4. Les différentes étapes de la reproduction du flamant lors d’une simulation MORPH.	210
Figure V.5. The saltpans of Salin-de-Giraud (Camargue, southern France).....	222
Figure V.6. The different ponds of the saltpans of Salin-de-Giraud.....	223
Figure V.7. Additional energy requirements of parents associated to chick provisioning.	231
Figure V.8. Wilcoxon test results between predicted and observed distributions in each pond of the saltpans of Salin-de-Giraud.	237
Figure V.9. Wilcoxon tests results for predicted versus observed flamingo distributions at ponds of the saltpans of Salin-de-Giraud grouped by salinity class.	239
Figure V.10. MORPH simulations on the saltpans of Salin-de-Giraud.....	240
Figure V.11. Proportion of time spent feeding (%), A) for males, B) for females (average across 50 birds)	241

Figure V.12. Daily energy consumption rate (kJ) A) for males, B) for females (averaged across 50 birds).....	242
Figure V.13. Saltpans surface and breeding adult flamingos survival probability.....	243
Figure 2. Evolution du succès de reproduction en Camargue depuis 1945.....	258

Tableau des Cartes

Carte 1. Distribution des salins dans le bassin méditerranéen dans les années 90.....	27
Carte 2. Localisation des salins de Giraud en Camargue.	33
Carte 3. Les unités de gestion des salins de Giraud.	40
Carte 4. Répartition des effectifs de flamants dans les salins de Giraud avant changements de gestion.	203
Carte 5. Localisation et salinités de la majorité des étangs en Camargue (salinités de janvier 2002).	255
Carte 6. Salins abandonnés et salins convertis en aquaculture dans le bassin méditerranéen à la fin des années 90.....	260

Tableau des Annexes

Annexe 1. Paramètres utilisés dans le modèle NicheMapper™.....	292
Annexe 2. Paramètres utilisés dans le modèle MORPH.....	297
Annexe 3. Liste des communications	309

Liste des publications

Chapitre I

Article 1 : Anne-Sophie Deville, Eric Meineri, David Grémillet, Michel Gauthier-Clerc, Arnaud Béchet. Species distribution models as powerful tools to implement compensation measures. Soumis à *Biological Reviews*

Chapitre II

Article 2 : Deville A-S., Grémillet D., Gauthier-Clerc M., Guillemain M., Von Houwald F., Gardelli B. & Béchet A. Non-linear feeding functional responses in the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) predict immediate negative impact of wetland degradation on this flagship species. *Ecology & Evolution*. 3:1413-1425

Chapitre III

Article 3 : Anne-Sophie Deville, Sophie Labaude, Jean-Patrice Robin, Arnaud Béchet, Michel Gauthier-Clerc, Warren Porter, Megan Fitzpatrick, Paul Mathewson & David Grémillet. Impacts of extreme climatic events on the energetics of long-lived vertebrates_The case of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) facing cold spells in the Camargue. *En préparation*.

Chapitre IV

Article 4 : Anne Sophie Deville, Manon Annetin, Arnaud Béchet, Jean Paul Rullmann, Michel Gauthier-Clerc, David Grémillet and Patrick Grillas. Salinity, pond morphology and *Artemias* densities as main predictors of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) distribution in the saltpans of Salin-de-Giraud. *En préparation*.

Chapitre V

Article 5 : Anne-Sophie Deville, Richard A. Stillman, Jean-Paul Rullmann, Olivier Boutron, David Grémillet, Michel Gauthier-Clerc, Sylvain Maillard & Arnaud Béchet: Modeling the effects of land-use changes on wild populations: The case of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Camargue saltpans. *En préparation*.

« Quand les mystères sont très malins, ils se cachent dans la lumière ; l'ombre n'est qu'un attrape-nigaud. La Camargue est un delta, le dépotoir d'un fleuve, son alcôve. Jusque-là il a coulé, rapide, sans avoir le temps de faire de la métaphysique ; il a vécu. Dans ce delta, il est sur sa fin, il va disparaître dans la mer, alors il s'alanguit, il flâne, il se partage, il se love sur lui-même, il rumine, il hésite, il récapitule; tout ce qu'il a jusqu'ici charrié, il le compulse, il le mélange, il en tire gloire ».

Jean Giono, « Camargue », 1960



Embouchure du Grand Rhône (Crédit : Jean E. Roché)

Introduction

I. Economie, utilisation des terres et biodiversité : des liens étroits

Quatre-vingt-trois pour-cent de la surface de la terre est marquée d'une manière ou d'une autre par l'action de l'homme (Sanderson et al. 2002). Or, les changements d'affectation des terres sont l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité (Sala et al. 2000). Une combinaison de facteurs explique les modifications d'utilisation des terres. On distingue en général les facteurs proximaux (i.e. directs ou locaux) des facteurs sous-jacents (i.e. indirects et globaux, Lambin and Geist 2007). Les facteurs proximaux (nature du terrain, politique locale) déterminent comment et pourquoi l'utilisation des écosystèmes est modifiée localement alors que les facteurs sous-jacents (choix politiques à l'échelle nationale, contexte international, globalisation du marché) conditionnent le contexte global et les forces qui sous-tendent ces changements à l'échelle locale. Les facteurs sous-jacents sont le déterminant principal des modifications d'utilisation des terres, amplifiant ou atténuant les facteurs proximaux. Parmi l'ensemble de ces facteurs, les conditions politiques et socio-économiques occupent une place prépondérante (Lambin et al. 2001).

Ainsi, agriculture, transport, production énergétique, industries, exploitation minière ou encore urbanisation, façonnent l'environnement et sont intimement liés à la conjoncture politico-économique d'une région. La dynamique des écosystèmes est donc en grande partie soumise à la dynamique politique et/ou économique d'un pays et connaître les relations entre écosystèmes et économie est fondamental pour expliquer l'évolution de la biodiversité. Cette dernière est souvent caractérisée par une succession de périodes de relative stabilité suivies de changements, certains pouvant être d'origine économique et/ou politique, avec des conséquences possibles à long terme (Dearing et al. 2010, Lambin and Meyfroidt 2010).

Les changements d'origine économique et/ou politique peuvent être progressifs, comme les évolutions démographiques et les processus d'industrialisation. En effet, le développement

socio-économique d'un pays suit généralement une succession de phases (Rostow 1961) qui auront des effets distincts sur la dynamique du paysage (Warnock et al. 2002, Liu and Diamond 2005, Mitralias 2013). Ces changements peuvent également être brutaux, comme en période de guerres, de crises financières, de changements politiques importants, de crises économiques, d'épidémies ou encore de progrès technologiques majeurs. Enfin, des changements sur la dynamique des paysages peuvent avoir pour origine une combinaison de bouleversements agissant à différentes vitesses (Vallauri et al. 2002).

Parmi les changements politico-économiques progressifs, les processus d'industrialisation, associés à une augmentation démographique et au phénomène de mondialisation, ont des conséquences majeures sur la dynamique des paysages. Le même schéma est souvent retrouvé : une migration des zones rurales vers les zones urbaines suivie d'un abandon de l'agriculture traditionnelle au profit des métiers manufacturiers, du tertiaire et d'une agriculture intensive (Rostow 1961). Les conséquences écologiques sont notamment un regain de l'espace occupé par la forêt (i.e. phénomène de « la transition forestière », Rudel et al. 2005) et un étalement urbain, très souvent vers les espaces littoraux. Ainsi durant les années 1990, 38% des pays dans le monde ont connu une augmentation de leur surface forestière (FAO 2011).

En Chine, la migration du milieu rural vers les villes du littoral, liée en grande partie à la recherche d'emploi, représente la contribution principale à l'augmentation de la population urbaine mondiale en 2007 (>50%; UNFPA 2007). A Porto Rico, la forêt a avancé de plus de 30% en 10 ans alors que les espaces littoraux sensibles (e.g. mangroves) sont menacés par le développement socio-économique lié au tourisme et aux activités industrielles (Pares-Ramos et al. 2008).

L'impact de la transition forestière sur la biodiversité varie en fonction des cas. Pour beaucoup de sites, les espèces endémiques avaient disparu dès la conversion précédente des forêts anciennes en espaces cultivés alors que les espèces invasives se sont installées dans les habitats perturbés. Ainsi, le retour de la forêt ne s'accompagne pas toujours d'un retour à un

niveau de biodiversité équivalent à celui existant avant l'exploitation de celle-ci (Vallauri et al. 2002).

La mondialisation du commerce a de multiples conséquences sur la biodiversité. La surpêche en est l'un des meilleurs exemples. Cette activité est devenue la cause de mortalité majeure au sein de nombreuses populations de poissons, le taux de mortalité pouvant être augmenté d'un facteur quatre comparé à la mortalité naturelle pour les populations les plus exploitées (Mertz and Myers 1998). L'essor de la pêche industrielle a été facilité par les subventions apportées au fioul, à la construction de bateaux, à la mécanisation des instruments de pêche et aux moyens de transport et de conservation des produits, mais aussi par la structuration d'un marché international qui a renforcé la circulation des produits halieutiques à travers le monde (Godfrey 2000). Le phénomène a également gagné les pays émergents. La pêche traditionnelle quant à elle, souffre souvent de la concurrence des grandes multinationales qui, *de facto*, pillent les réserves halieutiques des pays émergents (Sunderlin et al. 2001).

Une transition économique progressive peut toutefois s'accompagner d'effets positifs sur l'environnement. La Chine par exemple, en pleine croissance économique, a augmenté le nombre de réserves naturelles sur son territoire depuis 1994 (Li et al. 2013). Mais cet investissement massif ne doit pas cacher la destruction d'autres sites naturels pour les besoins de son industrialisation (Liu and Diamond 2005).

Quant aux bouleversements politico-économiques brutaux, ils conduisent souvent à une redistribution soudaine dans l'affectation des terres, associée soit à une surexploitation des ressources, soit au contraire à l'abandon des terres auparavant exploitées.

La crise financière au Vénézuéla en 1983, par exemple, a eu d'importants effets négatifs sur les ressources naturelles (Rodriguez 2000). La nouvelle politique mise en place visant à augmenter les exportations a conduit à une surexploitation des terres. L'utilisation des

ressources naturelles s'est ainsi fortement intensifiée sans être accompagnée d'un cadre politique solide, ce qui s'est révélé catastrophique pour la biodiversité. Par ailleurs, au Cameroun, la crise financière internationale de 2008 a conduit à une diminution de la demande de bois provoquant l'arrêt des exploitations forestières et le licenciement du personnel. La population, dont les conditions de vie se sont détériorées, s'est tournée vers le braconnage et l'agriculture itinérante sur brûlis (Sayer et al. 2012).

A l'inverse, des évènements politiques majeurs ont conduit à l'abandon massif de territoires exploités. Ainsi la chute du bloc soviétique a conduit à une réorganisation importante de l'usage des terres, principalement par un regain de la forêt sur les anciennes fermes agricoles intensives. Ceci a eu pour conséquences une amélioration de la qualité de l'eau et de la stabilité des sols, une meilleure séquestration du carbone et la création d'habitats supplémentaires pour la faune et la flore (Pekarova and Pekar 1996, Vuichard et al. 2009). Les conséquences de ce bouleversement socio-économique ont été d'autant plus massives qu'elles concernaient 1/6 de la surface de la Terre (Hostert et al. 2011).

L'introduction accidentelle d'espèces dans un écosystème peut être due à une évolution soudaine du marché. L'introduction au 19^{ème} siècle du ragondin (*Myocastor coypus*), originaire d'Amérique du Sud, en Europe devait permettre de produire de la fourrure bon marché. Mais l'arrêt brutal des élevages au moment de la crise de 1929 a provoqué la libération de nombreux individus dans la nature. Le ragondin, parfaitement établi en Europe, est à l'origine de nombreux dégâts sur les écosystèmes : destruction de roselières, de digues, risques sanitaires et compétition avec des espèces locales (Leppc et al. 2002).

Les crises économiques peuvent aussi affecter les ressources financières attribuées à la gestion et à la protection de l'environnement. En Russie, de nombreux programmes de conservation ont subi un tarissement des subventions durant la crise économique du début des années 1990 (voir par exemple Birstein 1993 pour le cas d'espèces marines protégées). On assiste ainsi souvent durant ces périodes de crise à un désengagement des Etats dans la

protection de l'environnement. La Grèce par exemple, connaît actuellement une profonde remise en cause des dispositions législatives et réglementaires qui limitaient la surexploitation des ressources naturelles. La constitution grecque, qui empêchait l'exploitation privée du littoral et des espaces forestiers, a récemment été modifiée, rendant possible l'utilisation de ces espaces sans aucun contrôle de l'Etat (Mitralias 2013). En Espagne, l'Etat pour combler ses déficits, est actuellement en train de vendre à des promoteurs privés 14 000 ha d'espaces naturels en Andalousie, dont 90% sont situés sur le territoire d'un parc naturel (Le Monde 2013).

Notre capacité à prédire les évolutions des écosystèmes et de la biodiversité associée est donc nécessairement contrainte par l'incertitude apportée par les bouleversements politico-économiques. Comprendre les relations complexes qui lient économie et utilisation des habitats est donc essentiel, afin d'anticiper les changements politiques et de proposer des mesures de gestion qui minimisent les « surprises écologiques » (McBride et al. 2007). Dans certains cas cependant, économie, utilisation des habitats et biodiversité peuvent présenter des liens positifs, certaines espèces étant favorisées par une activité économique particulière.

II. Des activités économiques bénéfiques à une certaine forme de biodiversité

De nombreuses espèces animales et végétales associées à des entités paysagères remarquables dépendent directement du maintien d'activités économiques qui façonnent ces habitats. Ces activités, soumises aux fluctuations politico-économiques, peuvent alors avoir d'importantes conséquences sur la stabilité de cette biodiversité.

Les bénéfices que représentent ces activités économiques sur la biodiversité peuvent relever soit i) de la création et/ou du maintien d'habitats particuliers, ii) d'une action de régulation de populations naturelles ou encore iii) de l'introduction accidentelle ou volontaire d'une nouvelle espèce qui peut profiter à des espèces locales. Par ailleurs, parmi les activités à

l'origine de la création et/ou du maintien d'habitats, il convient de distinguer pour la faune les habitats créant des zones d'alimentation, de repos et/ou de reproduction.

1. Activités économiques à l'origine de la création et/ou du maintien d'habitats particuliers

L'agriculture, l'aquaculture, le pastoralisme, la saliculture et dans une moindre mesure l'écotourisme, sont des exemples d'activités pouvant créer et/ou maintenir des habitats favorables.

L'agriculture est certainement l'activité ayant eu l'un des plus forts impacts sur les aires de répartition de certaines communautés végétales et animales à travers le monde. Elle a en effet favorisé de nombreuses espèces et contribué à générer la biodiversité actuellement observée dans de nombreuses régions du globe. Concernant ses effets positifs sur la biodiversité, il convient toutefois de distinguer l'agriculture traditionnelle de l'agriculture intensive. L'agriculture traditionnelle, formant des paysages de bocages et de prairies, a augmenté la proportion d'habitats favorables aux espèces qui vivent dans des espaces ouverts, notamment de nombreux passereaux (e.g. le moineau friquet *Passer montanus*, la fauvette grisette *Sylvia communis* ou encore le bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*, Paracchini et al. 2008). Les zones de polycultures traditionnelles sont parmi les paysages semi-naturels qui abritent une importante richesse spécifique (Paracchini et al. 2008).

Depuis les années 1950, la mécanisation puis l'intensification agricole ont entraîné simultanément un agrandissement des parcelles agricoles et l'abandon des zones les moins propices à l'agriculture intensive (i.e. les zones de cultures traditionnelles, Krebs et al. 1999). L'agrandissement des parcelles de cultures intensives de céréales et de prairies a eu pour conséquences d'une part le déclin des espèces spécialistes des milieux de bocage et de prairies en particulier les oiseaux, Donald et al. 2001) et d'autre part une augmentation significative des capacités d'accueil pour d'autres cortèges d'oiseaux, plus généralistes (e.g. les oies, Fox et al.

2005). Les surfaces forestières des zones de basse et moyenne montagne, peu favorables à la pratique de l'agriculture intensive, ont alors connu un regain important de la forêt avec des effets néfastes sur les espèces spécialistes des milieux ouverts (Pignard 2000).

Bocages du Morvan (Bourgogne) à gauche et agriculture intensive en Californie, à droite



(Crédit : Bourgogne Nature)



(Crédit : Jupiterimages)

Les grandes exploitations intensives évitent en partie le fractionnement d'unités paysagères sur de vastes surfaces. En Europe les exploitations agricoles restent en effet la principale cause d'utilisation du territoire, avec 43% du territoire européen cultivé en 2001 (*Food and Agriculture organisation, www.fao.org*). Ces habitats représentent des zones d'alimentation et de repos pour certaines espèces d'oiseaux migratrices lors de haltes migratoires ou en hivernage (parmi lesquels les grues cendrées *Grus grus*, pigeons ramiers *Columba palumbus*, grives musiciennes *Turdus philomelos*, alouettes des champs *Alauda arvensis*, pipits farlouse *Anthus pratensis* et pluviers dorés *Pluvialis apricaria*, Maeda 2001). L'oie des neiges (ou oie blanche du Canada, *Chen caerulescens*) quant à elle, se nourrit majoritairement dans les champs de maïs et de blé en Amérique du Nord lors de sa migration et en hivernage (Abraham et al. 2005). En Europe, les oies cendrées et les cygnes plus particulièrement ont vu leurs distributions changer et leurs effectifs fortement augmenter suite aux récents développements agricoles (Musil and Fuchs 1994, Chisholm and Spray 2002, Fox et al. 2005). Certaines de ces espèces ont des effectifs en constante augmentation et pourraient même causer

des problèmes économiques de par leur présence accrue dans les zones agricoles (Parrot et McKay 2001).

La richesse spécifique reste cependant nettement moindre au sein des exploitations agricoles intensives comparée à celle des zones de bocages et prairies de l'agriculture traditionnelle (Matson et al. 1997). Les équilibres établis entre biodiversité et agriculture restent ainsi fragiles, en raison notamment de leur sensibilité à un marché mondialisé en constante évolution (voir **encadré 1**).

Encadré 1. L'agriculture face à l'humeur changeante du marché.

Les équilibres établis entre populations naturelles et espaces agricoles restent provisoires notamment car ils sont tributaires des aléas d'un marché mondialisé.

La modernisation de l'agriculture dans les années 50 devait permettre de faire face à la diminution des prix agricoles (baisse de 56 % au cours des cinquante dernières années, Lambin and Geist 2007). Depuis, l'économie agricole s'est organisée en filières qui poussent à une spécialisation du système de production et à son uniformisation régionale où les petites exploitations traditionnelles ne sont plus compétitives. La déprise agricole actuellement constatée dans de nombreuses régions a des conséquences majeures sur les paysages (augmentation des surfaces boisées, non entretien du bocage et réduction de la gamme des cultures) et donc sur les répartitions d'espèces (MacDonald et al. 2000).

L'engouement soudain autour des biocarburants dans les années 2000 a provoqué une hausse des prix du marché mondial de l'alimentation de 75% et une extension des cultures destinées à leur production. La demande croissante en biocarburants a accéléré la destruction de la forêt primaire dans les zones tropicales et la création de plantations de palmiers, tout spécialement en Asie du Sud-Est. Ces monocultures pourraient aussi entraîner une diminution significative de la biodiversité et l'érosion des sols.

En France, la vigne, au vu de son implantation sur le territoire français (840 000 hectares) et en tant que plante pérenne, joue un rôle paysager essentiel et abrite une biodiversité remarquable (notamment d'importantes populations de petit gibier). Mais la concurrence extérieure et la hausse du prix des parcelles liées à la pression foncière conduit aujourd'hui à une déprise importante de la filière viticole, mettant en péril la biodiversité associée (Ponce-Boutin et al. 2006).

Les zones humides artificielles à vocation agricole sont particulièrement favorables à la création d'habitats, notamment pour l'avifaune. Ces espaces fournissent des habitats d'alimentation, de repos et de reproduction (Elphick 2000, Tourenq et al. 2001). Parmi les pratiques agricoles en zones humides, les rizières sont d'une grande importance pour beaucoup d'oiseaux d'eau (Fasola and Ruiz 1996, Elphick 2000, Maeda 2001, Czech and Parsons 2002) et sont considérées à ce titre comme le type d'agriculture le plus bénéfique à ces espèces (King et al. 2010). De plus, dans les zones souffrant d'épisodes de sécheresse, ce type d'agriculture peut jouer un rôle de refuge pour les oiseaux d'eau en cas d'assèchement des zones humides naturelles (Tourenq et al. 2001; Rendon et al. 2008). Ainsi, l'Ibis falcinelle (*Plegadis falcinellus*), qui avait disparu de la péninsule ibérique, constitue aujourd'hui la plus importante population nicheuse d'Europe de l'ouest dans la zone humide de La Doñana (Espagne, Toral et al. 2012). Hors période de reproduction, les ibis profitent en effet de la présence de riz après la récolte. Cependant, les prochaines réformes de la Politique Agricole Commune pourraient entraîner une diminution des surfaces rizicoles avec des effets négatifs prévisibles sur la survie de la population d'ibis ibérique (Toral et al. 2012). Enfin, les rizières semblent aussi avoir un rôle fondamental dans la distribution actuelle de la mouette rieuse (*Larus rudibundus*), du héron cendré (*Ardea cinerea*) et de la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*), y compris en Espagne (Rendon et al. 2008).

Dans le bassin du Colorado (Etats-Unis) de nombreuses espèces avicoles ont connu une augmentation importante de leurs effectifs grâce à l'extension des zones irriguées. Les oiseaux d'eau trouvent en effet, dans cet écosystème totalement façonné par l'homme, des sites d'alimentation stables dans les larges canaux d'irrigation constamment en eau, et des sites de repos dans les marécages (Hinojosa-Huertaa et al. 2013). Certaines espèces sont même aujourd'hui presque totalement dépendantes de l'activité agricole du bassin du Colorado pour leur alimentation comme la grue du Canada (*Grus canadensis*), l'oie rieuse (*Anser albifrons*) et l'oie des neiges (*Chen caerulescens*). Par ailleurs, de nombreux passereaux tels que l'hirondelle à ailes hérissées (*Stelgidopteryx serripennis*) et le Carouge à tête jaune (*Xanthocephalus*

xanthocephalus) profitent de l'irrigation des parcelles pour se nourrir d'invertébrés (Hinojosa-Huertaa et al. 2013).

Oies des neiges (Chen caerulescens) dans un champ près de la Baie de Chesapeake



(source : The Chesapeake Bay program)

Le pastoralisme est une activité économique devenue fondamentale pour le maintien de milieux ouverts favorables à certaines espèces pour leur alimentation, leur repos et/ou leur reproduction. L'élevage extensif a en effet une grande capacité d'entretien d'habitats naturels ou semi-naturels sur de vastes surfaces. Il participe ainsi au maintien de prairies humides, de pelouses sèches ou de prairies d'altitude auxquelles est associée une biodiversité remarquable. Enfin, cette activité peut aussi être efficace dans la prévention des incendies de forêts.

L'élevage ovin a un rôle fondamental dans le maintien des steppes caractéristiques au Causse Méjan (Cévennes). Ces dernières étaient fortement menacées à la fin du 20^{ème} siècle. Le marché du bois florissant conduisant au reboisement par des pins noirs (*Pinus nigra*) dans les années 1970 avec l'aide du Fonds Forestier National et les contraintes imposées à l'élevage ovin laitier par la Société Roquefort avaient fortement réduit la pression pastorale sur les parcours (Lepart et al. 2001). Depuis les années 2000, les pins sont devenus fertiles et colonisent spontanément les parcours, mettant en danger certaines espèces animales et végétales

spécialistes des milieux ouverts comme l'Œdicnème criard (*Burhinus oedicnemus*) ou l'Adonis printanier (*Adonis vernalis*), cette dernière étant une plante présente en France uniquement dans les Grands Causses (Lepart et al. 2001).

Ainsi, le retour du pastoralisme depuis la fin du 20^{ème} siècle a non seulement permis de maintenir ces habitats ouverts, mais aussi de limiter les zones en cours d'enrésinement (McFarlane and Boxall 1996). A la fin des années 90, 2/3 de la population des Causses vit de l'élevage et 85% de leur surface correspond à des terres de parcours. Par ailleurs, cette activité a participé indirectement au retour du Vautour fauve (*Gyps Fulvus*), disparu dans les années 40 et réintroduit dans les années 70 (Bagnolini 2006). Outre son empoisonnement, sa disparition était également due aux effets socio-économiques à l'origine de la forte diminution de l'élevage traditionnel dans les Cévennes. La diminution de l'utilisation des parcours par les ovins a conduit à une diminution des carcasses disponibles pour les charognards. Actuellement, le retour à un pastoralisme extensif traditionnel favorise également celui du vautour, avec l'utilisation de placettes individuelles pour le dépôt des charognes. Le vautour fauve est également devenu un enjeu touristique et contribue au développement économique local (Quillard 1995). Ainsi, non seulement une activité économique peut agir favorablement sur la biodiversité, mais la biodiversité peut elle aussi, à son tour, impacter positivement l'économie locale.

Paysage typique des Grands Causses. Milieux ouverts parsemés d'espaces boisés



(Crédit : Parc Naturel Régional des Grands Causses)

Il existe de nombreux autres exemples concernant le rôle du pâturage dans le maintien de milieux ouverts, évitant ainsi la banalisation des milieux par le regain d'une forêt parfois monospécifique. Les fonds de vallée des Vosges du Nord ont par exemple, pendant longtemps, été l'un des seuls espaces non forestier de la région grâce à la fauche régulière des prairies humides pour approvisionner en foin des vaches maintenues en étable (Etienne 2009). L'abandon de cette activité a laissé la place à la friche. Face au refus de la population de voir le paysage se fermer, la fauche a été remplacée par du pâturage. Ce mode de gestion extensif garantit à son tour une certaine viabilité économique pour les bergers.

La pisciculture, dans certaines conditions, peut être une autre activité économique à l'origine de la création d'habitats favorisant une biodiversité remarquable. En Brenne, par exemple, des marais ont été creusés au 20^{ème} siècle pour l'élevage de carpes (Blanquart and Bouscasse 2009). Le développement d'invertébrés a créé des zones d'alimentation pour de nombreuses espèces d'oiseaux, amphibiens ou encore des reptiles comme la Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*). De plus, le milieu n'est jamais surexploité puisque les gestionnaires

procèdent à des cycles dans l'utilisation de l'espace: une année est dédiée à l'aquaculture, la suivante à l'agriculture, les terres ayant été enrichies par la présence des carpes. La pisciculture en Brenne rapporte autour de trois millions d'euros chaque année. Aujourd'hui les marais de la Brenne, abritant autrefois une faible biodiversité, attirent touristes et biologistes pour l'observation de cet écosystème particulier.

Zones humides de la Brenne



(source : pierre.legagneux.free)

L'écotourisme peut être vu comme un moyen de protéger des espaces naturels et une alternative durable au tourisme de masse (Bookbinder et al. 1998). On estime qu'il aura rapporté 297 millions de dollars brut au Costa Rica en 1995 (Gosling 1999). L'observation des oiseaux (i.e. le « bird watching ») est un cas particulier d'écotourisme qui s'est rapidement développé ces dernières années (Connell 2009, Ma et al. 2013). Dans certains pays, cette activité a réussi à concilier la recherche sur les oiseaux, leur conservation et le développement socio-économique. En Chine, le « bird watching » a récemment connu un fort engouement. Il a contribué à une meilleure connaissance des populations d'oiseaux locaux et a favorisé leur conservation, notamment par une implication directe des populations locales qui voient là un intérêt économique (Ma et al. 2013).

L'activité salicole participe également à la fois à la création d'habitats favorables pour certaines espèces, et au maintien de vastes entités paysagères, conservées ainsi de tout

fractionnement du milieu. Ces espaces permettent en effet une protection des milieux « naturels » face à la pression urbanistique et autres activités économiques néfastes pour la biodiversité (Sadoul et al. 1998). La saliculture est une activité ancienne ayant lieu dans des endroits propices pour des raisons géographiques (zones littorales) et d'ensoleillement. Sur le pourtour méditerranéen par exemple, le sel est depuis la haute antiquité un enjeu économique d'importance. Cette activité industrielle repose sur un principe relativement simple : elle résulte de la gestion judicieuse de l'eau marine entrant à 35 g.l^{-1} et circulant de lagune en lagune jusqu'à concentrer les cristaux de sel dans les derniers bassins atteignant 350 g.l^{-1} . Malgré leur modification pour répondre aux besoins de cette industrie, les salins (également appelés salines, marais salés, marais salants ou encore marais littoraux) sont devenus des espaces privilégiés pour la biodiversité dans de nombreuses parties du monde (Afrique, Amérique du Nord, Europe, Asie et Australie, Warnock et al. 2002, Kaiser et al. 2006, Sanchez et al. 2006b, Humphreys et al. 2009, Sripanomyom et al. 2011).

La région méditerranéenne est particulièrement propice à la culture du sel. En 1998, une surface équivalente à celle de la Sicile ou de l'Albanie était couverte par des salins sur le pourtour méditerranéen (Sadoul et al. 1998, **Carte 1**). Par ailleurs, comme les rizières, les salins, toujours en eau en été, peuvent représenter des refuges pour l'avifaune lors de périodes sèches (Masero 2003). De plus, contrairement à la plupart des activités industrielles ou même à l'agriculture conventionnelle, l'activité salicole ne nécessite aucun intrant chimique, le principe consistant uniquement à concentrer le sel par l'action naturelle du soleil. Dans le sud de la France par exemple, la production de 1 Mt de sel nécessite une énergie solaire gratuite de 3 Mt équivalent pétrole (Sadoul et al. 1998).

La forte valeur biologique des salins est due non seulement à leurs caractéristiques de zones humides, mais aussi aux interventions humaines qui y assurent une circulation de l'eau constante (du moins en été) ainsi qu'une relative tranquillité. Situés en zone côtière, ils constituent un milieu peu profond, stable et prévisible. Le confinement, le régime hydrique et la salinité sont les trois facteurs qui expliquent la richesse biologique particulière des salins. De

Introduction

nombreux invertébrés aquatiques halophiles profitent de l'abondance de micro-organismes unicellulaires (e.g. *allobacterium* et des microalgues telle *Dunaliella salina*) et se développent à des salinités pouvant atteindre 300 g.l⁻¹. S'ils occupent l'ensemble des salins, aucun invertébré n'est présent partout, leur répartition dépendant de la salinité : plus celle-ci augmente, plus le nombre d'espèces diminue et plus la biomasse croît (Britton and Johnson 1987). Parmi les invertébrés aquatiques présents, l'*Artemia spp.* est particulièrement abondante.

Les invertébrés aquatiques constituent ainsi la base alimentaire de nombreux oiseaux d'eau (e.g. les laro-limicoles et certaines espèces de canard). Dans le bassin méditerranéen, environ deux cents espèces d'oiseaux d'eau utilisent ce type de milieu pour se nourrir, se reposer lors de haltes migratoires ou se reproduire (Sadoul et al. 1998). Il s'agit d'un milieu tout particulièrement privilégié pour la reproduction des laro-limicoles.

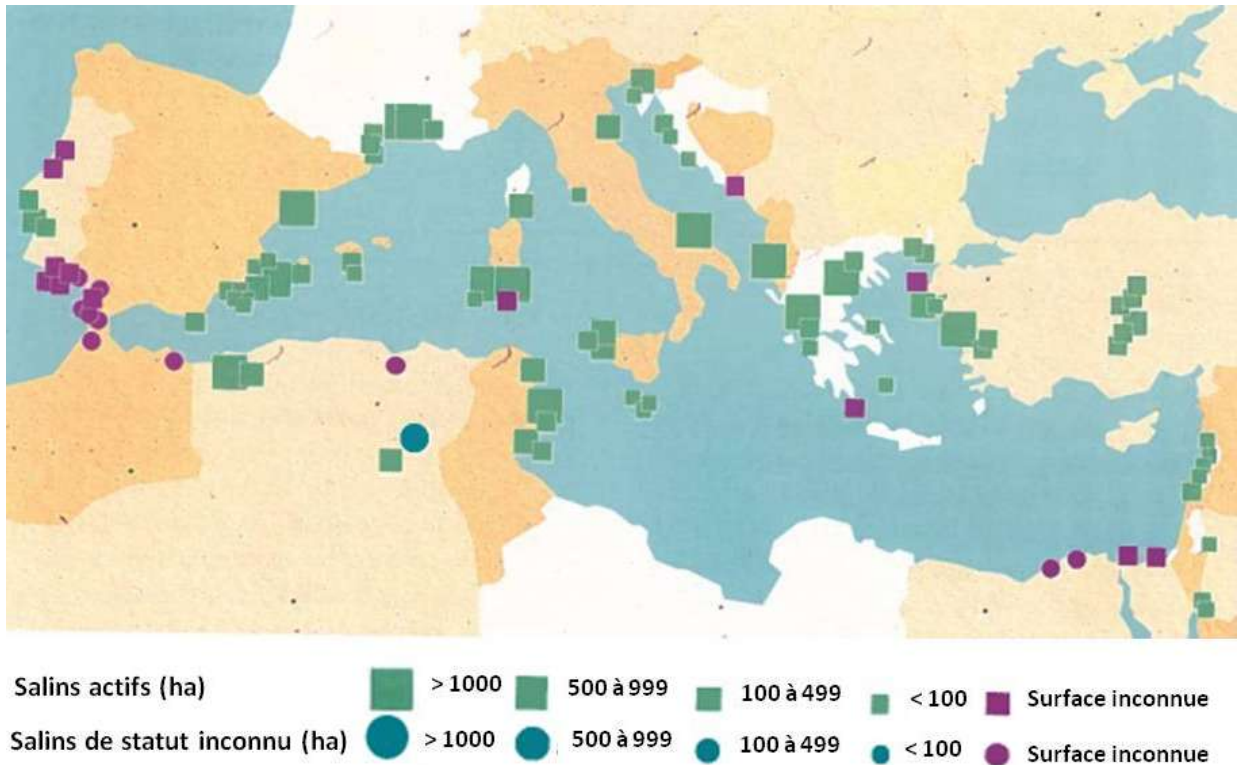
Salins de Atanasovo (Burga, Bulgarie).

Plus de 70% des oiseaux présents en Bulgarie peuvent être vus dans ces salins



(Crédit : GWP Central and Eastern Europe)

Carte 1. Distribution des salins dans le bassin méditerranéen dans les années 90.
(issu de Sadoul et al. 1998)



2. Activités économiques ayant une action de régulation des populations naturelles

La pratique de la chasse en tant qu'activité contribuant à la conservation de la biodiversité est sujette à débat. Bien encadrée, elle peut contribuer au contrôle de populations dont les prédateurs naturels ont disparu. En Europe, la chasse des ongulés participe au contrôle de leurs populations qui s'étendent en l'absence de prédateurs naturels (e.g. le loup *Canis lupus*). Les surpopulations de cervidés en Europe, Amérique du Nord et Japon ont effectivement de nombreux impacts sur la dynamique des forêts, avec des effets en cascade sur l'ensemble de l'écosystème. En modifiant la structure de la végétation, ils affectent la densité d'insectes, diminuant les ressources alimentaires pour de nombreux oiseaux et la disponibilité en sites de nidification (Cote et al. 2004). Leur impact sur la diminution du couvert végétal augmenterait également les risques de prédation sur les oiseaux (Rooney et Waller 2003). Enfin, certaines

surpopulations sauvages contribuent à la transmission de maladies à l'homme mais aussi au reste de la faune (Gortazar et al. 2007).

Par ailleurs, l'achat des licences de chasse peut être en partie redistribuée à des programmes de conservation de la biodiversité et ainsi y contribuer indirectement (Duffy 2000). Aux Etats-Unis par exemple, chaque année les taxes associées à la chasse génèrent autour de 200 millions de dollars redistribués en faveur de programmes de conservation (The National Rifle Association of America, 2012).

3. Activités économiques bénéfiques à des espèces locales

Enfin, même si les exemples sont rares, certaines activités économiques peuvent être à l'origine de l'introduction d'espèces exogènes bénéfiques à une ou des espèce(s) locale(s). C'est le cas de l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*) introduite pour l'aquaculture dans de nombreuses régions dans les années 50. Elle a aujourd'hui colonisé la plupart des continents (excepté l'Antarctique et l'Australie). En Espagne notamment, sa prolifération a conduit à l'augmentation des populations de prédateurs comme les hérons, constituant plus de 50% de leur régime alimentaire (Gherardi 2006). Dans la même ligne, le niaouli (*Melaleuca quinquenervia*), arbre de la famille des **Myrtaceae**, constitue un nouvel habitat pour le Milan des marais (*Rostrhamus sociabilis*) dans les Everglades (Floride, Cooke 2001). Cet arbre, originaire de Nouvelle-Calédonie, avait été introduit pour servir de pâturage.

4. Peut-on réellement juger de l'aspect positif d'une activité économique sur la biodiversité ?

Malgré des aspects visiblement bénéfiques pour certaines espèces, les différentes activités mentionnées plus haut peuvent également présenter des effets négatifs sur d'autres espèces. Les espèces invasives demeurent ainsi l'une des causes majeures d'érosion de la biodiversité (Simberloff et al. 2013) et les bénéfiques de leur introduction pour certaines espèces

ne doivent pas cacher les nombreux impacts négatifs (e.g. transmission de pathogènes à des espèces locales, modifications de la structure d'un écosystème).

Par ailleurs, alors que la déforestation, nécessaire au développement de l'agriculture, a créé de nouveaux habitats favorables à des espèces qui n'auraient jamais été présentes autrement, elle a certainement eu des conséquences négatives sur les espèces affiliées au milieu forestier. De plus, l'agriculture intensive explique l'augmentation d'effectifs d'espèces herbivores généralistes mais cache par ailleurs la diminution d'effectifs d'espèces plus spécialistes des milieux agricoles traditionnels (Chiron et al. 2010).

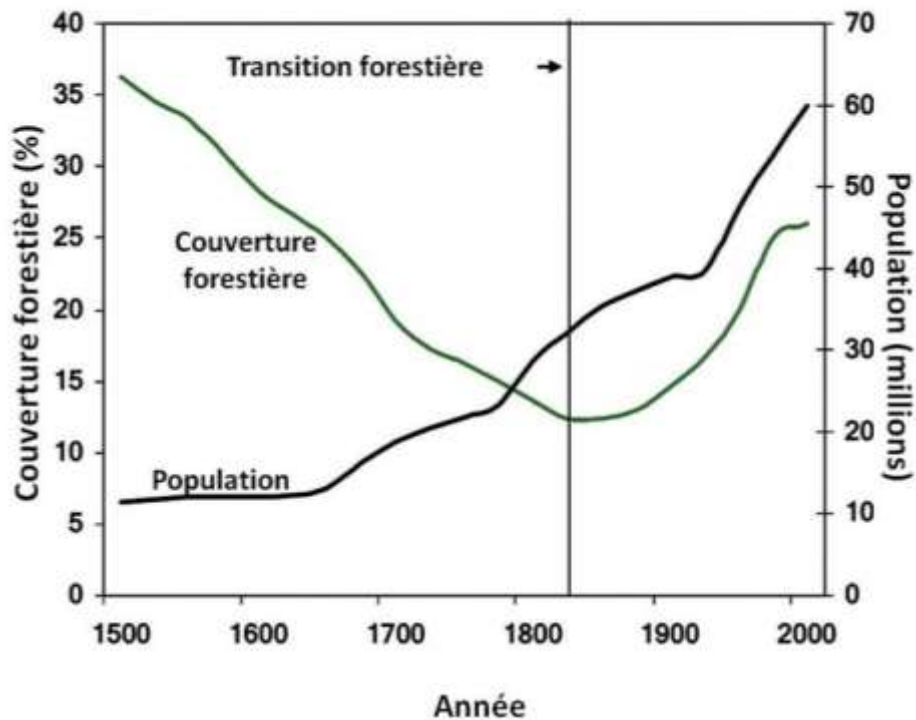
Les salins, pour leur part, sont certainement des écosystèmes bénéfiques à une biodiversité atypique mais leur diversité biologique reste beaucoup plus faible comparée à d'autres types de milieu comme les marais d'eau douce. Avant la transformation en salins commerciaux, ces zones étaient en général des milieux lagunaires naturels riches en biodiversité mais moins prévisibles, car mis en eau au gré de la pluviométrie et des entrées d'eau marine naturelles. Malgré les aspects positifs de l'éco-tourisme, des cas de transmission de maladies à la faune locale par des touristes ont été mis en évidence. La Chytridiomycose par exemple, est une maladie infectieuse transportée notamment par les touristes dans certains pays tropicaux et qui menace actuellement des populations d'amphibiens (Woodhams et al. 2008).

Ainsi, la vision de l'aspect positif ou non d'une action de l'homme sur un écosystème donné dépend en réalité des référents écologiques choisis. Cette perception peut notamment changer au fil des générations. La **Figure 1** montre la proportion de surface couverte par la forêt depuis le 16^{ème} siècle en France. On constate une augmentation de la surface forestière depuis les années 1820 (période correspondant à la révolution industrielle). Cependant, en 2000, la surface forestière n'avait pas encore atteint celle du 16^{ème} siècle. Quelle est donc la référence à adopter pour juger de l'aspect positif ou non du rôle du pastoralisme, par exemple? De la même manière, même si l'introduction d'espèces peut constituer une menace importante pour la biodiversité, de nombreuses espèces considérées aujourd'hui comme locales ont pourtant été introduites. C'est le cas des douzaines d'espèces d'abeilles introduites en Amérique du Nord à

partir du 16^{ème} siècle et dont on s'inquiète aujourd'hui de la possible disparition (Cane and Tepedino 2001).

Figure 1. Evolution de la surface forestière et de la population en France du 16^{ème} au 20^{ème} siècle.

La barre verticale indique la transition forestière (source: Mather et al. 1999)



Les cas d'effets positifs de développements économiques sur la biodiversité restent cependant rares et en général, développement économique et biodiversité s'opposent. Le développement économique conduit à deux types de changements : les changements plutôt « doux » et « progressifs », tel que le passage de la friche à la forêt, et les changements « irréversibles » tels que le creusement d'une darse, l'extension urbaine, le développement du réseau routier ou encore la construction de sites industriels. Dans le second cas, certains pays ont mis en place des mesures afin de limiter et si possible d'éviter les impacts négatifs des activités humaines sur l'environnement.

III. Compensation écologique et conflits entre activités humaines et conservation de la biodiversité

Les changements dans l'affectation des terres, souvent liés à une activité économique, constituent le facteur majeur de disparition de la biodiversité (Vitousek, 1997). La « compensation écologique » tente de contrecarrer les effets négatifs des activités humaines sur l'environnement. En France, la compensation écologique est en vigueur depuis l'adoption de la loi sur la protection de la nature (Loi n ° 76-629 du 10 juillet 1976) rendant obligatoire la nécessité d'éviter, de réduire ou de compenser les conséquences dommageables pour l'environnement des impacts des aménagements ou ouvrages. La compensation écologique intervient donc en dernier recours, après avoir essayé d'éviter et de réduire les impacts. Elle implique en général une restauration d'écosystèmes hors de la zone du projet pour qu'à terme un aménagement n'entraîne pas de perte nette de biodiversité ou de services écosystémiques. D'autres types de mesures compensatoires plus rares ou complémentaires existent (e.g. des mesures à caractère réglementaire comme un arrêté de Biotope ou la création d'une réserve naturelle, ou encore le financement d'études scientifiques concernant une espèce sensible).

La notion de compensation a largement évolué depuis la loi de 1976. Différents outils ont été mis en place pour quantifier la surface à compenser et celle à restaurer. La méthode des ratios, qui attribue un nombre d'unités de surface à restaurer en fonction du nombre d'unités de surface détruites, est une méthode courante. Par exemple, la destruction d'une unité de zone humide devra être remplacée ailleurs par trois autres unités de zones humides équivalentes.

Par ailleurs, depuis une dizaine d'années, la constitution de réserves d'actifs naturels (RAN) initiée par les Etats-Unis, permet aux aménageurs ne pouvant éviter ou réduire les impacts sur l'environnement concerné par leur projet d'acheter des espaces à restaurer. Dans les Bouches-du-Rhône, la réserve d'actifs naturels de Cossure a ainsi été récemment créée (Pignet 2009).

La difficulté dans la mise en place des mesures de compensation et la détermination des ratios réside essentiellement dans notre capacité à prédire les impacts de ces changements sur les écosystèmes. En effet, comment connaître de manière fine l'impact qu'aura la construction d'une autoroute sur la biodiversité locale et environnante? Or, c'est bien la quantification des conséquences qui doit informer ensuite sur la surface nécessaire à compenser. Jusqu'à présent, la plupart des mesures compensatoires sont élaborées à dire d'experts, sans méthode ou outil mesurant de manière objective les effets négatifs. De plus, la plupart du temps ce sont des unités de surface qui sont compensées alors que la fonction écologique du site détruit est rarement prise en compte.

Cette dernière pourrait pourtant l'être grâce à certains types de modèles mathématiques développés en écologie. Il existe en effet des modèles prédictifs inférant les distributions des populations naturelles en fonction des modifications de leur environnement. Cet outil a connu un essor scientifique important ces 20 dernières années. Il a permis par exemple i) de prédire les modifications des aires de répartition de certaines populations naturelles sous l'effet du réchauffement climatique (Leathwick et al. 1996), ii) de prévoir les effets de l'utilisation des terres sur la distribution de certaines espèces (Rudel et al. 2005) ou encore iii) d'optimiser l'évolution des zones protégées en fonction de l'évolution des distributions d'espèces sensibles (Beaumont et al. 2009). Un rare exemple d'application de ces modèles pour la mise en œuvre de mesures compensatoires est celui de l'extension du Port du Havre en 2004. L'utilisation d'un modèle prédictif a en effet permis de conseiller les autorités portuaires quant aux mesures à adopter pour permettre de diminuer les impacts du projet sur les oiseaux d'eau (Durell et al. 2005).

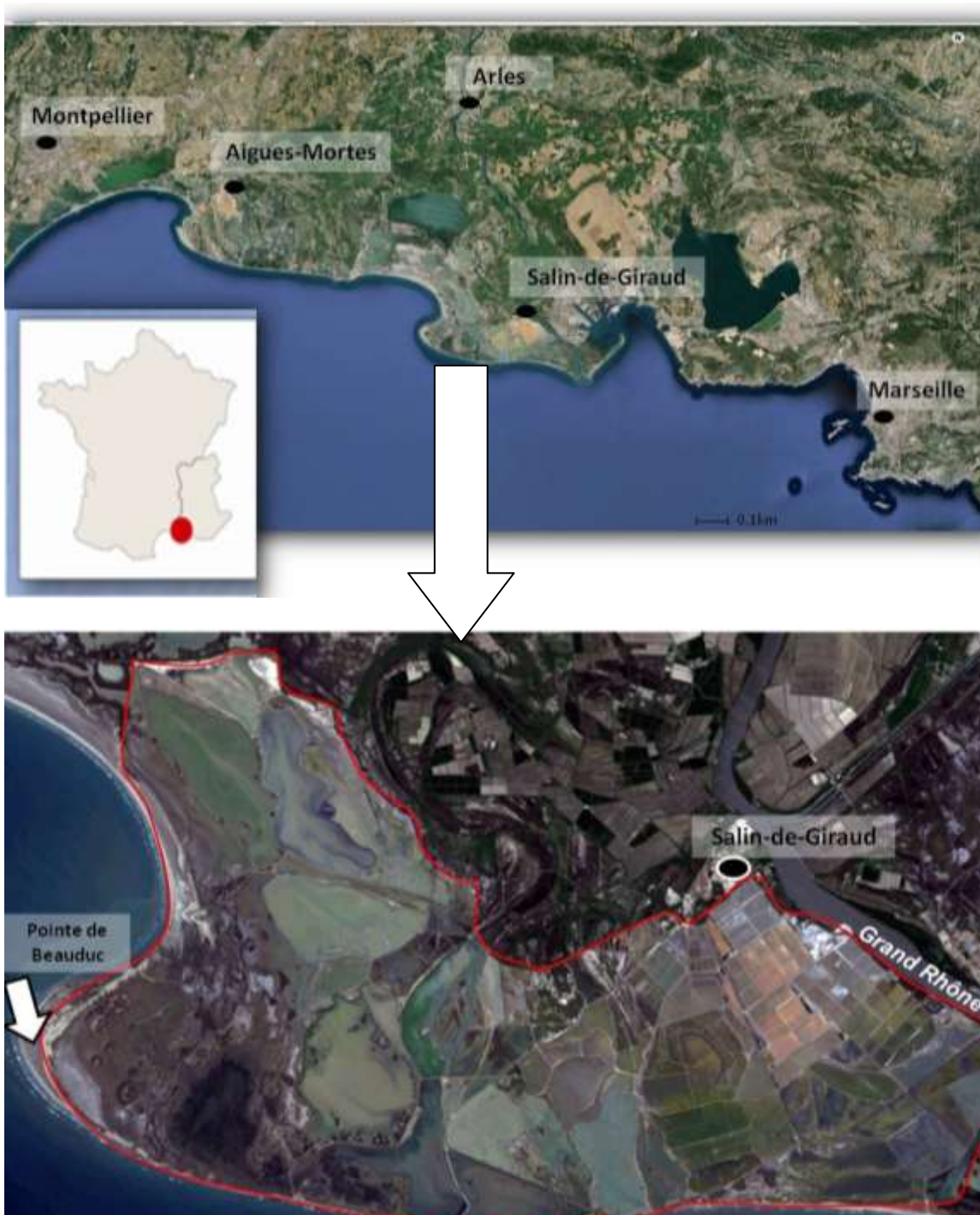
Les modèles prédictifs restent néanmoins très peu utilisés pour la mise en place de mesures compensatoires et sont cantonnés essentiellement au milieu de la recherche. S'adaptant à chaque cas particulier, ils peuvent pourtant être un outil très utile d'aide à la décision et également permettre de créer des liens entre chercheurs et aménageurs.

IV. Le cas des salins de Giraud

1. Présentation et historique du site

Les salins de Giraud, en Camargue (voir **Carte 2**), constituent un cas particulier représentatif des problématiques discutées précédemment, d'une part via la biodiversité remarquable qu'il abrite et d'autre part via les bouleversements en cours et à venir liés au contexte économique.

Carte 2. Localisation des salins de Giraud en Camargue.



Les salins de Giraud étaient, jusqu'en 2008, le plus grand salin d'Europe. Il offre une succession de paysages, selon une artificialisation croissante allant du milieu lagunaire aux bassins nivelés et endigués à forte salinité. Son histoire est relativement récente puisque, contrairement aux autres grands salins situés en Camargue (les salins d'Aigues-Mortes) datant de l'Antiquité, les salins de Giraud ont été créés en 1855 par la Compagnie des Salins du Midi (exploitant également le site d'Aigues-Mortes). Contrairement à Aigues-Mortes où la production de sel s'oriente essentiellement vers le sel alimentaire, le site de Salin-de-Giraud est tourné vers la production de sel pour l'industrie chimique et le dessalage des routes. Au départ, seule la partie orientale à proximité du grand Rhône existait (**Carte 2**). La surface exploitée s'est ensuite progressivement étendue vers l'ouest durant le 20^{ème} siècle, pour atteindre la pointe de Beauduc à la fin des années 60 (Tour du Valat, 2012). La surface totale atteignait alors 12 000 ha. C'est durant ces années que les Salins du Midi entreprirent de grands travaux d'aménagements à l'ouest afin de transformer les sansouires, dunes et lagunes en surfaces évaporatoires. La production annuelle de sel atteignait alors presque un million de tonnes (Béchet et al. 2008). Ainsi, pour une majorité de ces espaces naturels aménagés, l'activité salicole n'est présente que depuis 45 ans.

Les salins de Giraud abritent la plupart des espèces d'oiseaux caractéristiques des salins méditerranéens. On compte au total plus de 200 espèces d'oiseaux nicheurs ou hivernants (Sadoul et al. 2008). L'avifaune hivernante comprend notamment de nombreuses espèces de canards et de foulques, parmi lesquels des colverts (*Anas platyrhynchos*), des sarcelles d'hiver (*Anas crecca*), des canards siffleurs (*Anas penelope*) et des foulques macroules (*Fulica atra*). Les espèces nicheuses le plus représentées sont le Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*), des espèces de limicoles telles que l'échasse blanche (*Himantopus himantopus*), l'avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*) ou le gravelot à collier interrompu (*Charadrius alexandrinus*), des laridés comme la mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*), le goéland leucophée (*Larus michahellis*), le goéland railleur (*Chroicocephalus genei*) ou encore la sterne naine (*Sternula*

albifrons). Enfin des espèces de passereaux comme la fauvette à lunettes (*Sylvia conspicillata*) nichent également dans les salins de Giraud.

Le site héberge également la seule colonie française de reproduction du flamant rose (*Phoenicopterus roseus*). Cette espèce, emblème des zones humides méditerranéennes (voir aussi **encadré 2**), est particulièrement étudiée en Camargue et plus spécifiquement dans les salins de Giraud, qu'elle utilise non seulement pour se reproduire mais aussi pour son alimentation.

Encadré 2. Le flamant rose, un oiseau atypique qui fascine.

Le flamant est le seul oiseau combinant de longues pattes d'échassier et des pieds de palmipède. Il peut mesurer jusqu'à deux mètres mais ne se nourrit que de petits invertébrés aquatiques. Il filtre l'eau des étangs comme une baleine filtre le plancton en mer, mais la tête renversée ! On comprend ainsi que cet oiseau qui ne ressemble à aucun autre ait de tout temps fasciné les ornithologues et inspiré les artistes.

Autrefois appelé « *Flambant* », le terme « *flamant* » vient du provençal « *flamenc* » qui signifie « *couleur de flamme* ». Les grecs quant à eux le nommaient poétiquement « *oiseau à ailes de flamme* » dans l'Antiquité. On retrouve la présence du flamant dans de nombreuses œuvres, notamment dans des tableaux et ouvrages littéraires. Le poète provençal Frédéric Mistral, le décrit dans sa célèbre œuvre *Mireille* (chant V de *Mireille*, 1859) : « *Les flamants aux ailes de feu, Venaient de la clarté mourante, Saluer, le long des étangs, les dernières lueurs* ». Mais le flamant était également chassé pour différentes raisons. Le philosophe latin Sénèque rapporte dans ses *Lettres à Lucilius*, que les Romains raffolaient de sa langue charnue. La finesse de ce mets était fort appréciée lors de leurs célèbres banquets. Les os de la patte du flamant étaient également recherchés des habitants du Campidano, contrée de Sardaigne, pour en faire des flûtes champêtres appelées *lionedden* qui se font ordinairement de roseau.



A droite Jean-Joseph Benjamin-Constant (1845-1902)

« *Le flamant rose* »,

A gauche Giovanni Boldini –
« *Flamants roses au Palais Rose au Vésinet* »

La détermination de la position phylogénétique des flamants a été l'un des problèmes les plus fastidieux dans l'histoire de la classification des oiseaux (Feduccia 1996). Les flamants ont tantôt été classés proches des Ansériformes (canards, oies et cygnes) puis des Ciconiiformes (hérons, ibis et cigognes). Il a fallu attendre les années 70 pour qu'ils soient finalement classés dans un ordre à part, les Phoenicopteriformes, entre les ordres des Ansériformes et des Ciconiiformes. Concernant le flamant rose, il était considéré il y a peu encore comme une sous-espèce du flamant des Caraïbes (*Phoenicopterus ruber*) jusqu'à ce qu'une étude moléculaire le reconnaisse récemment comme une espèce à part (Nádvorník et al. 2008). Mais des controverses subsistent encore aujourd'hui à la fois sur la position systématique des Phoenicopteriformes et sur la position du flamant rose en tant qu'espèce à part entière.



A gauche Buffon
(naturaliste 1707-1788)

A droite, John James Audubon
(naturaliste 1785-1851)

2. Le flamant rose et les salins de Giraud

A la fin des années 50, le flamant rose ne trouve plus de sites favorables pour sa reproduction en Camargue (Johnson et Cézilly 2007). Mais la nidification reprend naturellement en 1969 avec 7300 couples installés sur l'étang du Fangassier, situé à l'ouest de l'exploitation. Le succès de la reproduction observé sur ce site incite la Tour du Valat, en collaboration avec les Salins du Midi, à faire construire un îlot d'une superficie d'environ 6000 m² durant l'hiver 1969-1970. Depuis 1974, les flamants se reproduisent chaque année sur cet îlot et le Fangassier reste pendant près de 30 ans le seul site de reproduction régulier du flamant en Europe (Johnson et Cézilly 2007). Les effectifs augmentent alors à partir des années 1970 dans tout le bassin méditerranéen. L'îlot du Fangassier devient le principal site de reproduction à partir de 1976 avec environ 10-12 000 couples nicheurs chaque année. Ainsi, de 1974 à 2006, plus de 150 000 poussins de flamants ont pris leur envol depuis le Fangassier. A noter que le nombre de couples nicheurs dépend des niveaux d'eau dans les étangs de Camargue et les premières pontes ont lieu en moyenne 20 jours après la mise en eau de l'étang du Fangassier par l'activité salicole (Béchet and Johnson 2008).

Le flamant rose utilise également les salins de Giraud pour son alimentation, autant en été qu'en hiver. Le flamant est un filtreur qui utilise la structure en lamelles de son bec (voir **encadré 3**) pour filtrer essentiellement des invertébrés aquatiques (y compris leurs larves et œufs) mais également des graines de plantes aquatiques (Johnson et Cézilly 2007). La gamme d'invertébrés dont il se nourrit est très large. En été, il profite de l'important développement des Artémies (*Artemia salina* et *Artemia parthogenetica*) dans les salins. Ce crustacé branchiopode, tirant sa coloration rose notamment de la *Dunalellia salina* riche en caroténoïdes, est en partie responsable de la coloration du flamant. Ce dernier se nourrit également de proies contenues dans le sédiment, comme les larves de chironomes dont deux espèces sont présentes dans les salins de Giraud (*Chironomus salinarus* et *Halocladius varians*). Enfin, le flamant peut également avaler de la boue pour en extraire la matière organique (Johnson et Cézilly 2007).

Le double rôle des salins pour les flamants, comme zone de nidification et d'alimentation, explique la présence d'en moyenne 7 000 individus en été dans les salins de Giraud, soit environ 40% de la population française à cette période de l'année (Johnson et Cézilly 2007).

Encadré 3. Structure et fonctionnement du bec du flamant rose.

La structure du bec du flamant est unique. Sa mandibule supérieure mobile (située en bas lorsque le flamant se nourrit), est munie de lamelles plus larges que celles de la mandibule inférieure, fixe. La largeur des lamelles de la mandibule supérieure, surtout à la base du bec, empêche celle-ci de se fermer complètement. Les deux mandibules maintenues l'une contre l'autre forment ainsi un filtre. Le flamant possède également une langue charnue et rugueuse dont la partie postérieure est bordée de deux rangées de « crêtes » dirigées vers l'arrière. Les muscles à la base de la langue permettent au flamant d'activer sa langue d'arrière en avant tel un piston, jusqu'à 4 fois par seconde, créant ainsi un phénomène de succion.

La structure en coude et aplatie de la mandibule supérieure permet au flamant de se nourrir dans de faibles profondeurs d'eau (quelques millimètres). Lorsqu'il filtre, le bec est ouvert de 5 mm environ et se déplace tout en aspirant l'eau contenant des proies potentielles. L'eau traverse les lamelles retenant ainsi les proies d'une taille en majorité supérieure ou égale à 0,5 mm (Jenkin 1957). Grâce aux mouvements de va-et-vient de la langue, l'eau est expulsée à la base du bec. Lorsque le flamant se nourrit dans le sédiment, le procédé est inversé. Les lamelles empêchent la boue de rentrer alors que la boue plus fine contenant les proies est avalée.

Le flamant serait capable de choisir la taille des organismes qu'il filtre mais pas le type. Plus rarement, il peut utiliser son bec comme une pince pour se nourrir de proies plus grosses, qu'il verrait ou sentirait grâce aux nombreuses parties tactiles de son bec.

Crédit : F. Wyss, zoo de Bâle



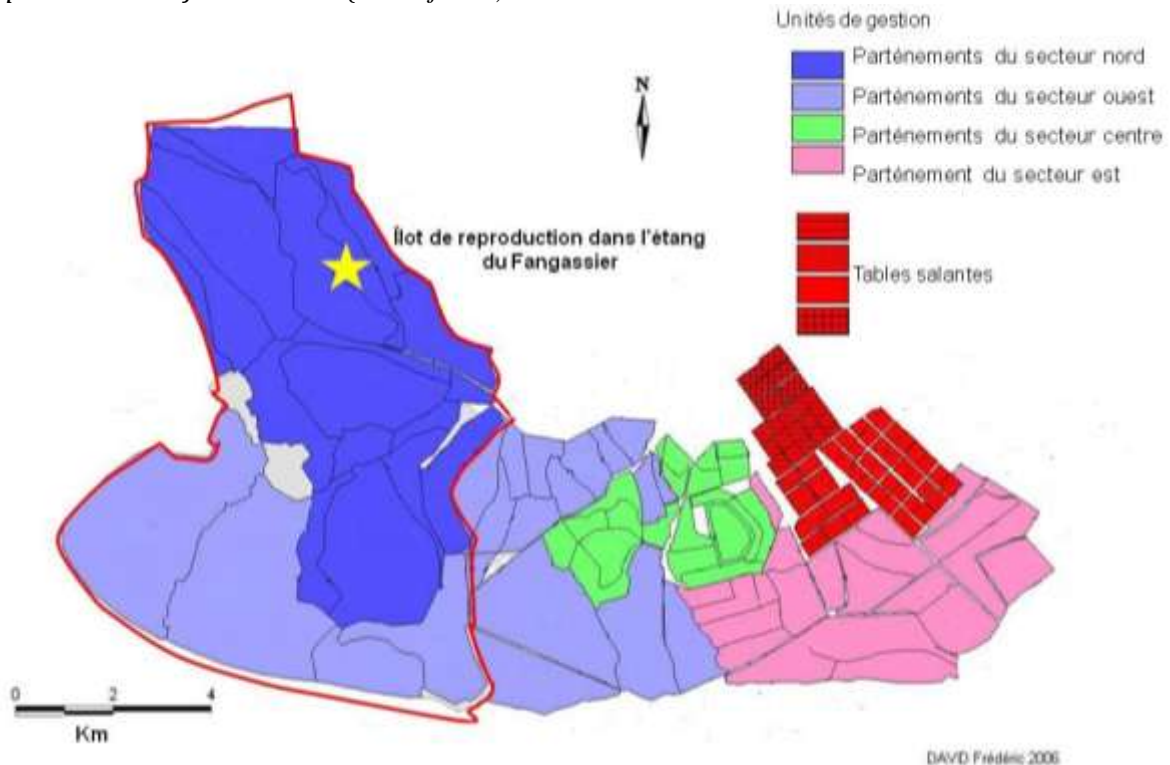
3. Modifications actuelles et à prévoir dans les salins de Giraud

A partir des années 90, l'exploitation des salins de Giraud se trouve confrontée à plusieurs difficultés économiques liées à la volatilité du marché de sel, notamment en direction de la chimie, et à une main d'œuvre moins chère au Maghreb et en Afrique de l'ouest. La diminution de la production à la fin des années 2000 est également le résultat d'opérations financières réalisées par le Groupe et des investisseurs. Le Groupe Salins a été acheté à deux reprises entre 1997 et 2000, et retourna à ses gestionnaires d'origine par le biais de deux financements d'acquisition par emprunt (également désignée par le sigle LBO pour l'anglais « leveraged buy-out ») en 2000 et 2004 (Béchet et al. 2012). Un LBO consiste à racheter une société en ayant recours à de l'endettement bancaire. L'entreprise rachetée rembourse ensuite la dette ayant servi au rachat. Ce montage financier est par définition financièrement tendu, car il fait supporter à l'entreprise une dette particulièrement lourde. En 2006, l'entreprise de chimie Arkema achète 40% de la production annuelle du Groupe Salins (Béchet et al. 2012). Mais le remboursement de la dette, rendu notamment difficile par la crise économique de 2008, causa d'importantes difficultés financières au Groupe. Celui-ci engagea alors une profonde restructuration, dont la vente d'une partie de ses terrains.

En 2008, le Conservatoire du Littoral acquiert plus de 5 500 ha d'étangs parmi les plus éloignés des surfaces saunantes (e.i. zones de cristallisation du sel, en rouge sur la **Carte 3**). Par ailleurs, la surface toujours en exploitation située à l'est, pourrait être transformée en vue d'autres activités. Une production de micro-algues naturellement présentes dans les salins (*Dunallelia salina*) pourrait par exemple être mise en œuvre pour produire des biocarburants et autres produits dérivés.

Carte 3. Les unités de gestion des salins de Giraud.

Périmètre vendu au Conservatoire du Littoral (entouré en rouge) et localisation du site de reproduction du flamant rose (étoile jaune)



Les processus de mutation subis par les salins de Giraud ne sont cependant pas un cas à part. A la fin des années 90, sur les quelques 155 salins présents dans le bassin méditerranéen répartis dans 18 pays, 64 avaient cessé leur activité (Sadoul et al. 1998). Aujourd'hui, plus de 50% des salins ont été abandonnés ou transformés dans cette zone (López et al. 2010). Les transformations consistent en général à une reconversion de l'espace au profit de piscicultures ou d'ostréicultures intensives (Dias, 2009). Les études concernant les conséquences de telles mutations sur la biodiversité sont encore peu nombreuses. Paracuellos et al. (2002) ont cependant montré que diversité et abondance des oiseaux plongeurs augmentent dans les salins après leur abandon, alors que celles d'oiseaux spécialistes comme le flamant rose, le goéland railleur ou les avocettes diminuent. Dans le cas des salins de Giraud, les conséquences potentielles des transformations en cours et à venir sur la biodiversité restent à quantifier afin d'anticiper au mieux la future gestion du site.

V. Objectifs de la thèse et plan

L'objectif de cette thèse est de comprendre quelles pourraient être les conséquences des changements de gestion des salins de Giraud sur la population nicheuse de flamants roses. Pour cela nous nous proposons de répondre aux questions suivantes: quels sont les besoins énergétiques d'un flamant ? Quels sont pour eux les types de proies les plus intéressants d'un point de vue énergétique? Ces proies se trouvent-elles essentiellement dans les milieux salins ? Existe-t-il des paramètres environnementaux autres que la ressource alimentaire qui expliquent la distribution des flamants dans les salins ? Nous souhaitons par ailleurs estimer la surface de salins requise pour répondre aux besoins énergétiques de 7 000 reproducteurs et de leur poussin de mai à mi-août, période d'envol des jeunes flamants (7 000 étant le nombre moyen de flamants observés dans les salins pendant la période de reproduction, au mois de mai). Finalement, nous souhaitons élaborer un outil flexible permettant de tester les conséquences sur la population de flamants de différents scénarios de gestion des salins de Giraud. Cet outil devra être un appui technique d'aide à la décision pour proposer, si besoin est, des mesures d'atténuation des impacts potentiels (e.g. surfaces en eau requises, périodes de mise en eau, salinité des étangs).

Notre approche repose sur l'utilisation de modèles mécanistes individu-centrés. Ce type de modèle s'intéresse aux processus qui lient une espèce à son environnement (par exemple la disponibilité en ressources alimentaires ou encore la possibilité de dispersion) mais aussi les individus entre eux (par exemple via les effets de compétition). Le travail présenté ici se décline en cinq chapitres. Le premier est une réflexion générale sur l'utilisation des modèles prédictifs en écologie, pour la mise en œuvre des mesures compensatoires dans le cadre d'impacts sur l'environnement [**Chapitre 1**]. Ce chapitre, en révision pour le journal *Biological Reviews* est une synthèse accompagnée d'un point de vue sur la meilleure approche à adopter en fonction du problème environnemental posé.

Le deuxième chapitre concerne la mesure de l'un des paramètres clés des modèles mécanistes: la réponse fonctionnelle. Celle-ci désigne la mesure de l'efficacité d'ingestion d'une espèce en fonction de la densité de proies disponibles et du type de nourriture. La mesure de la réponse fonctionnelle fournit deux paramètres : le taux d'attaque quantifiant la quantité de « proies » capturées par unité de temps, et le temps de capture/manipulation, représentant le temps nécessaire à un consommateur pour attraper, manipuler et ingérer un type d'aliment. La réponse fonctionnelle a été mesurée chez le flamant rose, en zoo, sur 11 individus adultes **[Chapitre 2]**. Dans cet article, publié dans *Ecology and Evolution* en mai 2013, trois types de ressources alimentaires ont été testés à différentes densités : des artémies et des larves de chironomes, considérées comme les deux proies principales du flamant en Camargue, ainsi que des grains de riz. Cette dernière ressource a été utilisée en raison des incursions de flamants dans les rizières en mai au moment du semi.

Le Chapitre 3 s'intéresse quant à lui à la mesure des besoins énergétiques des flamants, paramètre essentiel pour comparer la quantité de nourriture nécessaire à l'espèce à celle présente dans les salins. Les besoins énergétiques chez les flamants mâles et femelles ont été obtenus grâce à l'utilisation du modèle NicheMapper™ (Porter and Mitchell 2006) **[Chapitre 3]**. NicheMapper™ est un modèle thermodynamique qui estime les dépenses énergétiques des espèces en termes de taux métabolique courant ou Field Metabolic Rate (FMR). Le FMR est le taux métabolique à l'état naturel, incluant l'ensemble des activités de l'espèce et pour les homéothermes, l'énergie requise pour la thermorégulation. En écologie, le FMR est souvent utilisé plutôt que le Basal Metabolic Rate car il considère le coût des activités et permet donc d'évaluer directement les besoins énergétiques (Nagy 1987).

L'objectif du Chapitre 4 est de déterminer les facteurs environnementaux autres que la ressource alimentaire qui expliquent la distribution des flamants dans les salins de Giraud. Nous avons pour cela utilisé des données de comptages historiques de flamants dans les salins avant changement de gestion (de 1991 à 2008) et testé les effets de la surface des étangs, de leur

salinité et de leur forme géométrique ainsi que les effets de facteurs climatiques et de la perturbation humaine sur les effectifs de flamants dans les différents étangs **[Chapitre 4]**.

Enfin, le chapitre suivant **[Chapitre 5]** concerne la mise en œuvre d'un modèle mécaniste individu-centré, MORPH, pour modéliser la distribution des flamants reproducteurs dans les salins de Giraud. MORPH (Stillman 2008) prédit comment les individus d'une population naturelle se déplacent sur des sites d'alimentation pour satisfaire leurs besoins énergétiques journaliers dans un environnement donné. Une première partie de ce chapitre est consacrée à la validation et à la calibration du modèle en comparant les prédictions de MORPH avec des données de comptages historiques. Dans un second temps, le modèle a permis de prédire la surface de salins nécessaire pour répondre aux besoins énergétiques de 7 000 flamants reproducteurs.

La dernière partie de ce travail est consacrée tout d'abord à des recommandations quant à la conservation du flamant dans les salins de Giraud. Nous discutons ensuite des possibilités d'application des modèles mécanistes individu-centrés dans un cadre plus large pour répondre à des enjeux de changements d'affectation des terres, première cause de disparition de la biodiversité.

Chapitre 1

I. Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires



« CDC Biodiversité », la première banque de compensation de la biodiversité française. Elle permet de constituer des « actifs naturels », proposés à des maîtres d'ouvrage soumis à l'obligation de compenser leurs impacts sur la biodiversité. Elle initie ici une démarche pilote à Saint-Martin-de-Crau (Bouches-du-Rhône) (Crédit : R. Jaunâtre)

1. Origine des mesures compensatoires

Afin de n'assurer aucune perte nette de biodiversité, dans de nombreux pays tout projet susceptible d'avoir un effet négatif sur l'environnement doit faire l'objet d'une étude d'impact. L'objectif est de faire en sorte que le projet n'aboutisse à aucune perte de biodiversité. Pour cela le porteur du projet doit tout d'abord s'efforcer d'éviter tout impact sur l'environnement, sinon de les réduire au maximum et enfin, si les deux premières étapes ne peuvent être appliquées, de compenser les atteintes à l'environnement. La compensation d'une perte locale de biodiversité se fait le plus souvent via des projets de restauration de sites dégradés situés plus ou moins loin des sites concernés par le projet lui-même.

Ainsi, dans la plupart des pays, comme au sein de l'Union Européenne, aux Etats-Unis, en Australie, au Japon, en Chine, en Inde mais aussi dans certains pays africains comme le Sénégal, l'Ethiopie et le Niger, la loi impose le recours à une étude d'impact lorsqu'une activité humaine est susceptible d'avoir des conséquences sur l'environnement. Cependant, la mise en œuvre de ces études est très inégale selon les pays concernés (Commissariat général du développement durable, 2012). En Afrique par exemple, elle en est encore seulement à ses balbutiements.

Les études d'impact sur l'environnement sont nées suite à des catastrophes liées notamment à des activités industrielles qui ont eu des conséquences graves sur l'environnement au sens large. Par exemple, au milieu des années 30, et plus tard pendant les années 50, dans l'Ohio, la rivière Cuyahoga qui traverse le cœur de l'Amérique industrielle, couverte par les déchets chimiques rejetés par les usines construites le long de ses rives, s'est embrasée (Stradling and Stradling 2008). En 1952 à Londres, le « killer fog » fut un épais nuage toxique concentrant les gaz de combustion des énergies fossiles. Il tua plus de 3000 londoniens (Bell and Davis 2001). En 1962, une océanographe, Rachel Carson, a publié un livre intitulé «Printemps silencieux». Le titre faisait allusion à un avenir sans oiseaux et le livre décrivait les effets dévastateurs à long terme des pesticides extrêmement toxiques et des autres agents chimiques couramment utilisés dans l'agriculture mais aussi l'industrie aux Etats-Unis.

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Ce type d'évènements, aux conséquences désastreuses, a ainsi fait évoluer les mentalités et prendre conscience aux autorités de la nécessité de considérer les impacts des activités humaines sur l'environnement. Cependant, les premières études d'impact sur l'environnement ne concernaient pas prioritairement la biodiversité, mais s'intéressaient plutôt à la sécurité des personnes en réduisant les nuisances et les pollutions.

La procédure d'étude d'impact est récente et presque concomitante à l'émergence du droit de l'environnement. Elle apparaît à la fin des années 60 aux Etats-Unis. En France, il faudra attendre la loi du 10 juillet 1976 relative à la protection de la Nature, qui rendra obligatoire les études d'impact pour les grandes infrastructures deux ans plus tard. Après son apparition en Amérique du Nord, l'étude d'impact s'est ensuite intégrée peu à peu dans le droit de l'environnement des pays développés avant de se généraliser progressivement à partir des années 80 en s'insérant dans les législations des pays en développement. La législation a ensuite constamment évolué suite notamment à différents événements internationaux (rapport Brundtland en 1987 ; Déclaration de Rio en 1992 ; Déclaration de Johannesburg en 2002) ou nationaux (Grenelle de l'Environnement pour la France, 2007-2012), avec une volonté constante d'accorder davantage d'importance à la biodiversité. Au Etats-Unis, entre 30 000 et 50 000 études d'impact seraient ainsi réalisées chaque année (Sathrum 2012). En France, le nombre annuel couramment cité est d'environ 5 000 par an (Sénat 2013).

Ceci dit, aujourd'hui encore, les études d'impact ne sont obligatoires qu'à partir d'un seuil financier ou pour certains types de projets seulement. La compensation peut ne pas être mise en œuvre, soit parce qu'elle est considérée comme un « droit à détruire la biodiversité » (e.g. Kenya), soit parce qu'elle nécessite de nouvelles compétences (e.g. Vietnam). Dans d'autres pays, la compensation des atteintes à la biodiversité est prévue dans l'évaluation des projets mais souvent de façon marginale par rapport aux autres composantes de l'environnement (comme l'air et le bruit). La mise en œuvre de la compensation écologique est donc très variable suivant les pays concernés.

2. Choix actuels des mesures compensatoires

Le choix des mesures compensatoires est souvent le résultat de dire d'experts et ne fait pas forcément l'objet d'études écologiques poussées. En France, elles sont établies par des bureaux d'études pour lesquels aucune procédure d'agrément n'existe. Ainsi, tout bureau d'études se disant avoir les compétences naturalistes requises peut produire des études d'impact. Pour donner l'apparence d'un travail quantitatif, les bureaux d'études ont souvent recours à la méthode des ratios. Par exemple, un ratio de 3:1 indique que la destruction d'un hectare devra être remplacée par trois hectares de surface équivalente. En France, il n'existe pas de méthode claire d'attribution du ratio de compensation. Les ratios sont en général établis de façon concertée entre la DREAL (Direction Régionale Environnement Aménagement Logement), le maître d'ouvrage et le bureau d'études. Ainsi, les coefficients ne sont pas réglementairement encadrés par des textes généraux et sont souvent le résultat d'un compromis satisfaisant pour l'ensemble des acteurs. Aux États-Unis, les ratios ont été essentiellement élaborés pour la compensation des zones humides. Ce sont les juridictions locales qui déterminent les ratios à adopter suivant la « catégorie » de la zone humide impactée elle-même classée selon son niveau de fonctionnalité écologique. Ainsi chaque année, environ 47 000 hectares de zones humides seraient nécessaires pour compenser 21 000 hectares détruits (Kihslinger 2008).

L'élaboration des ratios aux États-Unis a favorisé la mise en place d'un véritable marché permettant l'obtention d'autorisations par les aménageurs avec des banques de compensation pour la conservation et la restauration des zones humides (Geniaux 2002). Ce concept commence à voir le jour également en France, avec la création en 2008 de la première banque de compensation de la biodiversité française, « CDC Biodiversité ». Elle permet de constituer des « actifs naturels », proposés à des maîtres d'ouvrage soumis à l'obligation de compenser leurs impacts sur la biodiversité. La CDC Biodiversité initie actuellement une démarche pilote à Saint-Martin-de-Crau (Bouches-du-Rhône) où elle a acheté 357 hectares d'anciens vergers en 2008 afin d'y réhabiliter un espace favorable à l'élevage ovin et à la biodiversité.

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Cependant, de nombreux exemples illustrent l'échec des mesures compensatoires qui dans de nombreux cas ne suffisent pas à éviter une perte nette de biodiversité. Une récente étude a notamment montré la faible performance de la restauration des zones humides en termes de biodiversité et de fonctionnalité (Moreno-Mateos et al. 2012). Dans l'article présenté ci-après [**Article 1**] (en révision pour le journal *Biological Reviews*), nous avançons que l'échec des mesures compensatoires est notamment dû à une mauvaise évaluation des impacts ainsi qu'à un mauvais choix des mesures à adopter. L'évaluation des impacts est en effet dans la plupart des cas descriptive, uniquement valable à des échelles de temps réduites et sans aucune prise en compte de la dynamique et de la fonction des habitats concernés (par exemple site de reproduction, d'alimentation ou de repos pour les populations animales). Dans la méthode des ratios par exemple, le choix des surfaces à compenser ne considère souvent que la surface elle-même et rarement la fonction écologique du site détruit. Ainsi, alors que l'arsenal juridique s'étoffe régulièrement, les méthodes destinées à évaluer les impacts et à trouver les meilleures mesures compensatoires n'ont quant à elles pas beaucoup évolué.

3. Les modèles prédictifs comme nouvel outil dans la mise en place des mesures compensatoires

Les mesures compensatoires nécessitent donc une méthode rigoureuse et objective qui permette de prédire les impacts de la destruction d'un site et de désigner ensuite le site le plus adapté pour compenser cette perte. Les modèles prédictifs, développés en écologie pour comprendre les impacts des changements environnementaux sur les populations naturelles, sont des outils rationnels qui peuvent répondre aux objectifs de la compensation écologique. Dans ce chapitre, nous comparons les forces et faiblesses des deux types de modèles prédictifs utilisés en écologie, les modèles mécanistes individu-centrés et les modèles corrélatifs.

3.1. Les modèles corrélatifs

Les modèles corrélatifs (également appelés modèles de niche ou modèles bioclimatiques) utilisent le traitement statistique des données réelles de présence/absence d'espèces dans un environnement donné pour prédire la distribution future de la population. Plus précisément, ils s'appuient sur l'établissement de relations statistiques entre des facteurs environnementaux (par exemple des données climatiques) et des distributions d'espèces observées (Pearson et Dawson 2003), pour en déduire les exigences environnementales d'une espèce. Les modèles corrélatifs sont plus rapides à paramétrer que les modèles mécanistes, notamment car ils nécessitent moins de données.

Beaucoup de ces modèles ont été utilisés pour comprendre l'impact des changements climatiques sur les aires de répartition des espèces ou les risques d'extinction. Thomas et al (2004) par exemple, ont estimé les risques d'extinction pour un échantillon de régions couvrant 20% de la surface terrestre. Ils ont ainsi montré que, selon le scénario climatique considéré, jusqu'à 35% des espèces considérées sur ces sites pourraient s'éteindre d'ici 2050.

Mais les modèles corrélatifs ne tiennent pas compte des processus biologiques sous-jacents et manquent souvent de précision (Pearson et Dawson 2003 ; Robb et al. 2008 ; Thuillier et al. 2008 ; Dutilleul 2011). Leurs prédictions sont toutefois meilleures à une échelle régionale qu'à une échelle plus fine (Austin 2007), cette dernière étant souvent l'échelle utilisée en compensation écologique. Cependant, associer les modèles corrélatifs à des méthodes de télédétection améliore les prédictions. Inclure par exemple un index de végétation dans un modèle corrélatif a permis de caractériser de manière fine les exigences en termes de qualité d'habitat pour le Panda Géant (*Ailuropoda melanoleuca*) et de mieux suivre la dynamique temporelle de son aire de répartition (Tuanmu et al. 2011).

3.2. Les modèles mécanistes

Les modèles mécanistes quant à eux établissent des relations causales entre la distribution des espèces et certains paramètres de leur environnement, indépendamment des données de présence/absence (Kearney and Porter 2004). A l'inverse des modèles corrélatifs, les modèles mécanistes peuvent tenir compte d'interactions biologiques, de capacités de dispersion et d'adaptation des espèces. Les modèles mécanistes individu-centrés, qui sont une sous-catégorie des modèles mécanistes, considèrent en outre les variations inter-individuelles au sein d'une population (Grimm 1999). Ainsi, chaque individu a ses propres caractéristiques (i.e. sa propre expérience, sa propre compétitivité ou encore une condition physique particulière) et dispose d'informations sur son environnement (comme les ressources alimentaires disponibles ou les compétiteurs présents). L'ensemble de ces informations va lui permettre de faire son propre choix (choix du site d'alimentation ou de repos), celui-ci pouvant en retour impacter le choix des autres individus de la population ou modifier l'environnement local. Parmi les modèles mécanistes développés, IBASAM (pour Individual Based Atlantic Salmon Model; Piou and Prevost 2012) par exemple étudie l'impact des conditions environnementales sur les dynamiques de croissance et de maturation du Saumon (*Salmon salar*). Par ailleurs, parmi ces modèles, ceux qui considèrent le bilan énergétique des espèces sont particulièrement pertinents lorsque le site dégradé est un site d'alimentation. Ainsi, Kearney et Porter (2004) ont pu obtenir une carte de répartition fine d'un gecko australien (*Heteronotia binoei*) en combinant des paramètres physiologiques de l'espèce (dont ses besoins énergétiques) avec des données climatiques (dont le vent, la température de l'air et l'humidité).

Les modèles mécanistes requièrent toutefois davantage de données comparés aux modèles corrélatifs. Ils sont donc plus fastidieux à paramétrer sur une échelle régionale mais restent de bons prédicteurs à une échelle spatiale locale, l'échelle d'implantation des mesures compensatoires.

3.3. Une utilisation combinée des deux types de modèles prédictifs pour améliorer la mise en place de mesures compensatoires

Les avantages et inconvénients respectifs des deux types de modèles décrits ci-dessus peuvent cependant être contournés grâce à deux types d'utilisation combinées et améliorer ainsi la mise en place des mesures compensatoires. Tout d'abord, l'utilisation de modèles hybrides associant les deux types d'approche. Cette classe récente de modèles décrit la dynamique des espèces en combinant des données de présence/abondance avec des processus liés à leurs capacités d'adaptation, de compétition mais aussi à des probabilités de survie et de fécondité (voir par exemple Pagel and Schurr 2012). Ce type de modèle est plus rapide à paramétrer qu'un modèle mécaniste « classique » tout en conservant des aspects fondamentaux de dynamiques des populations.

Par ailleurs, une utilisation séquentielle de ces deux types de modèle peut également améliorer le choix des mesures compensatoires. Ainsi, les modèles corrélatifs, bons prédicteurs sur une large échelle spatiale, permettraient de cibler une zone géographique puis l'utilisation d'un modèle mécaniste permettrait dans un second temps d'affiner le choix.

4. Conclusion

En France, comme dans de nombreux autres pays, les mesures compensatoires destinées à ne pas perdre de biodiversité suite à des projets d'aménagement sont évaluées au cas par cas par des bureaux d'études, sans concertation obligatoire avec des scientifiques. L'objectif de « zéro perte nette de biodiversité » est cependant rarement atteint. S'il est possible de proposer un cadre commun de compensation, il est bien plus délicat de définir des grilles précises de compensation. Chaque projet d'aménagement étant différent, les mesures de compensation doivent être propres à chaque cas d'étude. Les modèles prédictifs sont des outils objectifs qui peuvent prédire les impacts de chaque projet individuellement. Bien que ces modèles soient

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

avant tout construits à des fins de recherches scientifiques, nombre d'entre eux possèdent des interfaces accessibles à tous (voir par exemple WaderMorph, West et al. 2011, <http://individualecology.bournemouth.ac.uk/software.html>).

Enfin, même si les modèles en écologie restent des outils qui ne retranscriront jamais totalement la réalité et l'ensemble des événements se produisant dans un écosystème, ils sont certainement plus à même de conseiller les administrations, maîtres d'ouvrage et bureaux d'études, que de simples dires d'experts ou des études se basant simplement sur des relevés de terrain.

5. Lien avec les changements de gestion dans les salins de Giraud

Cette réflexion sur les outils à utiliser pour la mise en place de mesures compensatoires s'inscrit dans la problématique de la présente thèse à savoir comment prédire les impacts des changements de gestion des salins sur la population nicheuse de flamants roses. Il est cependant important de rappeler que, dans ce cas précis, il ne s'agit pas d'estimer des mesures compensatoires à d'éventuels changements de vocation du site. Nous nous situons en effet dans une étape antérieure puisqu'aucun nouveau projet industriel n'est encore décidé sur les salins encore actifs. Ainsi, la mise en place de notre modèle devra prédire les impacts des éventuels changements de gestion et apporter des conseils pour assurer le maintien du flamant sur le site.

L'utilisation d'un modèle mécaniste est donc dans notre cas justifiée puisque nous nous situons à une échelle spatiale que l'on peut considérer comme fine (environ 12 000 ha). D'autre part, comme les salins sont une zone d'alimentation majeure pour les flamants, il est important de prédire l'impact de la perte de cette fonction pour l'espèce en tenant compte des différents paramètres de son écologie alimentaire (dont la réponse fonctionnelle, mesurée dans le chapitre suivant).

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

II. [Article 1-Review] Combining correlative and mechanistic species distribution models to improve ecological compensation

Anne-Sophie Deville^{1,2}, Eric Meineri¹, David Grémillet^{2,3}, Michel Gauthier-Clerc^{1,4}, Arnaud Béchet¹

¹Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

³FitzPatrick Institute, DST/NRF Centre of Excellence, University of Cape Town, Rondebosch 7701, South Africa.

⁴Departement Chrono-Environnement, UMR UFC/CNRS 6249 USC INRA, Université de Franche-Comté, Besançon, France

* Corresponding author: deville@tourduvalat.org

Abstract

Few studies have shown positive impacts of ecological compensation on species dynamics affected by human activities. We argue that this is due to inappropriate methods used to forecast required compensation in environmental impact assessments. These assessments are mostly descriptive and only valid at limited spatial and temporal scales. However, ecological models developed to predict the impacts of environmental changes on species distribution should provide rigorous science-based tools for mitigation planning. Here we describe the two main

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

classes of predictive models, correlative models and individual-based mechanistic models. We show how these models should be used alone or together to improve compensation planning. While correlative models are easier to implement, they ignore underlying ecological processes and lack accuracy. However, incorporating remote-sensing into correlative models can improve predictions. On the contrary, individual-based mechanistic models can integrate biological interactions, dispersal ability and adaptation. Moreover, among mechanistic models, those considering animal energy balance are particularly efficient at predicting the impact of foraging habitat loss. However, mechanistic models require more field data compared to correlative models. Hence we present two approaches which combine both methods for compensation planning, especially in relation to the spatial scale considered. We show how the availability of biological databases and software enabling fast and accurate population projections could be advantageously used to assess ecological compensation requirement in environmental impact assessment.

Key words

Animal spatial dynamics, biodiversity, compensation, conservation, energy expenditure, habitat loss, mitigation, offsets, stakeholders

1. Introduction

It is estimated that 83% of all land surface has been affected by human activities (Sanderson et al. 2002). Change in land-use is an important driver of biodiversity loss, and probably the most severe within terrestrial ecosystems (Sala et al. 2000). Land-use change detrimental to biodiversity is mainly caused by land clearing for agriculture and land transformation to infrastructure building such as urban and industrial sprawl, highway, harbor or airport building. In most regions of the world, policies have been implemented to balance

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

anthropogenic alteration of biodiversity with land conservation or restoration in order to reach an objective of 'no net loss' of biodiversity, and if possible of 'net gain' (Slootweg et al. 2010).

Impacts of development projects affecting land use are generally subject to Environmental Impact Assessments (EIA). Mitigation is at the core of the EIA process (Wood 2003) and is generally implemented sequentially, first with attempts to avoid negative impacts, followed by minimization of degradation, rectification of negative impacts and, finally, compensation for unavoidable loss. Compensation consists in creating offset areas by restoring, enhancing, and sometimes preserving biodiversity elsewhere. Approximately 16,000 mitigation programs (or EIAs) are conducted across the European Union each year (GHK for DG Environment 2010) and the US market for environmental mitigation is worth hundreds of millions US\$ (Burgin 2010). Environmental policy decisions widely influence natural systems and compensation could be a major avenue for limiting the negative impacts of human action on biodiversity (Kiesecker et al. 2010) even though the very efficiency of biodiversity trading may raise skepticism (e.g. Walker et al. 2009).

The achievement of a 'no net loss' objective depends on a sound estimation of project impacts upon species, of the offset required to compensate for this loss, and of the restoration potential of the compensation area. This implies impact quantification, to evaluate necessary compensation. Compensation quantification relies on different metrics, such as the size of the impacted population, the number of species affected by the project or the presence/absence of species after the project, species body condition or diverse population features such as species survival probability and the sensitivity of different life stages. In principle, ecological models (or Species distribution models) developed to predict species distributions in the context of environmental change allow an assessment of such metrics in wild populations.

Species distribution models (hereafter SDMs) have been developed along two main approaches. First, phenomenological or correlative models use the geographic distribution of species to infer their environmental requirements. Second, mechanistic models establish a causal relationship between species distributions and their environments. In theory, SDMs could

offer a relevant contribution to conservation and decision-making within the process of mitigation. In practice however, despite major scientific achievements and prestigious publications, one is often left wondering how predictive modeling is actually being transferred into environmental policy and practice (Braunisch et al. 2012). As Meffe and Viederman (1995) pointed out, advances in conservation biology research are worthless if they are not translated into effective policy.

In this review paper, we argue that SDMs could offer a way to ground compensation into a robust scientific approach allowing a better-quantified assessment of what may be impacted and of the need for compensation. We thereby compare the relative pay-offs of correlative and mechanistic approaches and propose to combine these two classes of models to help implementing efficient compensation measures.

2. Ecological compensation: where is science?

Ecological compensation generally requires metrics to define references points (e.g. surface areas of habitats, number of species or ecological functions impacted), and to identify suitable replacement sites. Assessment methods to estimate impacts are multiple. For instance, a dozen of assessment methods exist for wetlands mitigation alone (Bartoldus 1999). Most of these methods aim at classifying the level of impacts on biodiversity depending on the conservation status of the species impacted, the nature of the impact, the surface impacted, the species' colonization ability, the ecological and geographical equivalence and more rarely the uncertainty in the effectiveness of restoration actions. Offset ratios are then defined to achieve an appropriate exchange regarding the metrics used and to ensure no net loss in the long term. Ratios are set to reflect the number of offset units that must be provided to compensate one unit of loss at the project site (McKenney and Kiesecker 2010). For example, a ratio of 3:1 means that 3 ha of wetland must be restored for each ha of natural wetland impacted or lost. An abundant literature discusses how ratios should be defined and used (see for instance Robb 2002 and

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Moilanen et al. 2009), yet no agreement has been reached on a standardized approach. In practice, ratios are often the result of a negotiation between regional policy makers, projects managers and conservationists.

Synthetic ecological indicators were proposed as a standardized approach to first assess biodiversity richness in habitats where a project is planned, and then define required ratios to compensate for biodiversity loss. These indicators describe ecosystems in simple terms, while being sensitive to ecosystems functioning (Griffith 1997). They can be based on i) the relative abundance of species in a community, reflecting its evenness, richness or diversity (e.g. Ludwig and Reynolds 1988, Legendre and Legendre 1998), ii) the complexity of an ecosystem via the number of trophic levels (e.g. Kantoussan et al. 2010) or iii) indicators based on remote-sensing as for chlorophyll concentration reflecting biomass (e.g. Platt and Sathyendranath 2008).

For example, levels of impacts and ratios chosen to compensate for the destruction of a wetland to construct a new airport at Notre-Dame-des-Landes (near Nantes; Western France), were provided by experts of the Environmental agency committed to prepare the EIA. Levels of impact on a 1 ha surface area were converted to scores of *compensation needs* (e.g. major impact: score = 2 compensation units; moderate impact: score = 1, minor impact score = 0.5) and were matched to units of *response to the need for compensation*: e.g. restoration of 1 ha of habitat = 2 units of response to the compensation need, improvement of an already existing habitat = 1 unit, and so on. Such ratios were said to depend on the ecological importance of the patch of impacted wetland, with respect to its hydrological functions and its biodiversity. However, no scientific method was provided to assess the real impact on biodiversity, for instance in terms of reduction in population sizes of the species considered. Moreover, target sites where restoration was planned were chosen by satellite imagery crossing data from hydrographic systems and topography, independently from any prospective modeling of the potential carrying capacity of these sites for impacted species.

The few studies that monitored the outcome of compensation efforts demonstrated considerable variations in their success, and substantial room for improvement. A recent review

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

showed the weak performance of wetland restoration both in term of biodiversity and functionality (Moreno-Mateos et al. 2012). Several other evaluations revealed failures of compensation measures (Teels et al. 2004, Wolters et al. 2005, Quigley and Harper 2006, Reiss et al. 2009, Maron et al. 2010, Tischew et al. 2010).

Given this accumulating evidence that compensation fails to efficiently offset biodiversity loss, concerns were expressed regarding the importance of respecting the mitigation hierarchy (Kiesecker et al. 2010, Quetier and Lavorel 2011) and calls were made for long term monitoring of offsets measures (Race and Fonseca 1996, Walker et al. 2009). Criticisms of current mitigation practices also focused on the lack of scientific background in decision making (Harding et al. 2001, Rahn et al. 2006, Burgin 2008). First, conservationists generally rely on expert opinion to assess human impacts and then to determine ratios (Sutherland and Watkinson 2001). Yet forecasted impacts are rarely based on scientifically sound evaluation (Sutherland 2006). Second, when an environmental expertise is led, it is usually mostly descriptive and valid at restricted spatial and temporal scales, with no visibility over longer periods (e.g. Fero et al. 2008). Further, a limited set of ecological criteria are considered and little attention is paid to the dynamic character of natural areas and their role for far-ranging species (i.e. as foraging area, breeding site or resting place) (Robb 2002). Moreover, ecological indicators rarely match the reality of biological systems (Turnhout et al. 2007), can seldom be used and compared at different scales (Noss 1990) and lack fixed quantitative reference values and methodological standards (Tolkamp and Van Rooy 1990). Finally, species may show contrasting reactions to land use changes due to different physiological thresholds and niche characteristics. Although this clearly makes the matter of mitigation far more complex than the simple use of indicators, this issue is rarely considered (Morin and Thuiller 2009).

Such high level of uncertainty about the outcome of compensation measures is largely explained by methodological difficulties in assessing the complex functioning of ecosystems at varying spatial and temporal scales and the wide range of possible impacts. Hence, reliance on a general method to determine offset ratios seems inadequate. Offset methods thus lack a

structured and transparent framework grounded in up to date ecological knowledge. We argue here that SDMs are efficient tools to predict how species distribution can be altered by environmental changes and therefore should be considered as an opportunity to meet the requirements of compensation planning.

3. Species distribution models: relative payoffs of correlative and individual-based mechanistic approaches

Quickly gathering the relevant scientific data, generating predictive scenarios, and ultimately maintaining the functioning of natural systems or restoring areas to offset losses: here are the three main challenges of practitioners involved in mitigation implementation. Compensation implementation should therefore include more quantitative, model-based decision-making, ensuring well-articulated and standardized scientific and legal standards. Predictive modeling could be an essential tool within this process, integrating field measurements and experiments, and supporting expert judgment (Shugart et al. 1992).

3.1. Correlative approach

Description of models

Correlative species distribution models, also known as bioclimatic envelop models, ecological niche models or climatic envelop models (Elith and Graham 2009), hereafter 'CSDMs' (referring to Dormann et al. 2012), are widely used in ecology to predict species distributions (mammals and birds; e.g., Peterson et al. 2002, amphibians and reptiles; e.g., Araujo and New, 2007, butterflies; e.g., Beaumont and Hugues, 2002, and plants : Thuiller et al. 2005, Meineri et al. 2012).

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

CSDMs are derived from Hutchinson's niche theory (1957) and the gradient analysis of Whittaker (1956). They link current species observations with environmental variables to yield predictions on current, past or future species distributions (Pearson and Dawson 2003, Elith and Graham 2009; **Fig. I.1**). More precisely, these models rely on the establishment of statistical relationships between environmental predictors (most often climatic and land-use variables) and observed species distributions (Pearson and Dawson 2003, Austin 2007, Beaumont et al. 2009, Elith and Graham 2009) to infer species-specific environmental requirements. CSDMs rely on two major assumptions. First, species occurrences and explanatory variables (e.g. climate) are at an equilibrium with the environment and second, niche is conserved through time and space (Elith and Leathwick 2009). CSDMs are generally species-specific, although several single-species models can be combined to predict net biodiversity loss (e.g. Thomas et al. 2004, Thuiller et al. 2005) or can be coupled with ordination techniques to yield predictions at the community level (see Ferrier and Guisan 2006, Baselga and Araujo 2009; for review on community modelling).

CSDMs are often based on presence and absence data (GLM, Thuiller, 2003; Araújo et al., 2005, GAM, Leathwick et al., 1996 and Midgley et al., 2003, MARS, Munoz and Felicísimo 2004, NPMR, McCune 2006), but can be also stem from presence-only data (e.g. BIOCLIM, Nix 1986; Parra et al. 2004; GARP, Peterson 2001; Anderson 2003, and MAXENT, Phillips et al. 2004) or on abundance data (Cawsey et al. 2002, Huntley et al. 2012). Modeling methods can rely on basic logistic regressions (i.e. GLM), segmented logistic regression (i.e. GAM, MARS), tree analyses, (GBM, RTA), or on the principle of maximum entropy (e.g. MAXENT). As phenomenological models, the fit of CSDM to empirical data is generally assessed by *p*-values indicating the probability of an effect compared to a null model, but greater emphasis is currently made on AIC and multimodel inference (Burnham and Anderson 2002). Model evaluation often consists in comparing model predictions with a subset of species observations excluded from the modeling process or in cross validation techniques (Jeschke and Strayer 2008). Model agreement is then assessed using AUC (Area Under the receiving operating Curve), Kappa and/or TSS (True Skill

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Statistic) statistics. AUC has the advantage of comparing directly the probability of species occurrence predicted from the model with species observations. In contrast, predicted probabilities of species occurrence need be transformed to presence/absence values before Kappa or TSS can be applied (Elith and Leathwick 2009). Liu et al (2005) detailed and compared several strategies that can be applied to transforming the results of species distribution models to presence/absence data.

However, predicted distributions can differ according to the modeling technique used (Thuiller 2003, Elith et al. 2006). Hence, the modeling package, BIOMOD (for BIOdiversity MODeling; Thuiller 2003) has been proposed to capitalize on the most widely used modeling techniques and produce more reliable predictions. BIOMOD is currently one of the most widely used tool to implement CSDMs (e.g. Araujo et al. 2004, Ballesteros-Mejia et al. 2011, Barbet-Massin et al. 2012). More recently, ENMTools (Warren et al. 2010) and ModEco (Guo and Liu 2010) have been proposed as friendly softwares to facilitate quantitative comparisons of different CSDMs.

Numerous criticisms have been raised regarding the validity of CSDMs (Pearson and Dawson 2003, Guisan and Thuiller 2005, Heikkinen et al. 2006, Dormann 2007). First, records of species absences which are often necessary to fit the models cannot be inferred with certainty (Elith et al. 2006). In response, several methods have been proposed to infer 'pseudo-absences' (e.g. Lutfolf et al. 2006), as well as the use of modeling algorithms that do not require absences data. Still, absence records remain problematic as modeling algorithms often extract pseudo-absences internally using one of the many strategies described in the literature, therefore keeping uncertainty in the predictions. Similarly, public data sources must be used with caution for developing CSDMs, especially for subspecies that are morphologically similar but with distinct ecological requirements and geographic distributions (Lozier et al. 2009). Second, CSDMs most often ignore spatial autocorrelation (SAC). SAC can be caused by distance-related biological processes, non linear relationship modeled as linear or simply by the absence of spatially structured environmental variables important for the species distribution (Dutilleul

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

2011). SAC can be problematic when it remains in the model residuals as it may inflate type I errors or invert the slope of a response curve (Dormann et al. 2007). Although Dormann et al. (2007) proposed several solutions to account for SAC in correlative species distribution models, SAC remains ignored in most recent publications. Third, because correlations between species distributions and environmental factors are obtained through presence (/absence) data, CSDMs are assumed to provide a spatial representation of the realized niche in space and time, and assume the realized niche to represent species distribution (i.e. the environmental space where the species does occur, Pulliam 2000, Sillero 2011). However, the realized niche does not explain the physiological limits of a species' range, as they can occur across wider environmental ranges than have been recorded during a particular area/time. In contrast, species can be seen in areas which do not suit the set of conditions and resources necessary for a viable population. This can be explained either by the presence of transient individuals or by artificial managements allowing a species to be present (for instance, birds receiving supplementary food, Robb et al. 2008). Source-sinks dynamics can also contribute to define erroneous ecological niches and generate flawed CSDMs. Source-sink effects occur when some habitats of good quality (habitat source) allow recruitment that exceeds mortality, and export individuals to 'sink' areas where individual fitness is lower because of suboptimal environmental conditions. This phenomenon can greatly influence patterns of population dynamics (see for instance Gill et al. 2001). Identifying source and sink habitats is thus primordial to define adequate species' niches for CSDM parameterization.

Finally, most CSDMs do not consider biotic interactions, evolutionary processes and dispersal ability (Pearson and Dawson 2003, Hampe 2004, Araujo and Guisan 2006, Thuiller et al. 2008, Engler and Guisan 2009, Huey et al. 2012). More recently, some recent CSDMs included dispersal ability through modeling packages which combine correlations with mechanistic cellular automata based on dispersal kernels (see for instance Engler and Guisan 2009, Engler et al. 2009 and Midgley et al. 2010 for plants and Carvalho et al. 2010 for animals). It can also be argued that because CSDMs predict the realized niche, biotic interactions are indirectly

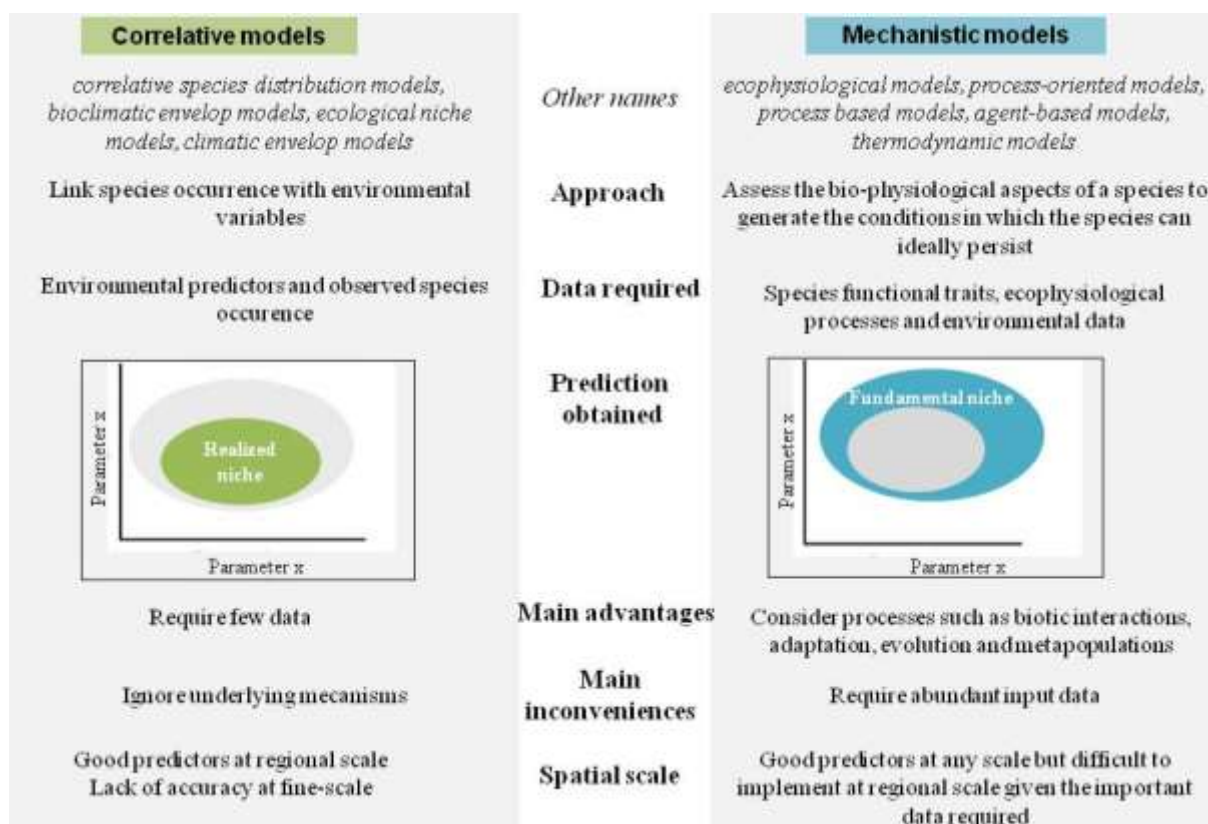
Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

accounted for. Yet, biotic interactions may differ in another environmental context and individual species responses to environmental change may be expected (Lenoir et al. 2008). Hence, such correlations may not apply in the future, especially as interspecies relationships may change (Prentice and Solomon 1991, Woodward and Rochefort 1991, Prentice et al. 1992, Pearson and Dawson 2003). Recent improvements have been made in this regard and some studies have now explicitly included biotic interactions into regional and landscape scale models (see for instance Leathwick et al. 1996, Araujo and Luoto 2007, Preston et al. 2008, Meineri et al. 2012 and Harris et al. 2012). Yet, none of these studies managed to account for potential non analogue biotic interactions when performing models projections in another spatio-temporal context.

Despite numerous recent improvements, CSDMs are still criticized for their rationale which relies on the link between species occurrence and environmental data without taking into account underlying mechanisms. There are nonetheless useful, easy to use and provide fairly good predictions at regional spatial scales (Pearson and Dawson 2003, Austin 2007). The required data are often freely available from museum and climate databases so that they do not necessarily require time-consuming field work.

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Figure I.1. Comparison between correlative (CSDMs) and individual-based mechanistic models (IBMMs).



How correlative species distribution models can combine species occurrence and remote sensing with environmental information to yield compensation planning ?

Remote sensing scientists designed accurate techniques to describe ecosystems (Horning et al. 2010). However, these techniques are still largely unfamiliar to conservation biologists (Cabello et al. 2012). Traditionally, satellite imagery has been used in conservation in a descriptive way for mapping vegetation structure and species habitats. However ecosystem functioning has rarely been considered, although remote sensing provides key descriptors of ecosystem functions such as energy balance, decomposition rates, carbon gains, primary production, surface temperature, albedo or precipitations. These parameters can have critical effects on population and community level processes. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI),

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

another classical output parameter from remote sensing which can be correlated with the fecundity or survival rates of species (see for instance Wittemeyer et al. 2007; Pettorelli et al. 2007). Including NDVI into CSDM can thus improve predictions by explicitly considering an important biological process. Hence, combining remote-sensing parameters with species occurrence can be useful to define more accurate species niches, and predict habitat suitability for species in the context of ecological compensation.

Combining remote sensing with species occurrence into CSDMs specifically for compensation implementation could become common following the model of other conservation planning activities, such as the identification of suitable habitats for rare species (Gaubert (Gaubert et al. 2006) and the design of reserves (Brito et al. 2009). For instance, incorporating primary production (NDVI) within a CSDM improved the assessment of habitat quality required for an endangered population of brown bears (*Ursus arctos*) in Spain (Wiegand et al. 2008). A CSDM considering the Wide Dynamic Range Vegetation Index (WDRVI) has been shown to constitute a suitable tool for characterizing the Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*) habitat and monitoring its temporal dynamics. (Tuanmu et al. 2011). Finally, Brito et al (2009) used remote sensing and presence data to identify biogeographic patterns for three species of North African canids in the Sahara. This work allowed the mapping of species distribution, highlighting suitable refuges for these endangered species.

Further, the availability and accuracy of remote sensing parameters have improved some CSDMs (Kerr and Ostrovsky 2003). For instance, the Gap Analysis Program (GAP) is the largest species distribution model in this domain. GAP develops detailed maps of habitat preferences for target species. Output from remote sensing parameters such as biophysical, climatological and land cover data can also be integrated to predict the presence and absence of individual species throughout their ranges (Kerr and Ostrovsky 2003). Finally, remote sensing provides persuasive visual aids which can enhance its practice.

3.2. Individual-based mechanistic approach

Description of models

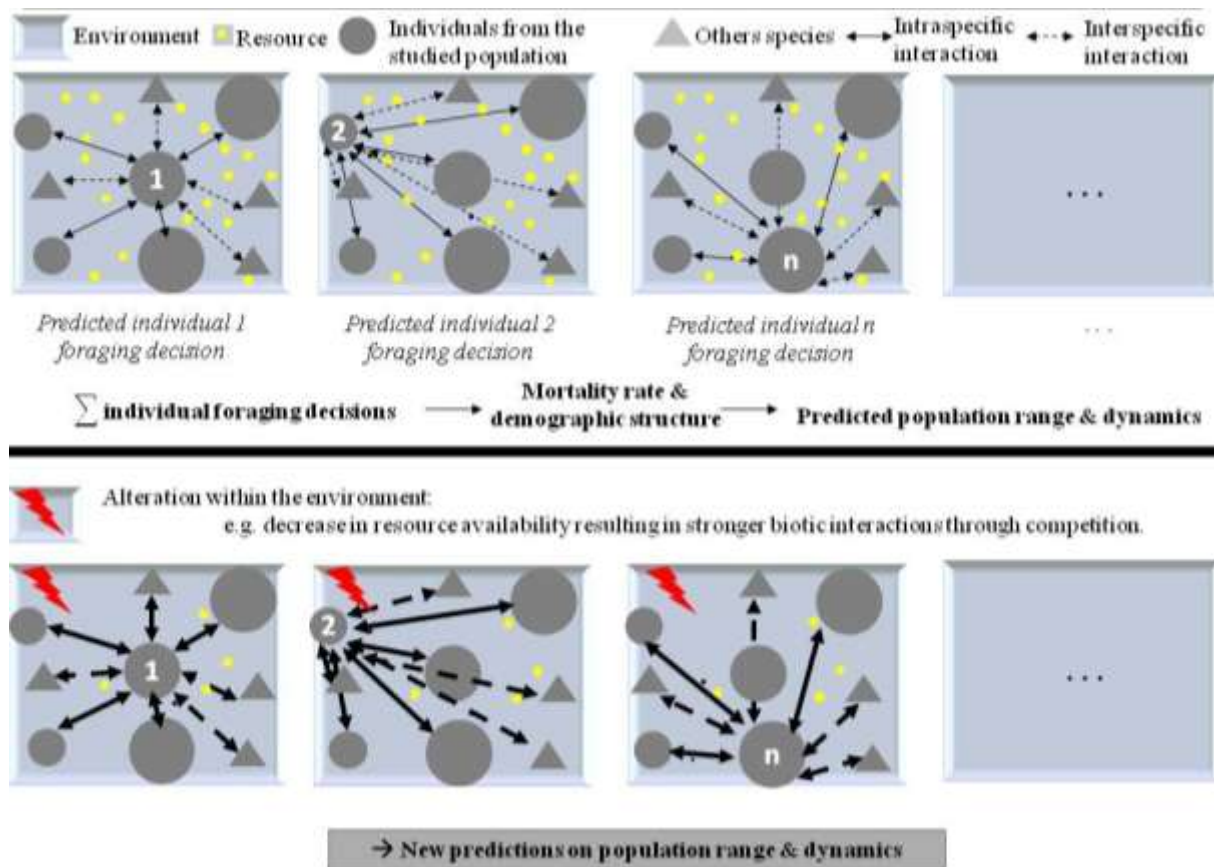
In great contrast to CSDMs, mechanistic models establish causal relationships between species distributions and environmental variables, independently of data available on species distributions (Kearney and Porter 2004, Kearney et al. 2008, see also **Fig. I.1**). Mechanistic models also do not use environmental variables as predictors to infer forthcoming distributions or processes. Rather, environmental variables are used as proximate information and input values. Such mechanistic models are bottom-up models since they aim at inferring the properties of a complex system (population, community and ecosystem) from interactions between the individual components of this system (Grimm 1999). This contrasts with correlative approaches, within which the modeler applies a correlative framework to any particular species or community, without taking into account processes underling the causal relationship between species distributions and environmental variables. Mechanistic models thus provide a spatial and temporal representation of the fundamental niche of species (Sillero 2011). More precisely, they attempt to simulate the mechanisms considered to underlie observed correlations with environmental attributes (Beerling et al. 1995) by using detailed knowledge of the ecophysiological responses of target species to environmental variables (Stephenson, 1998). Mechanistic models have also been referred to as ecophysiological models (Stephenson 1998), process-oriented models (Carpenter et al. 1993), process-based models (Morin and Thuiller 2009), agent-based models (McLane et al. 2011), or thermodynamic models (Fort et al. 2009). Indeed, studying behavioural and physiological adaptations of organism to environmental conditions (e.g thermoregulation and homeostasis), is fundamental in a changing world, to determine limitations to adaptive processes and conditions favorable to species' maintenance (Le Maho 2002). Mechanistic models were shown to deliver more accurate

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

distribution predictions than CSDMs (Yates et al. 2000), and to offer great potential for improving their flexibility and performance (Buckley et al. 2010).

Early mechanistic models have two major weaknesses, which have been addressed in more elaborated versions. First, they used to consider all individuals as identical in their behaviour and physiology. Second, individuals were not spatially distributed in the environment. This means that all individuals had the same probability to interact, independently of the distance separating them. Such shortcomings led Huston et al. (1988) to propose an individual-based approach. Compared to CSDM, such individual-based mechanistic models (hereafter IBMM) present the fundamental advantage of including individual learning, adaptation and evolution (Grimm 1999). Indeed, individual learning is a key component influencing individual fitness, which evolves as a function of habitat characteristics and inter or intraspecific relationships. Each individual has information on its local environment (resources, competitors for instance). This information is processed by a set of decision rules, to produce an action that may in turn impact others individuals and/or the local environment. Hence, IBMM may include game theory (e.g. Broom and Ruxton 1998), as well as genetic aspects, to allow selective and/or stochastic population processes. IBMM therefore allow individuals to vary in competitive ability, and to maximize fitness. In this context, individuals use optimal decision rules to make their choices, which mean that they are likely to respond to environmental changes in the same way as 'real' organisms. Finally, IBMMs account for source-sink processes by estimating species range dynamics in both areas (Schurr et al. 2012). They are therefore expected to provide a reliable mean of predicting how animal populations will be influenced by environmental change (see also **Fig. I.2**). These models could be very useful to advise managers and policy makers in the context of ecological compensation, as they provide quantitative predictions on the effects of a project on biodiversity.

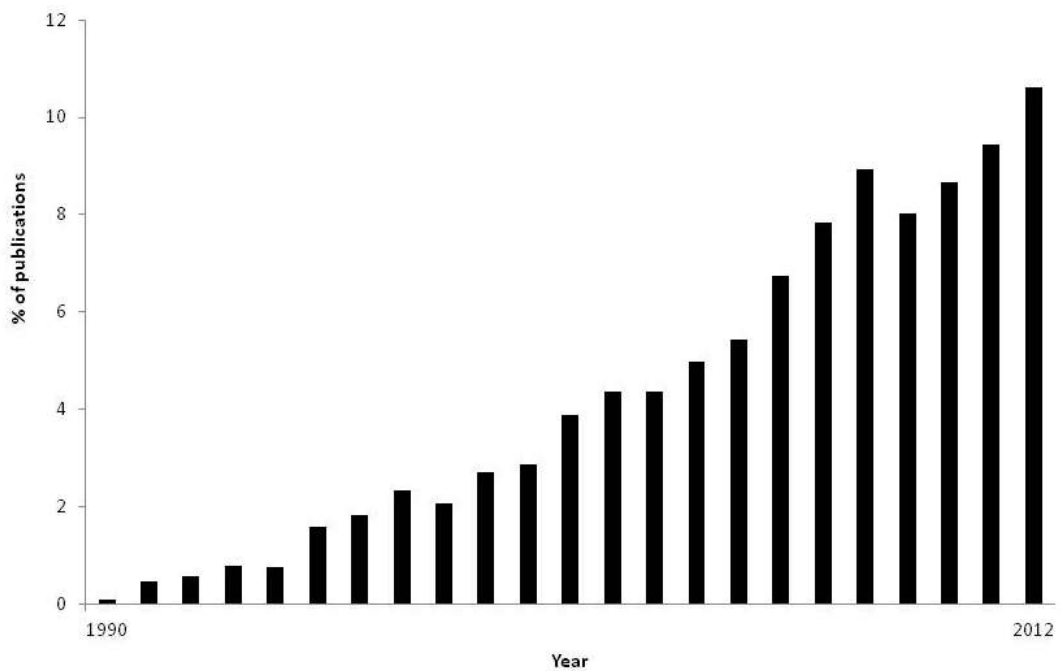
Figure I.2. Basic principle of an individual-based mechanistic approach.



Because of these many advantages and of the improvement of computing facilities, IBMMs met a keen interest in recent years and have been subject to important developments (**Fig. I.3**). Nevertheless, IBMMs require abundant input data, sometimes difficult to obtain particularly at regional scales. Fortunately, long term studies have now accumulated vast amounts of information on species ecology. **Table I.1** describes the most widely used IBMMs, their main domain of use and availability (we do not present a table for CSDMs as it has been done in numerous reviews (see for instance Guisan and Zimmermann, 2000 and Jeschke and Strayer 2008).

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Figure I.3. Percentage of publications containing in their title, abstract or keywords, the terms of 'individual-based model' or 'agent-based model' or 'ecophysiological models' or 'process-based model' or 'process based models' associated to 'mechanistic model', since 1980.



Research within the fields of biology and ecology, outsource: Web of Knowledge, accessed on February 2013

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Table I.1. Description of most widely used individual-based mechanistic models.

Model name	Reference	Main question	General functioning	Main required input parameters	Main outputs parameters	Main domain of use	Availability
MORPH	Stillman 2008	Predicting the effect of environmental change on foraging animal populations.	The key assumptions are that individuals within populations behave in order to maximise their perceived fitness, but that perceived fitness may not always be positively related to the actual chances of survival and reproduction.	Foragers types, food patches distribution, food resources availability in each patch, forager's component target size (Ash Fresh Dry Matter or energy), food component value (in AFDM or energy content), forager's diet consumption rate	Foragers' survival probability, mean final store size of foragers, time spend in each patch	Birds (specially waterbirds)	Restricted
WaderMorph	West et al 2011	Assessing the effects of mitigation measures for shorebirds.	Simplified version of MORPH.	Forager types and diet, location	Foragers' survival probability, mean final store size of foragers, time spend in each patch	Shorebirds	Free access on: http://individual. ecology. bournemouth. ac. uk/ software. html
NicheMapper™	Porter and Mitchell 2006	Estimating the metabolic rate and other animal-dependent requirements (such as water and food requirements) necessary for an animal to maintain energy balance, and thereby self-maintenance and survival in a given environment	Based on the first principles of thermodynamics, this model integrates climate data and species specific parameters to solve a coupled system of mass and heat transfers between the organism and its environment.	- climatic data : temperature, relative humidity, wind speed - species specific data : morphology (e.i size of the different part of the body), physiology (including flight parameters) and behaviour (time energy budget)	Field energy expenditure in Watt h ⁻¹ (key input parameter for many mechanistic models)	All vertebrates	Patented
IBASAM (Individual-Based Atlantic Salmon Model)	Piou and Prevost 2012	The general purpose of IBASAM was to evaluate how environmental conditions affect the evolution of <i>Salmon salar</i> life-	The model is divided in 8 submodels corresponding to life cycle events and processes. To these biological submodels, two environmental submodels are added (river climate submodel (SM9) and ocean	Fish population description (including sex, age, weight, body length, fat reserve, location number of returns from the sea, intrinsic metabolism and genetic material coding). Habitat description (temperature, flow daily observations, with Stationary oceanic	Survival of the different life stages of the population	Constructed on salmon but should be adjustable to other fish species.	Free access on: http://www. bordeaux- aquitaine. inr. a. fr/ st. pee/ umr. ecobiop/ outi ls/ ibasam.

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

		history strategies and population size at the southern edge of their European distribution range.	climate submodel (SM10)). The model considers demographic stochasticity for mortality and reproduction. A sensitivity analysis determines crucial parameters in structuring the simulated populations.	growth conditions)			
TrophicLink	Caron-Lormier et al. 2009	Assessing the trophic-functional model of arable agriculture.	This model is a trophic-functional simplification of plant and invertebrate individuals, and their interactions, focused on the arable ecosystem. However, it can be applied to any ecosystem or part of an ecosystem with any number of functional types. TrophicLink captures the important trophic interactions that drive growth dynamics.	As each trophic-functional type is composed of many different species, with distinct values, each trophic-functional type requires a considerable list of parameter values if it is to reflect the variation and diversity found in nature. Plants and invertebrates : growth rates, mortality rates Plant only: energy allocated to seed production	Individual patterns of growth of plants and invertebrates	Plants and invertebrates	Restricted
Aquatox	U.S. Environmental Protection Agency 2001	Predicting the fate of various pollutants, such as nutrients and organic chemicals, and their effects on the ecosystem, including fish, invertebrates, and aquatic plants.	AQUATOX simulates the transfer of biomass, energy and chemicals from one compartment of the ecosystem to another. It does this simultaneously by computing each of the most important chemical or biological processes for each day of the simulation period.	Site parameters (width, length, depth, water inflow and discharge, nutrient loading, dissolved oxygen, pH, light, temperature, organic chemical) and biotic parameters: phytoplankton, zooplankton, zoobenthos	Outputs in terms of time varying biomass of the various plants and animal, chemical concentrations in water, and concentrations of the organic toxicant in water, organic sediments and biota	Aquatic plants, invertebrates and fish.	Free access on http://water.epa.gov/scitech/datat/modeled/aquatox/download.cfm#download
MAPSS (Mapped Atmosphere-Plant-Soil System)	Neilson 1995	Simulating the potential natural vegetation that can be supported at any upland site in the world under a long-term steady-state climate.	This global biogeography model operates on the fundamental principle that ecosystems will tend to maximize the leaf area that can be supported at a site by available soil moisture or energy	Climate and soil data (including temperatures, precipitations and surface roughness)	Hydrologic and water balance variables and vegetation variables (distribution, life-form, and leaf area)	Vegetation	Free access on http://www.daac.ornl.gov

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

BIOME2	Haxeltine et al. 1996a,b	Select which plant types may potentially be present at a particular site.	BIOME2 uses a coupled carbon and water flux simulation model to capture the effects of minimum temperature tolerances and chilling requirements on determining the distributions of different plant types.	Latitude, soil texture, and mean monthly climate (temperature, precipitation, and sunshine hours)	Net primary production and leaf area for the combination of major plant types. A rule-base is then used to translate the model output into vegetation structural categories	Vegetation	Restricted
--------	--------------------------	---	--	---	---	------------	------------

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

How individual-based mechanistic models can combine animal energetics, metapopulation processes and demography with environmental information to yield compensation planning

'Energy is the common currency of life, as it fuels biological processes at every level of organization' (Careau et al. 2008). Hence, understanding foraging habitat selection as a function of animal energy requirements is a major goal in a world strongly and rapidly modified by human activities (Gayet et al. 2011). We therefore argue that animal energetics should be taken into account when establishing compensation measures. Mechanistic models including energy requirements and food availability as key input values are thus particularly relevant in the context of foraging habitat loss (Conover and Caudell 2009, Sibly et al. 2013). On the basis of these two key parameters, IBMMs can predict animal spatial distributions and population parameters (e.g. survival rates, breeding rates), allowing to assess the impacts of a project before an offset area can truly meet compensation objectives.

Three main methods, reviewed in Fort et al. (2010), are currently used to assess energy requirements in animals. First, time-energy-budgets, combining time budgets with the energetic costs of each activity, are the most accurate method. However, they require extensive field data and time-consuming observations. Second, allometric equations are based on the relationship existing between field metabolic rates (FMR) and body mass. This method requires very few field data. Yet allometric equations are not species-specific and do not integrate environmental factors which can strongly affect energy budgets. Third, thermodynamic models assess the theoretical energy requirements of animals through calculations based on the fundamental principles of thermodynamics (Kearney and Porter 2004, Kearney et al. 2008). Such thermodynamic equations present three main advantages i) they are species-specific, ii) they include environmental factors, such as wind or temperature and iii) they allow assessing energy expenditure with no or limited need for time-consuming observations or manipulations. Hence,

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

thermodynamic equations represent the best trade-off when field data are scarce (Fort et al. 2009, Fort et al. 2010).

Another crucial advantage of IBMMs in the context of compensation implementation is that they allow forecasting impacts on the different components within an animal population. This proves useful when compensation measures can only focus on identified key stages of a population, such as reproductive adults or juveniles. For instance, Piou and Prevost (2012) developed an individual-based demo-genetic model to simulate population dynamics of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) within southern European populations (IBASAM for Individual-Based Atlantic Salmon Model, see also **Table I.1**). This model showed the importance of parameters related to juvenile growth in structuring the population, which is crucial information to assess extinction risk of the species, as well as mitigation strategies.

Finally, IBMMs may also incorporate habitat spatial configuration, and the impact of metapopulation processes on species dynamics, which are crucial features in conservation and for the management of patchy environments (Van Teeffelen et al. 2012). This is an important point, as EIAs generally study only direct on-site effects. Hence, they neglect possible negative effects off the impacted site (Lenzen et al. 2003). For instance, disturbance is often an indirect negative impact influencing species at nearby sites (see for instance Summers et al. 2011). Considering nearby sites is also fundamental when defining an offset area. An offset area can contain appropriate food resources or appropriate resting places, but reveal inappropriate because of its configuration, for instance with dense physical boundaries preventing dispersion or vigilant behaviour. Crucially, IBMMs take into account both the quality and the location of the disturbed site or the offset area, which are the two key elements conditioning species survival.

Several mechanistic models have been developed to study and forecast animal species distributions in the context of habitats changes (**Table I.1**). For instance, Porter and colleagues have established a spatially explicit state-of-the-art model (NicheMapper™; Porter and Mitchell 2006) that incorporates principles from heat and mass transfer, engineering, physiology, morphology, and behaviour within a GIS interface, to allow predictions across real landscapes.

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

This model computes heat and water mass balances for required animal expenditures (see for instance Porter et al. 2000b, Porter et al. 2002).

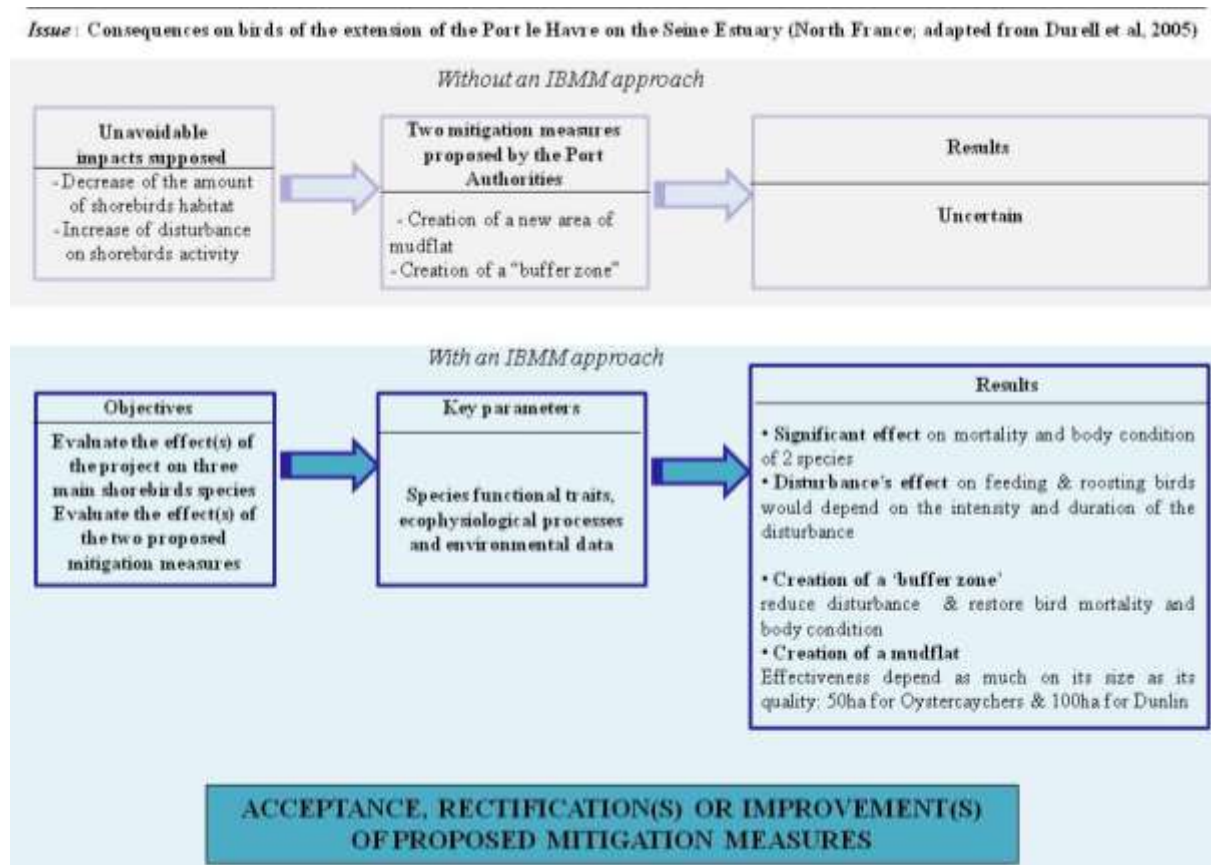
Concomitantly, Stillman and colleagues developed an individual-based modeling approach with an emphasis on foraging behavior, to assess the effect of environmental change on animals (MORPH; Stillman 2008). These environmental changes can include factors such as habitat loss, varying levels of human disturbance and climate change on the survival and body condition of animals. MORPH's key assumptions are that individuals behave in order to maximize their perceived fitness, but that perceived fitness may not always be positively related to the actual chances of survival and reproduction (i.e. individuals may make sub-optimal decisions, see Battin, 2004; Kokko and Lopez-Sepulcre, 2006). MORPH was initially used in waterbirds (see for instance Durell et al. 2006), but it is extremely flexible and potentially applicable to a wider range of species. The model does not calculate the energy requirements of the species, but this could be efficiently dealt with using the aforementioned NicheMapper™ model. Furthermore, West et al (2011) developed a user-friendly interface which is a simplified version of MORPH used to assess the effects of mitigation measures for shorebird (WaderMORPH). This IBMM is accessible online to non-specialists with a direct interest in coastal issues. To our knowledge, this is currently the only open-access tool for advising coastal management and policy.

Despite their obvious importance and their significant development (see **Fig. I.3**), very little has been published on the successful use of IBMMs for implementing mitigation measures, or to assess their efficiency. One rare case study concerns the effects of a harbor extension in Le Havre (France) on shorebirds (Durell et al. 2005; **Fig. I.4**). In this case, authorities proposed mitigation measures based on supposed negative effects while the project was already well underway. Durell et al (2005) used an IBMM to assess the efficiency of proposed mitigation measures and advise harbor authorities on possible improvements. Specifically, the authors demonstrated an important negative effect of the forthcoming harbor extensions on the

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

mortality rates and body condition of dunlins (*Calidris alpina*) from this area, and the necessity to create a buffer area to avoid disturbance to the birds (Fig. I.4).

Figure I.4. Example of the successful use of an IBMM to implement mitigation measures.



4. How to make the best use of correlative and mechanistic models to implement compensation?

The simplicity of the CSDMs has led to their popularity but also to extensive criticism (Guisan and Thuiller, 2005; Heikkinen et al., 2006; Dormann, 2007). Despite potential limitations the importance of bioclimatic model predictions should not be underestimated (Araujo and Peterson 2012). Following Pearson and Dawson (2003), CSDMs predictions should

Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

rather be viewed as first approximations indicating the potential magnitude and broad pattern of future impacts, rather than as accurate simulations of future species distributions.

Specifically, CSDMs' lack of precision seems more critical at fine spatial scales (Pearson and Dawson 2003, Austin 2007) which is generally the scale used when implementing compensation. Hence, the use of CSDMs alone does not seem appropriate to implement compensation measures. Conversely, the use of IBMMs can be time-consuming, especially at large scales where abundant data is required. While CSDMs and IBMMs have long been used in isolation, here we propose two options to take advantage of both approaches and yield more efficient compensation measures. First, an alternative strategy is to bring mechanistic details into CSDMs to produce improved, better and informed predictions (Helmuth 2009, Kearney and Porter 2009, La Sorte and Jetz 2010). For instance, a new class of spatial models describe population growth rates by combining occurrence/abundance data with processes such as adaptation and competition, but also fecundity and survival probabilities (see for instance Pagel and Schurr 2012 and Schurr et al., 2012). These models were initially developed for plants (e.g. BIOMOVE, Midgley et al. 2010), and are currently being adapted to animals (e.g. CLIMEX, Sutherst et al. 1999) or even to the study of plant-animal interactions (Merow et al. 2011).

Second, IBMMs and CSDMs could also be used sequentially and not necessarily through a hybrid approach. Indeed, CSDMs perform well at making broad predictions over regional scales and can be implemented more rapidly, whereas IBMMs are more difficult to implement at such large scales because of the wide range of required information and the extent of necessary computing resources. Moreover, biotic interactions tend to become more important at the local scale (Pearson and Dawson 2003). Therefore, CSDMs can help to identify a geographic zone at an advanced stage within the compensation process, where IBMMs can be used thereafter to implement accurate compensation measures. Moreover, combining remote sensing and CSDMs is particularly relevant at large scales as remote sensing can provide simultaneous estimates of ecosystem function over wide areas.

5. Conclusion

Although ecological compensation has been implemented for more than 30 years on a world-wide scale, its objective of 'no net loss' has rarely been met, compromising biodiversity conservation. This may be due to lax environmental policies, but is also strongly linked to methodological difficulties in assessing the impact of land-use change, and in proposing sound compensation measures. In this context SDMs appear as an adapted and objective tool to advise compensation policy, since they allow predictions of potential species distribution following land use changes. Moreover, in contrast to the current use of compensation ratios which use *ad hoc* assessment charts, SDMs provide a scientific approach which can be implemented to assess site-specific and long-term impacts.

The two distinct types of SDMs, CSDMs and IBMMs constitute two research avenues with a lot of ongoing development. We believe that these models should not be looked at in isolation, but rather in tandem. Overall, the use of SDMs needs to be adapted to the different stages of the compensation process, and to the particular aspect being tackled (e.g. spatial and temporal scale, target species to conserve, key stage within a population). At a fine spatial scale, using IBMMs which include animal energetics are particularly relevant when the lost area is a foraging habitat, and combinations of models such as MORPH and NicheMapper™ appear as extremely powerful.

Although SDMs are still only used within the scientific community, we posit that recent developments of user-friendly interfaces will significantly contribute to making them available to the much larger community involved in operative ecological compensation.

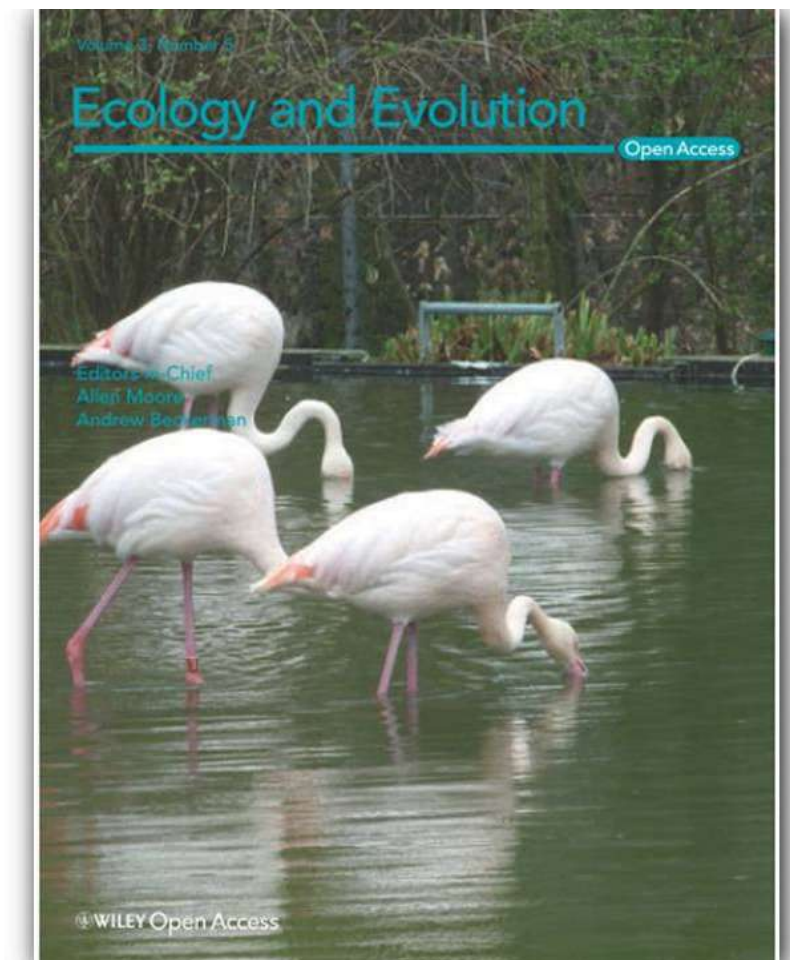
Chapitre 1: Combiner l'utilisation des modèles corrélatifs et des modèles mécanistes pour améliorer la mise en place des mesures compensatoires

Acknowledgements

We thank Vincent Devictor for constructive comments on the manuscript. This work was supported by the Fondation MAVA and a doctoral grant from Salinalgue, the region Provence-Alpes-Côte d'Azur (South of France), and the FUI.

Chapitre 2

I. Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose, paramètre clé pour la modélisation mécaniste



Couverture d'*Ecology and Evolution*, Mai 2012.

1. La réponse fonctionnelle : généralités

En écologie alimentaire, la réponse fonctionnelle mesure l'efficacité d'ingestion d'un consommateur par unité de temps en fonction de la densité et du type de la ressource alimentaire (elle se mesure donc en général sans compétiteurs et sans interférence). Elle a notamment été proposée comme alternative aux équations de Lotka et Volterra décrites dans les années 20 pour caractériser les relations proies-prédateurs. En effet, les principales critiques de ces modèles étaient l'absence de relations entre l'intensité de la prédation et la densité de proies ainsi que l'absence de limite physiologique et/ou mécanique à la consommation des proies par le prédateur.

La dynamique de la réponse fonctionnelle a été élucidée par Holling (1959) qui a pu formaliser la relation entre les performances alimentaires d'un prédateur et le temps passé par ce prédateur à chercher ses proies, à les manipuler et à les ingérer. A titre d'exemple, un lynx (*Lynx spp.*) en présence d'un lièvre (*Lepus spp.*) au sein d'un territoire de 10 m² n'aura pas la même efficacité d'ingestion que s'il se trouvait avec 10 lièvres sur cette même surface, tout simplement car son temps de capture sera plus long dans le premier cas. Par ailleurs, l'efficacité d'ingestion d'un animal peut varier en fonction du type de proies. Ainsi, certains oiseaux de rivages comme l'huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*), modifient leur régime alimentaire dans l'année en raison des changements saisonniers de la taille des vers de vase et des coquillages (Boates and Gosscustard 1989).

La réponse fonctionnelle dépend de deux paramètres: le taux d'attaque quantifiant la quantité de proies capturées par unité de temps, et le temps de capture/manipulation, représentant le temps nécessaire à un consommateur pour attraper, manipuler et ingérer un type d'aliment. L'évaluation de la réponse fonctionnelle d'un prédateur permet d'obtenir trois principales informations: le temps nécessaire à un animal pour combler ses besoins énergétiques journaliers, une comparaison de la profitabilité de différents types de nourriture et

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

le seuil de densité de nourriture en-deçà duquel les capacités d'alimentation de l'espèce sont compromises. Les paramètres de la réponse fonctionnelle apportent donc des informations cruciales pour comprendre la sensibilité d'une espèce face à une modification de la ressource alimentaire dans son milieu. Ils sont par ailleurs des valeurs d'entrée essentiels pour la mise en place de modèles mécanistes prédictifs.

Il existe trois types principaux de réponses fonctionnelles (**Fig. II.1**). La réponse linéaire de type I correspond à une augmentation de l'ingestion proportionnellement à l'augmentation de la densité de proies jusqu'à un seuil limite au-delà duquel le nombre de proies consommées est constant. Ce type de réponse est uniquement observé chez les filtreurs (mais tous les filtreurs ne présentent pas une réponse fonctionnelle de type I). Ces derniers ne seraient en effet généralement pas limités par les quantités de nourriture ingérées et auraient un temps de manipulation des proies négligeable. Une réponse de type I a par exemple été observée chez un canard filtreur, la sarcelle d'hiver (*Anas crecca*) filtrant des grains de riz (*Oryza sativa*, Arzel et al. 2007).

A gauche, mâle sarcelle d'hiver filtrant l'eau et à droite, détail du bec d'une sarcelle laissant apparaître les lamelles.



(Crédits : flickr.com)



(Crédit : J. Champagnon)

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

La réponse fonctionnelle de type II correspond au cas où le nombre de proies consommées augmente d'abord rapidement avec leur densité mais diminue ensuite pour des augmentations ultérieures du nombre de proies. Dans ce cas, l'animal est plus limité dans ses capacités à ingérer de grandes quantités de nourriture. Son taux d'ingestion atteint rapidement un seuil à partir duquel, quelle que soit la densité de proies, l'animal ingérera toujours la même quantité de nourriture. Il s'agit du type de réponse la plus fréquente. Elle est par exemple retrouvée chez de nombreux arthropodes, comme le crabe bleu (*Callinectes sapidus*, Eggleston 1990).

Crabe bleu (Callinectes sapidus)



(Crédit: J. White)

Enfin une réponse de type III est de forme sigmoïdale. Elle correspond au cas où le taux d'ingestion du prédateur reste faible pour des densités de proies faibles puis augmente à partir d'une densité seuil. Ce type de réponse peut par exemple être rencontré lorsque le prédateur passe par une phase d'apprentissage, lorsqu'il change de patch d'alimentation ou de stratégie alimentaire. Des analyses de contenus stomacaux de la baleine de Minke (*Balaenoptera acutorostrata*) et de la densité de proies présentes dans son milieu ont montré que le rorqual, pourtant filtreur, présentait une réponse de type III (Smout and Lindstrom 2007).

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose, paramètre clé pour la modélisation mécaniste

A gauche baleine de Minke (ou petit rorqual, *Balaenoptera acutorostrata*), à droite, gueule ouverte d'un rorqual à bosse (*Megaptera novaeangliae*) proche parent de la baleine de Minke et ayant un système d'alimentation similaire



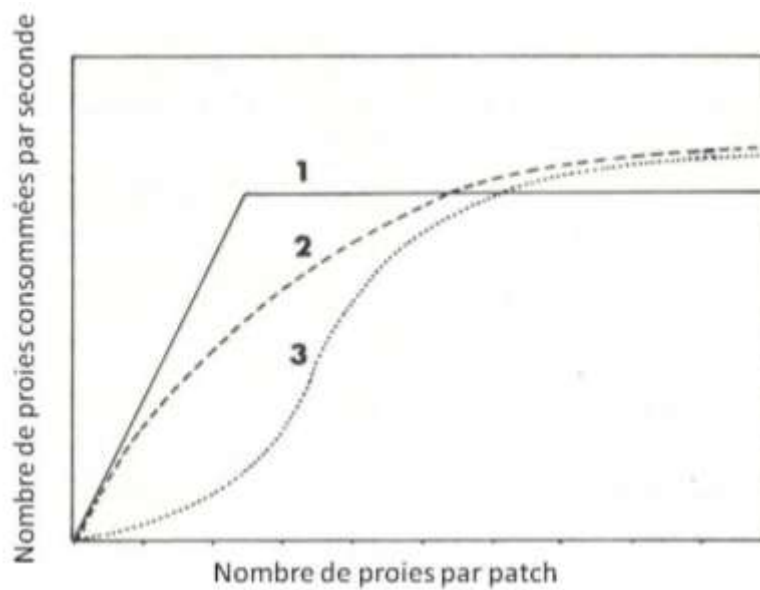
(Crédit: australian traveller)



(Crédit : GREMM)

Figure II.1. Réponse fonctionnelle du prédateur à la variation de la densité des proies.

Le nombre de proies consommées par prédateur augmente avec la disponibilité des proies selon un Type 1, 2 ou 3.



2. La réponse fonctionnelle chez le flamant rose

Dans cet article (publié en mai 2013 dans la revue *Ecology and Evolution*), la réponse fonctionnelle a été mesurée chez le flamant rose, en zoo, sur 11 individus adultes. Trois types de ressources alimentaires ont été testés à différentes densités : des artémies et des larves de chironomes, considérées comme les deux proies principales du flamant en Camargue (Britton et Johnson 1987, Johnson et Cézilly 2007), ainsi que des grains de riz. Cette dernière ressource a été utilisée en raison des incursions de flamants dans les rizières au moment du semi. La mesure de la réponse fonctionnelle sur cette ressource nous a ainsi permis de mesurer la profitabilité de ce type d'alimentation, comparé aux proies « naturelles ».

2.1. Résultats

Quatre résultats principaux sont à retenir de cette étude :

i) Contrairement à ce qui est prédit pour un filtreur, le flamant ne présente pas une réponse fonctionnelle linéaire de type I. Son taux d'ingestion n'augmente pas proportionnellement avec la densité de proies mais suit une réponse de type II ou III selon les cas. Ceci est certainement dû à la forme particulière de son bec qui limite ses capacités de filtration.

ii) A densité de proies égale, les flamants ingèrent plus d'artémies et en moins de temps que de larves de chironomes. Ce résultat suggère que les flamants seraient plus efficaces lorsqu'ils se nourrissent de proies dans la colonne d'eau (comme par exemple d'artémies) que de proies dans le sédiment (comme par exemple de larves de chironomes). Ceci pourrait s'expliquer par un effet de la boue dont ils doivent extraire les larves.

iii) Le gain énergétique des flamants est meilleur lorsqu'ils se nourrissent de riz plutôt que d'artémies ou de chironomes, ce qui expliquerait leur attractivité pour les rizières.

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose, paramètre clé pour la modélisation mécaniste

iv) Enfin, sachant que les densités de proies requises pour les flamants pour atteindre le plateau où ils sont à leur maximum d'ingestion est rarement trouvé à l'état naturel, nous pouvons penser que la moindre diminution de proies, qu'il s'agisse d'artémies ou de larves de chironomes, aura des répercussions négatives sur les performances alimentaires de l'espèce.

2.2. Discussion

Limites possibles de l'étude

Avoir utilisé des oiseaux captifs pourrait constituer une limite dans l'interprétation de nos résultats. Mais réaliser une telle expérience *in situ* est très difficile pour des raisons pratiques évidentes. Il n'existe donc pas d'alternative pour mesurer la réponse fonctionnelle chez le flamant. Cependant, nous ne pensons pas que cela ait pu affecter les résultats de façon significative. En effet, la forme des lamelles des oiseaux nés en captivité n'a certainement pas eu le temps d'être modifiée en si peu de générations (Champagnon et al. 2010, les oiseaux utilisés ici étaient issus au maximum de la 6^{ème} génération). De plus, même si les flamants en zoo sont nourris de granulés, ils sont souvent observés filtrant dans le sédiment ou dans la colonne d'eau des bassins d'exhibition.

Comment expliquer le résultat d'une réponse de type II alors que la théorie prédit une réponse de type I pour les filtreurs?

Jeschke et al (2004) ont suggéré qu'un prédateur devait réunir deux conditions pour avoir une réponse linéaire de type I: i) son temps de capture/manipulation de la proie doit être négligeable et, ii) à moins d'être complètement rassasié, il doit chercher et capturer ses proies à un taux maximal. Les différentes études ont montré que seuls les filtreurs pouvaient réunir ces deux conditions (voir par exemple Rigler 1961 et Wilhelm, Schindler et McNaught 2000 pour les branchiopodes, Frost 1972 pour les copépodes et Rothhaupt 1990 pour les rotifères). Par

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose, paramètre clé pour la modélisation mécaniste

ailleurs, tous les filtreurs ne présentent pas une réponse de type I (c'est le cas de la baleine de Minke présentée précédemment, Smout and Lindstrom 2007 ou encore de la *Daphnia magna*, Porter et al. 1983). Dans notre cas, nous avons veillé à ce que les flamants soient à jeun avant chaque expérience. Ils cherchaient donc leur nourriture à un taux maximal, remplissant donc la seconde condition. Ainsi, le résultat d'un type II s'explique probablement par un temps de capture/manipulation des proies non négligeable chez le flamant (temps d'autant plus long lorsqu'ils se nourrissent de larves de chironomes que d'artémies). Les flamants seraient donc plus limités à avaler de grandes quantités de proies que ce que la théorie suggère pour des filtreurs, certainement en raison de la structure unique de leur bec.

3. Conclusion

Nos résultats sur le flamant, ainsi que d'autres études concernant la réponse fonctionnelle d'organismes filtreurs, suggèrent une reconsidération de la théorie d'Holling. Tous les filtreurs ne seraient donc pas des organismes illimités dans leurs capacités à ingérer de grandes quantités de nourriture comme prédit par la théorie. De plus, certaines études montrent que les réponses fonctionnelles sont souvent plus variables et plus complexes que les trois types stricts décrits par Holling (Williams and Martinez 2000, Okuyama 2012), des types de réponses intermédiaires pouvant exister (Williams and Martinez 2004).

La réponse fonctionnelle peut également varier en fonction de certains paramètres du milieu. C'est le cas par exemple de la crevette grise de sable (*Crangon septemspinosa*) dont la réponse fonctionnelle passe d'un type II à un type III suite à une diminution de la température ambiante (Taylor and Collie 2003). L'ensemble de ces éléments montrent la nécessité d'accorder plus de flexibilité dans la description des réponses fonctionnelles afin de mieux décrire la réalité des comportements de prédation (Okuyama 2012). Cette flexibilité devrait également permettre une meilleure analyse statistique des modèles en ajustant d'autres formes de courbes que les trois types précédemment décrits.

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

Enfin, les prédateurs ayant une réponse fonctionnelle linéaire seraient moins sensibles à une diminution de la densité de nourriture puisque capables d'ingérer des proies de manière proportionnelle à la densité présente même lorsque celle-ci est faible, ce qui n'est pas le cas des prédateurs ayant un type II ou III. Mais des expériences révélant des réponses fonctionnelles non linéaires chez des filtreurs rendent d'autant plus importante la caractérisation de ce paramètre chez ce type d'organismes afin de mieux appréhender leur sensibilité face aux changements des zones d'alimentation. L'étude de la réponse fonctionnelle des différents organismes filtreurs constituant le krill en Antarctique, proies principales des baleines à bosse (*Megaptera novaeangliae*), serait par exemple intéressante à mener, leur dynamique étant actuellement fortement modifiée par le réchauffement climatique (Nowacek et al. 2011).

Par ailleurs, les paramètres de la réponse fonctionnelle restent des éléments clés pour la mise en œuvre de modèles mécanistes permettant d'étudier et de prédire l'impact des changements environnementaux sur la dynamique de populations naturelles vulnérables. Dans notre cas, les paramètres mesurés ici chez le flamant constitueront des valeurs d'entrée essentielles lors de la mise en place du modèle MORPH [**Chapitre 5**] étudiant les conséquences des changements de gestion dans les salins de Giraud sur la population nicheuse de flamants.

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

**II. [Article 2] Non-linear feeding functional responses in the
Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) predict
immediate negative impact of wetland degradation on
this flagship species**

Anne-Sophie Deville*^{1,2}, David Grémillet^{2,3}, Michel Gauthier-Clerc^{1,4}, Matthieu Guillemain⁵,
Friederike Von Houwald⁶, Bruno Gardelli⁶ & Arnaud Béchet¹

¹Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293
Montpellier cedex 5, France

³FitzPatrick Institute, DST/NRF Centre of Excellence, University of Cape Town, Rondebosch
7701, South Africa

⁴Departement Chrono-Environnement, UMR UFC/CNRS 6249 USC INRA, Université de Franche-
Comté, Besançon, France

⁵Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA Avifaune Migratrice, La Tour du
Valat, Le Sambuc, F-13200 Arles, France

⁶Basel zoo, Bachlettenstrasse, 75 4054 Basel, Switzerland

* Corresponding author: deville@tourduvalat.org

Abstract

1. Accurate knowledge of the functional response of predators to prey density is essential for understanding food web dynamics, to parameterize mechanistic models of animal responses to environmental change, and for designing appropriate conservation measures.
2. Greater flamingos (*Phoenicopterus roseus*), a flagship species of Mediterranean wetlands, primarily feed on *Artemias* (*Artemia spp.*) in commercial salt pans, an industry which may collapse for economic reasons. Flamingos also feed on alternative prey such as Chironomid larvae (e.g. *Chironomid spp.*) and rice seeds (*Oryza sativa*). However, the profitability of these food items for flamingos remains unknown.
3. We determined the functional responses of flamingos feeding on *Artemias*, Chironomids or rice. Experiments were conducted on eleven captive flamingos. For each food item, we offered different ranges of food densities, up to 13 times natural abundance. Video footage allowed estimating intake rates.
4. Contrary to theoretical predictions for filter feeders, intake rates did not increase linearly with increasing food density (type I). Intake rates rather increased asymptotically with increasing food density (type II) or followed a sigmoid shape (type III).
5. Hence, flamingos were not able to ingest food in direct proportion to their abundance, possibly because of unique bill structure resulting in limited filtering capabilities. Overall, flamingos foraged more efficiently on *Artemias*. When feeding on Chironomids, birds had lower instantaneous rates of food discovery and required more time to extract food from the sediment and ingest it, than when filtering *Artemias* from the water column. However, feeding on rice was energetically more profitable for flamingos than feeding on *Artemias* or Chironomids, explaining their attraction for rice fields. Crucially, we found that food densities required for flamingos to reach asymptotic intake rates are rarely met under natural conditions. This allows us to predict an immediate negative effect of any decrease in prey density upon flamingo foraging performance.

Key words

Artemia spp., attack rate, conservation, filter feeder, food intake rate, handling time, salt pans

Introduction

Global environmental change affects the whole biosphere, from individual organisms, species and ecosystems, to entire biogeochemical cycles (Vitousek et al. 1997, Milly et al. 2005). Great emphasis has been given to the biodiversity crisis and the ongoing 'sixth extinction' (e.g. Thomas et al. 2004), yet one of the main impacts of global change is to deeply modify biological interactions (Petchey et al. 1999, Eisenhauer et al. 2012). It is therefore essential to study species relationships in a changing world, in particular trophic relationships that condition nutrient flux and shape food webs (Pimm 1982, Williams and Martinez 2000).

Functional relationships quantifying changes in predators intake rate relative to prey density (Solomon 1949) are key elements for understanding habitat selection, food resource preferences (Mysterud and Ims 1998), food webs and hence general predator-prey interactions (Dale et al. 1994, Barnhisel and Kerfoot 2004). Functional response measurements provide two parameters: the attack rate (instantaneous rate of food discovery) and the handling time (time required to extract and ingest food; Holling 1959). The value of these parameters can differ according to food item (Badii et al. 2004) and/or substrate types (Kuhlmann and Hines 2005). Functional responses typically inform about (1) the foraging effort necessary to balance the energy budget of a predator feeding on a given resource, (2) the threshold prey density below which sustainable foraging is compromised (Enstipp et al. 2007), and (3) foraging efficiency depending on prey type.

Accurate knowledge of functional relationships in a changing world is therefore essential for the management of threatened species (Whittingham and Markland 2002, Grémillet and Charmantier 2010). Specifically, studying functional responses can help focusing conservation efforts on the predator's most profitable prey (Rubega and Inouye 1994). Identifying and

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

quantifying functional responses is also essential for the design of mechanistic models, which are being increasingly used to predict the responses of animal populations to environmental change (Pettifor et al. 2000, Kearney and Porter 2009, Kearney et al. 2009a, Kearney et al. 2009b, Stillman and Goss-Custard 2010).

Holling's theory (Holling 1959) describes three main types of functional responses. Type I corresponds to a linear increase in intake rate with increasing food density, up to a threshold level beyond which it remains constant. Type II shows an increasing intake rate with an asymptotic form, and type III presents a sigmoid shape. According to theory, type I response is exclusive to filter feeders (Holling 1965) as they are theoretically not limited by food processing. This is explained by their ability to capture several food items simultaneously and the relative small size and immobility of their food compared to those of non-filter feeders (Jeschke et al. 2004).

Empirical assessments of the three types of functional responses have been subjected to detailed investigations in invertebrates (see Jeschke et al. 2004 for a review). However, for filter-feeding invertebrates, several empirical results do not support the prediction of a linear relationship between food density and food intake rate (reviewed in Jeschke et al. 2004). For instance, a type III functional response was found in *Daphnia magna* (Cladocera: Crustacea, Porter et al. 1983), in limnetic suspension-feeders (Chowfraser and Sprules 1992) and in the burrowing shrimp (*Upogebia deltaura*, Lindahl and Baden 1997). Yet, functional responses are often difficult to assess in vertebrates filter feeders for logistic reasons, especially in large species. Such problems have however been overcome in a limited number of such species, yielding to definition of functional responses for fish (Ivlev 1961, Houde and Schekter 1980, Durbin and Durbin 1981, Miller et al. 1992, Lynch 2007), Common teal (*Anas crecca*; Arzel et al. 2007) or Minky whale (*Balaenoptera acutorostrata*; Smout and Lindstrom 2007). Results concluded to a type I functional response for Teal, as predicted by theory. Conversely, depending on the species a type II or III best fitted the data for fish, and a type III was found for the Minky whale.

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose, paramètre clé pour la modélisation mécaniste

Here, we investigated the functional relationships in the greater flamingos (*Phoenicopterus roseus*, hereafter 'flamingos'), a flagship bird species of Mediterranean wetlands. Flamingos are filter feeders (Jenkin 1957) using their unique bill structure to harvest a diversified diet including aquatic invertebrates and seeds (Johnson and Cézilly 2007).

In the Mediterranean, five out of the nine major flamingo breeding sites are located in commercial salt pans (Johnson and Cézilly 2007). In these areas, the artificial and predictable impoundment with a high salt concentration allows the development of high densities of brine shrimps in the water column (*Artemias spp.*). Brine shrimps are the main prey of flamingos during the breeding period (Britton and Johnson 1987, Béchet and Johnson 2008). Nevertheless, Chironomid larvae (*e.g. Chironomus spp., Cricotopus spp., Paratanytarsus grimii, Tanytarsus volgensis, Halocladus varians*) are important alternative prey that flamingos can find in the sediment of most ponds (Britton et al. 1986; Johnson and Cézilly 2007). In the Camargue (Southern France), salt production has recently ceased over half of the surface area (~6000 ha) of what was the largest commercial saltpan in Europe, Salin-de-Giraud. The activity over the remaining production area (~5000 ha) might also cease in the near future (Béchet et al. 2009, Béchet et al. 2012). This discontinuation of artificial impoundment and upheavals of the physicochemical conditions at the origin of the high concentrations of *Artemias* may accelerate food depletion and increase intra-specific competition by higher densities of flamingos in the alternative habitat types (Sutherland and Anderson 1993, Béchet and Johnson 2008). Alternative habitats include freshwater marshes and natural brackish lagoons. In spring, flamingos can also forage in freshly sown rice fields causing important crop damage (Fasola and Ruiz 1996, Tourenq et al. 2001). The use of these agricultural areas by flamingos could increase with increasing decline of natural wetlands (Czech and Parsons 2002).

Our objective is to evaluate Holling's predictions in flamingos, a vertebrate filter feeder, for different food items in order to better assess how habitat changes might affect its foraging performance, and hence, its population dynamics across the Mediterranean. We predicted that flamingos should show a type I functional response with possible different attack rates and

handling times between prey types. We experimentally determined the functional responses of flamingos to varying densities of three prey types: (1) *Artemia*, (2) Chironomid larvae

Material and Methods

1. Experimental design

Experiments were carried out on captive flamingos at Basel zoo (Switzerland). A first experimental session took place in February and March 2011 and a second one in November 2011. For each session, eleven adult birds (six males and five females) were randomly selected from a flock of 112 individually-ringed flamingos. We therefore used a total of 22 birds for the whole experiment (eleven for the first session and eleven for the second one). Birds were kept in an outdoor exhibit, and moved to a 15 m² indoor experimental aviary. The aviary ground was covered with soft flooring adapted to flamingo feet and a pond of 3 m² was available at one end of the aviary. Most birds were born in captivity and therefore used to human presence. The birds were moved to the indoor aviary one week before the experiments to habituate to this new environment. The study was approved by the ethics committee of Basel zoo and birds were monitored by veterinarians all along the experiment.

We successively offered different prey densities to flamingo foraging in a 28x28 cm² tray (13.5 cm depth) positioned in front of the pond. This setup allowed flamingos to filter-feed without spilling food outside the tray with their feet. To feed, flamingos draw water through the tip of their bills with their tongue in a rapid back and forth piston-like movement creating suction. The water crosses the platelets of lamellae, which retain the food, and is expelled near the base of the bill (Jenkin 1957).

Because flamingos are colonial birds and need to be in group to forage, it was not possible to test them individually during functional response trials. We therefore used two other trays to distribute the birds as we aimed at obtaining individual measures of intake rate on the

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

experimental tray. These additional trays were filled with food pellets. Birds were food-deprived 12h before each session. Sessions of four subsequent trials performed at one-hour interval were conducted. Since flamingos were given very few prey items at each trial and ate very few pellets, we expected their foraging effort to remain constant across all four trials. Flamingos subsequently complemented their meals with food pellets. A video-camera allowed recording the birds' behaviour from a hide, including their feeding time (bill underwater), without disturbing them. Trials never lasted more than a few minutes in order to avoid food depletion, as recommended by Royama (1971) and Fritz et al (2001). The order in which the different food densities were offered was randomized. Intake rates were calculated as the amount of food item consumed (difference in the number of food items counted in the tray before and after each trial) divided by individual feeding time (Pettifor et al. 2000, Arzel et al. 2007). But although we placed three trays to get only one bird per trial, in 49% of the cases for *Artemias*, 79% for Chironomid larvae and 71% for rice, up to four individuals were observed eating simultaneously in the experimental tray. When more than one bird fed in the tray during a trial, it was therefore considered that all individuals had ingested the same amount of food per second, i.e. that their intake rate was the same. Intake rates were thus calculated as the number of food items consumed, divided by 'collective feeding times', corresponding to the sum of time spent bill underwater by the n birds observed feeding in the tray.

In some cases birds could switch between the feeding trays during an experiment (from pellets to the experimental tray). However, as intake rate is influenced by beak features and current food characteristics (size, consistency and substrate) rather than by the characteristics of previously ingested food items, and since birds could not feed to satiety during the experiments (each experimental trial was limited in time, and birds generally started to feed on their usual food at the end of the morning experiments), we are confident that this did not significantly affect the estimation of food intake rates.

2. Food items

Artemias

We used a mix of juvenile and adult *Artemias* (*Artemia spp.*) sampled from the Camargue wetlands (Southern France) and kept alive in a tank containing phytoplankton. The time between *Artemias* sampling and their use for trials was one to four days. *Artemias* were on average 8.21 mm (± 2.80) long and 2.50 mm (± 1.22) width (n=50, all measures on food items' size are given \pm SE). We first determined the number of *Artemias* per gram by counting the number of individuals on photographs of 1, 2.5, 5, 15 and 50 g of fresh individuals spread over a gridded tray. As the relationship between the weight and the number of *Artemias* was linear ($R^2=0.83$, $p<0.001$), we used *Artemia* fresh weight as a proxy for food quantity. We then presented amounts of 1, 2.5, 5, 15, 30, 50, 90, 150 and 200 g of *Artemias* per tray, corresponding to a range of 130 to 26 000 individuals. For each trial, *Artemias* were placed in 6 litres of sea water so that the maximum density tested was 13 times the maximum density encountered in the wild (Britton and Johnson 1987). Four to six trials were performed per density, resulting in 43 separate *Artemia* trials over three weeks.

Chironomid larvae

We used alive-commercially-available freshwater Chironomid larvae. Their size (0.94 cm in length ± 0.20 and 0.080 cm in width ± 0.012 ; n=50) was within the range of sizes of species found in Camargue salt pans (0.84 cm in length ± 0.13 and 0.091 cm in width ± 0.014 cm, n=50) and freshwater ponds (1.86 cm in length ± 0.49 and 0.119 cm in width ± 0.0311 cm, n=50). In natural conditions, Chironomid larvae burrow in the first centimeters of the sediment (Britton and Johnson 1987, Johnson and Cézilly 2007). Hence, for each trial, larvae were placed between two layers of sand grains, each layer measuring 2 cm (diameter 0.1 to 1 mm), and four litres of freshwater were added to mimic natural conditions. Water was therefore turbid and flamingos

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

could not detect prey visually. Larvae numbers were individually counted using a sieve to separate Chironomid larvae from the sediment, before and after each trial. We offered 5, 10, 20, 30, 50, 70, 100, 150, 200, or 300 Chironomid larvae per trial, with five replicates per density. Because intake rate was still increasing between 200 and 300 larvae, we added three replicates at 600 individuals in order to search for a possible asymptotic intake rate. Six hundred larvae is 12 times the maximum density that can be encountered in salt pans (Britton and Johnson 1987). The data set resulted in 53 separate trials over a period of three weeks.

Rice

We used one of the most common rice varieties of the Camargue ('Arelate', long rice seed). Seeds were 0.97 ± 0.039 cm long and 0.26 ± 0.024 cm width ($n=50$). During planting by rice farmers, grains are simply laid on the sediment before flooding, allowing germination. Hence, to mimic natural conditions, seeds were laid over a four cm layer of sand (diameter 0.1 to 1 mm) and covered with four litres of fresh water, to reach an eight cm water depth and mimic natural rice field conditions. We offered 50, 100, 300, 600, 1000, 2000, 3000 or 4000 rice seeds per tray, representing a range between 0.5 kg and 40 kg m^{-2} of dry rice. As the intake rate was still increasing from 3000 to 4000 rice seeds, we added three trials with 6000 seeds to search for a possible asymptotic intake rate. This maximum seed density was approximately 80 times the density sown in rice fields, and ten times that encountered in hunting marshes where owners seed-bait to attract game (Deville, pers. data). Seeds were counted before and after each trial. Six trials were performed for each density (except the highest one for which there were only three trials), resulting in 51 separate trials over a period of three weeks.

3. Modeling functional responses

The two main parameters affecting the shape of the functional response are: (1) the attack rate (a) representing the rate at which a predator encounters its prey, and (2) the

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

handling time (h), representing the time needed for capturing and ingesting a food item (Holling 1959). In our study, a was the mean instantaneous quantity of prey encountered during the entire foraging trial (expressed as the number of prey or seeds per unit of time) and h was the time needed for handling prey or seeds in the water and/or in the mud, process it with the bill and ingest it. A predator with negligible handling time keeps up with increasing prey densities by eating them in direct proportion to their abundance in the environment. Its intake rate therefore increases linearly with increasing food density. Nevertheless, this linear increase ceases at a maximum food density beyond which the intake rate becomes constant (Begon et al. 1990). This type I functional response is defined by the following equations:

$$\text{Equation (1)} \quad \text{Intake rate} = \begin{cases} a * D & \text{for } D < D_t \\ c & \text{for } D \geq D_t \end{cases}$$

where D is prey density and D_t is the threshold density beyond which intake rate remains constant and equal to c .

When consumers require a non negligible handling time to ingest their prey, the intake rate initially rises quickly as the density of prey increases, but then decelerates asymptotically toward a plateau. Such consumers present a type II functional response, which is the most commonly found (Jeschke et al. 2004). A type II response becomes a type III if consumers require learning or switch between food types, patches or foraging tactics (Jeschke et al. 2004). Their intake rate therefore remains low at low prey densities. Types II and III should follow equation:

$$\text{Equation (2)} \quad \text{Intake rate} = \frac{a * D^s}{1 + a * h * D^s}$$

If $s = 1$, the curve is of type II (also called Holling's Disk Equation) while values of $s > 1$ correspond to a type III sigmoid shape.

4. Statistical analyses

We evaluated the fit of the three types of functional responses, both within the whole range of food item densities considered in our experiments (hereafter 'experimental range'), and within natural density ranges (hereafter 'natural range'). To assess whether the number of flamingos feeding in the tray affected the intake rate measurements, we evaluated the fit of the three types of functional responses separately for data obtained on single individuals and for those resulting from groups of individuals feeding together. If the same functional response type was found in both cases, data from both sources were pooled to maximize statistical power. This procedure was repeated for each food type.

We used linear and non linear models to assess variations in intake rates with increasing resource densities. Type I functional responses were assessed by fitting a linear relationship between intake rate and food density using equation (1). Type II and type III functional responses were fitted with package 'nlme' in R (R Development Core Team, 2012) using equation (2). We forced $s = 1$ to evaluate the type II response and different values of $s > 1$ to evaluate the fit of type III responses. Values of s between 1.01 and 5 were used following Smout and Lindstrom (2007) who fitted functional responses for filter-feeding Minky whales (*Balaenoptera acutorostrata*). Additionally, to evaluate if relationships could be considered as the first term of an expansion of a type III response (first part of the curve), we also tested for an exponential function (hereafter 'Partial type III')(Gentleman et al. 2003, Morozov 2010):

$$\text{Intake rate} = a * D^s$$

Attack rate a and handling time h were inferred from the best model rather than being recorded directly during the experiments, which was impossible as most bill action occurs under water. Models were selected based on the Akaike Information Criterion with adjustment for small sample sizes (AICc', Burnham and Anderson 2002). s was considered as an extra parameter when calculating the AICc for both types III models. According to the equations of

types II and III models, intake rate is equal to zero at food density = 0. In contrast, type I functional response with non-zero intercept are occasionally found in the literature (da Rocha and Redaelli 2004, Durant et al. 2009). Hence, for types I functional response we evaluated models where the intercept of intake rate was forced to zero or not when food density was equal to zero. Finally, when the AICc method did not allow discriminating between several mechanistic models of functional responses ($\Delta AICc < 2$), we used a logistic regression of the consumption rate of food items as a function of the log-transformed food density (Trexler et al. 1988). Examining the first term of a cubic regression allows diagnosing the shape of the density-dependent rate of food consumption. A null linear parameter indicate a type I functional response, a significant negative linear parameter indicates a type II whereas a positive linear parameter indicates a type III response (Trexler et al. 1988).

Results

Artemias

Only five different birds fed during the *Artemia* experimental trials. Intake rates were thus computed for this number of individuals only. As we found the same functional response type when using only data from single individuals or groups of birds ($\Delta AICc < 2$), data from both sources were pooled. Type II functional response was retained both for the experimental and the natural range of prey densities ($\Delta AICc < 2$, **Tables II.1A** and **II.1B**). We calculated the asymptotic intake rate corresponding to ratio $1/h$. Within the experimental range of prey densities (**Fig. II.2A**), the plateau was 118 *Artemias* s⁻¹ and 29 *Artemias* s⁻¹ for the natural range (**Fig. II.2B**).

Table II.1. Model selection for types I, II and III functional responses of flamingo feeding on *Artemias*.

A) for the experimental range of densities (130 to 26 000 *Artemias* per tray), B) only for the natural range of densities (from 130 to 1 950 *Artemias* per tray). For the type III functional response, both the entire shape ('Full Type III') and the first exponential part of a sigmoid ('Partial Type III') were tested. Only results with the value of *s* ('shape parameter') giving the best AICc are presented.

The best models are indicated in bold. K corresponds to the number of parameters, IR designs intake rate, D is the food density, *s* the 'shape parameter', *a* the attack rate (in number of *Artemias*/second) and *h* the handling time (in seconds). β is the intercept of a type I not forced through zero. Parameter estimation (\pm SE) is given for the best model(s) only.

A)

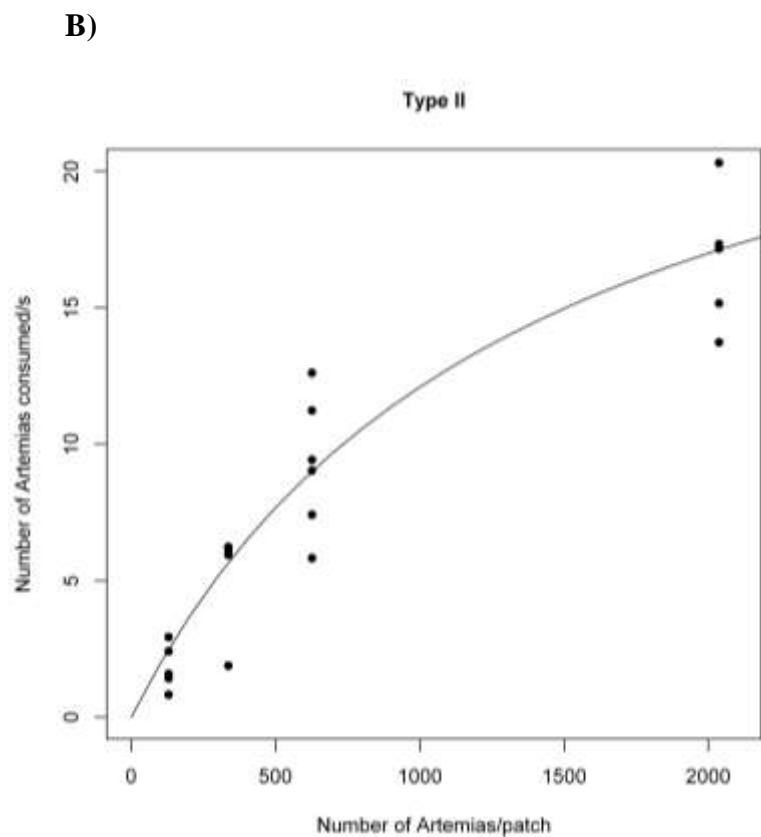
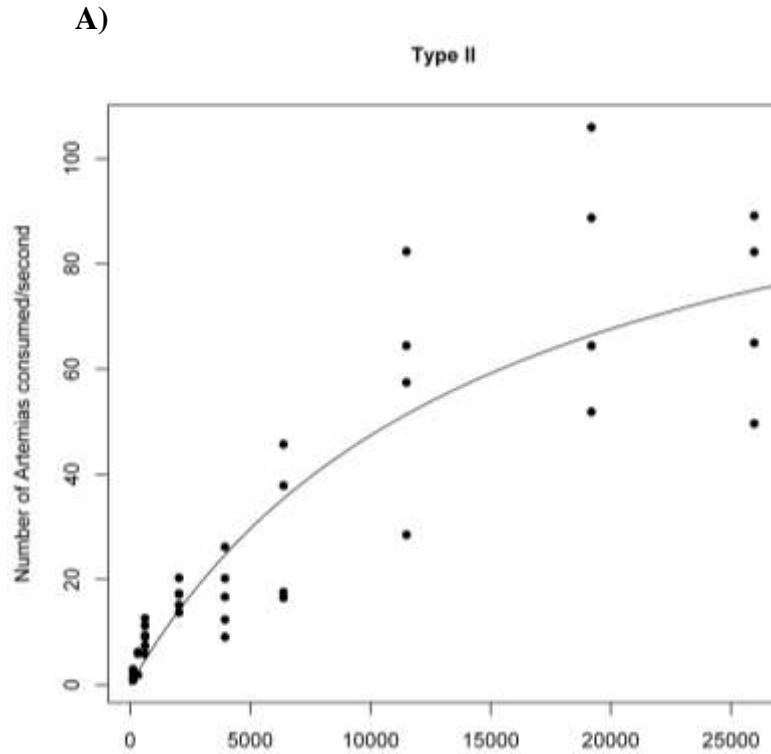
Holling Model Type	Intake rate	K	Deviance	AICc	Δ AICc	AICc weights (%)	Parameter estimates
Type II	$\frac{a * D}{1 + a * h * D}$	3	-170.90	348.42	0	74.80	a=0.0079 (\pm0.0016) p<0.001 h=0.0085 (\pm0.0016) p<0.001
Full Type III	$\frac{a * D^s}{1 + a * h * D^s}$	4	-170.79	350.63	2.21	24.77	
Type I	$a * D + \beta$	3	-176.15	358.91	10.49	0.39	
Type I (through zero)	$a * D$	2	-180.11	364.53	16.11	0.024	
Partial Type III	$a * D^s$	3	-180.36	367.34	18.92	0.0058	

B)

Type II	$\frac{a * D}{1 + a * h * D}$	3	-43.28	93.97	0	75.18	a=0.021 (\pm0.0030) p<0.001 h=0.035 (\pm0.0053) p<0.001
Full Type III	$\frac{a * D^s}{1 + a * h * D^s}$	4	-42.88	96.26	2.29	23.93	
Type I	$a * D + \beta$	3	-47.74	102.89	8.92	0.87	
Type I through zero	$a * D$	2	-53.00	110.66	16.69	0.018	
Partial Type III	$a * D^s$	3	-53.23	113.87	19.90	0.0036	

Figure II.2. Intake rate (number of *Artemias* consumed per second) of flamingos as a function of *Artemias* density (number of *Artemias* per patch).

(A) Densities from 130 to 26,000 *Artemias* per tray (i.e., for the experimental range) for the best model. (B) Densities from 130 to 1950 *Artemias* per tray (i.e., for the natural range) for the best model 169 x 169 mm (300 x 300 DPI).



Chironomid larvae

Eight different birds fed during the Chironomid larvae trials. As we found the same functional response type when using only data from single individuals or from groups of birds ($\Delta AICc < 2$), data from both sources were pooled. In flamingos feeding on Chironomid larvae within the experimental range of prey densities, our analysis identified both types II and III as the possible best model ($\Delta AICc > 2$, **Table II.2A**). However, none of these two models was biologically acceptable because handling time was found to be negative. As this is likely a mathematical artifact which has no biological rationale, we followed Song and Heong (1997), Sing and Arbogast (2008) and Kratina (2009) and retained the next model, corresponding to the Partial type III (**Table II.2A** and **Fig. II.3A**). In contrast, within the natural range of prey densities, we could not discriminate between type II, full type III and type I responses ($\Delta AICc < 2$, **Table II.2B** and **Fig. II.3B**). The linear term of the logistic regression of prey consumption rate was negative (**Table II.3**) indicating a type II response. Flamingos thus showed a type II response when feeding on Chironomid larvae within the natural range of densities. The plateau within this range corresponded to 0.104 larvae s⁻¹.

Table II.2. Model selection for types I, II and III functional responses of flamingo feeding on Chironomid larvae.

A) for the experimental range of densities (5 to 600 Chironomid larvae per tray), B) only for the natural range of densities (from 5 to 60 Chironomid larvae per tray). For the type III functional response, both the entire shape ('Full Type III') and the first exponential part of a sigmoid ('Partial Type III') were tested. Only results with the value of *s* ('shape parameter') giving the best AICc are presented.

The best model is indicated in bold. K corresponds to the number of parameters, IR designs intake rate, D is the food density, *s* the 'shape parameter', *a* the attack rate (in number of Chironomid larvae/second) and *h* the handling time (in seconds). β is the intercept of a type I not forced through zero. Parameter estimation (\pm SE) is given for the best model(s) only.

Holling Model Type	Intake rate	K	Deviance	AICc	Δ AICc	AICc weights (%)	Parameter estimates
Type II	$\frac{a \times D}{1 + a \times h \times D}$	3	8.35	10.21	0	70.69	a=0.0012 (\pm 0.00023) p<0.001 h=-0.082 (\pm 0.00014) p<0.001
Full Type III	$\frac{a \times D^s}{1 + a \times h \times D^s}$	4	8.32	-7.79	2.42	21.08	a=0.0012 (\pm 0.00022) p<0.001 h=-0.80 (\pm 0.26) p<0.001
Partial Type III	$a \times D^s$ (s=1.60)	3	6.20	-5.90	4.31	8.19	a=0.000064 (\pm 0.000004006) p<0.001
Type I through zero	$a \times D$	2	-0.85	5.95	16.16	0.022	
Type I	$a \times D + \beta$	3	0.030	6.44	16.65	0.017	
B)							
Type II	$\frac{a \times D}{1 + a \times h \times D}$	3	39.43	-71.65	0	42.23	a=0.0064 (\pm0.0052) p=0.23 h=9.59 (\pm4.76) p=0.056
Type I through zero	$a \times D$	2	37.34	-70.11	1.54	19.55	a=0.0019 (\pm0.00038) p<0.001
Type I	$a \times D + \beta$	3	38.52	-69.85	1.80	17.17	a=0.0011 (\pm0.00064) p=0.099
Full Type III	$\frac{a \times D^s}{1 + a \times h \times D^s}$ (s=3.2)	4	39.91	-69.71	1.94	16.01	a=0.0062 (\pm 0.0051) p=0.23 h=9.65 (\pm 4.72) p=0.052
Partial Type III	$a \times D^s$	3	36.91	-67.40	4.25	5.04	

Figure II.3. Intake rate (number of Chironomid larvae consumed per second) of flamingos as a function of Chironomid density (number of Chironomid larvae per patch).

(A) Densities from 5 to 600 larvae per tray (i.e., for the experimental range) for the best model.
(B) Densities from 5 to 50 larvae per tray (i.e., for the natural range) for the best model 169 x 169 mm (300 x 300 DPI).

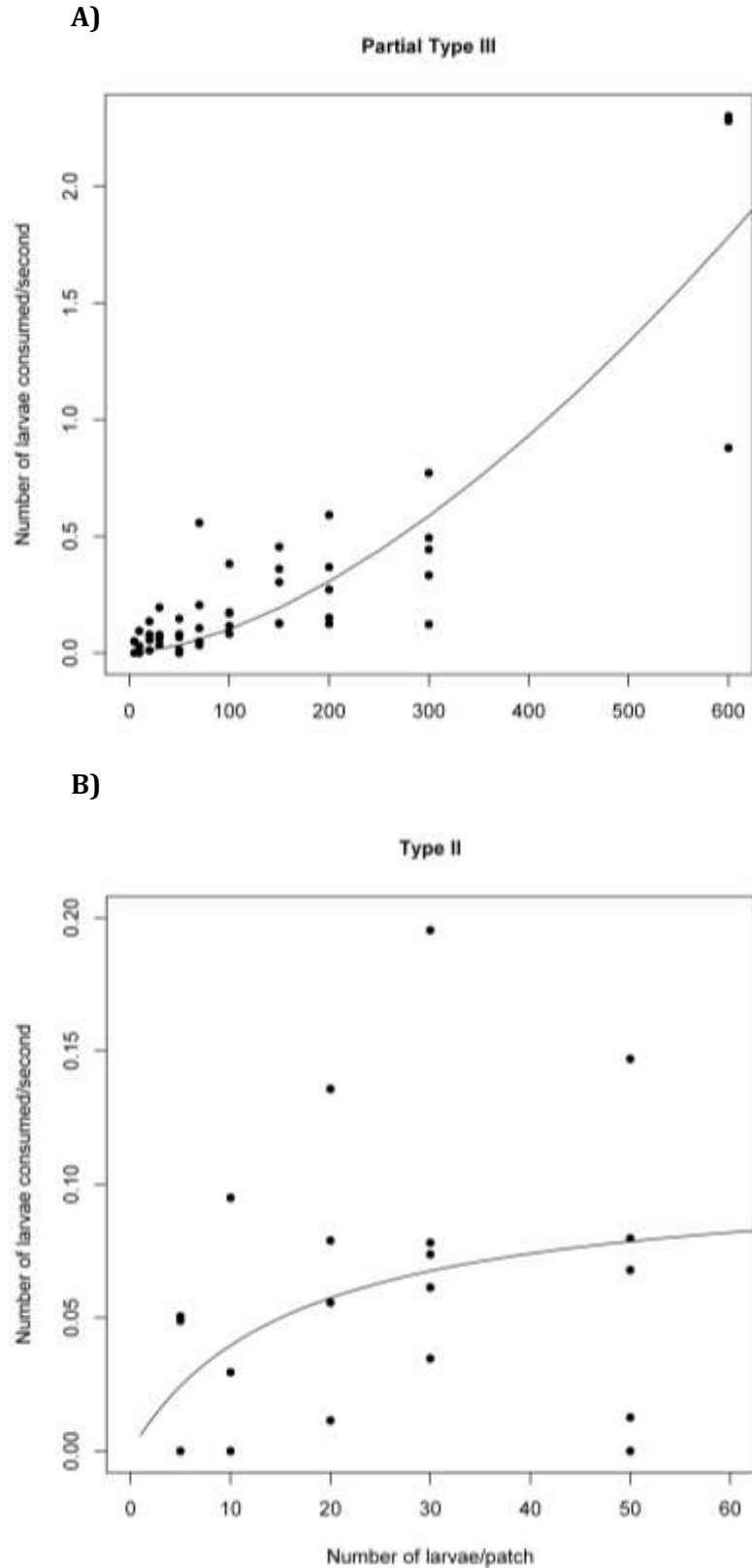


Table II.3. Maximum likelihood estimate from logistic regression of proportion of Chironomid larvae eaten as a function of initial larvae density by flamingos for the natural range of densities.

Parameter	Estimate (\pm SE)	t-value	p
Constant	-0.93 (\pm 0.10)	-9.17	<0.001
Linear	-2.02 (\pm 0.55)	-3.65	<0.001
Quadratic	-0.54 (\pm 0.50)	-1.07	0.28
Cubic	-0.43 (\pm 0.48)	-0.90	0.37

Rice seeds

Ten different birds fed during the rice experimental trials. If we considered data obtained for single individuals, types I, II and III responses were retained ($n = 14$; $\Delta\text{AICc} < 2$), whereas considering intake rates from more than one bird ($n=36$), only types II and III were retained as the best responses ($\Delta\text{AICc} < 2$). As a linear type I was not found neither for *Artemias* nor for Chironomid larvae, it is unlikely that a type I was the best response for rice, especially as the size and the consistency of this food item is higher compared to the two other food tested. As the difficulty to discriminate between the three models is likely caused by small sample size from trials with single individuals, we decided to pool data from both sources. For flamingos feeding on rice, we could not distinguish the best response between type II and full type III, both for the experimental density range and for the natural density range ($\Delta\text{AICc} < 2$, **Tables II.4A, II.4B** and **Fig. II.4A, II.4B**). The logistic regression indicated a significant negative linear parameter for both ranges, suggesting a type II functional response (**Table II.5**). Asymptotic intake rate was 5 seeds s⁻¹ within the experimental density range and 6 for naturally occurring densities.

Table II.4. Model selection for types I, II and III functional responses of flamingo feeding on rice seeds.

A) for the experimental range of densities (50 to 6000 rice seeds per tray), B) only for the natural range of densities (from 50 to 600 rice seeds per tray). For the type III functional response, both the entire shape ('Full Type III') and the first exponential part of a sigmoid ('Partial Type III') were tested. Only results with the value of s ('shape parameter') giving the best AICc are presented.

The best model is indicated in bold. K corresponds to the number of parameters, IR designs intake rate, D is the food density, s the 'shape parameter', a the attack rate (in number of seeds/second) and h the handling time (in seconds). β is the intercept of a type I not forced through zero. Parameter estimation (\pm SE) is given for the best model(s) only.

A)

Holling Model Type	Intake rate	K	Deviance	AICc	Δ AICc	AICc weights (%)	Parameter estimates
Type II	$\frac{a \times D}{1 + a \times h \times D}$	3	-96.45	199.42	0	67.52	a=0.024 (\pm0.0099) p=0.019 h=0.21 (\pm0.020) p<0.001
Full Type III	$\frac{a \times D^s}{1 + a \times h \times D^s}$ (s=1.8)	4	-96.00	200.89	1.47	32.38	a=0.00053 (\pm0.00029) p=0.08 h=0.24 (\pm0.018) p<0.001
Type I	$a \times D + \beta$	3	-102.97	212.46	13.04	0.10	
Type I through zero	$a \times D$	2	-117.04	238.33	38.91	0	
Partial Type III	$a \times D^s$	3	-117.22	240.96	41.54	0	

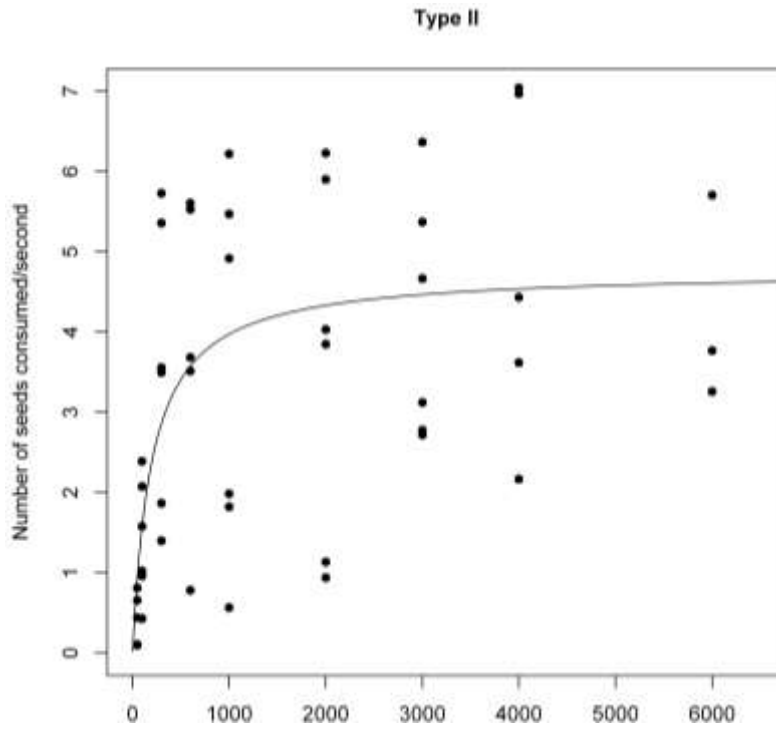
B)

Type II	$\frac{a \times D}{1 + a \times h \times D}$	3	-39.49	86.19	0	50.45	a= 0.020 (\pm0.0082) p=0.024 h=0.16 (\pm0.054) p=0.0062
Full Type III	$\frac{a \times D^s}{1 + a \times h \times D^s}$ (s=2)	4	-38.40	86.90	0.71	35.38	a=0.00022 (\pm0.00011) p=0.055 h=0.24 (\pm0.031) p<0.001
Type I through zero	$a \times D$	2	-42.48	90.34	4.15	6.33	
Type I	$a \times D + \beta$	3	-41.58	90.36	4.17	6.27	
Partial Type III	$a \times D^s$	3	-42.97	93.14	6.95	1.56	

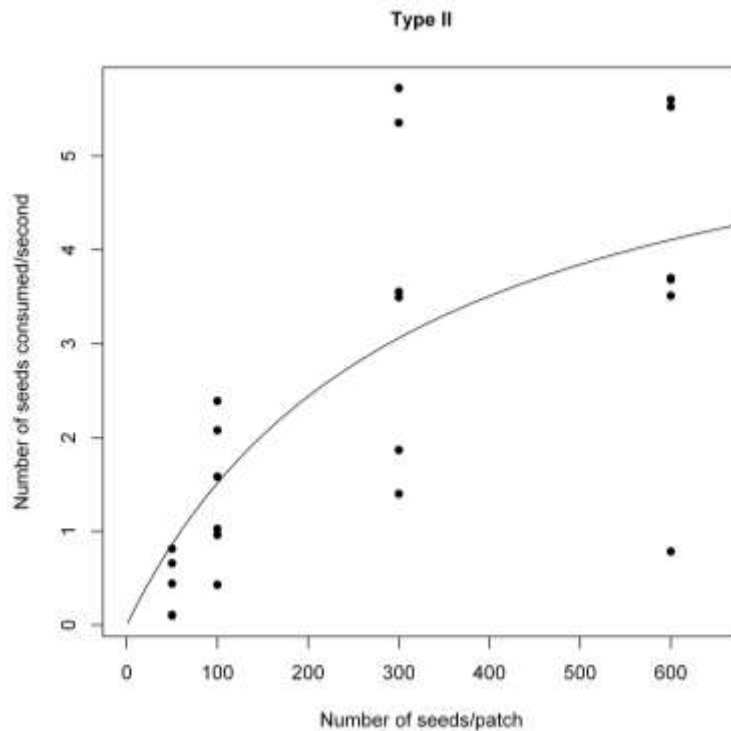
Figure II.4. Intake rate (number of rice seeds consumed per second) of flamingos as a function of rice seeds density (number of rice seeds per patch).

(A) Densities from 50 to 6000 rice seeds per tray (i.e., for the experimental range) for the best model 169 9 169 mm (300 9 300 DPI). (B) Densities from 50 to 600 rice seeds per tray (i.e., for the natural range) for the best model 169 9 169 mm (300 9 300 DPI).

A)



B)



Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

Table II.5. Maximum likelihood estimate from logistic regression of proportion of rice seeds eaten as a function of initial seeds density by flamingos.

A) for the experimental density range of densities, B) for the natural range of densities.

A)

Parameter	Estimate (\pm SE)	t-value	p
Constant	-2.13 (\pm 0.11)	-20.14	<0.001
Linear	-6.04 (\pm 1.03)	-5.84	<0.001
Quadratic	-2.90 (\pm 0.83)	-3.52	<0.001
Cubic	1.01 (\pm 0.64)	1.59	0.12

B)

Parameter	Estimate (\pm SE)	t-value	p
Constant	-2.68 (\pm 0.11)	-23.63	<0.001
Linear	-6.04 (\pm 0.59)	-10.25	<0.001
Quadratic	-0.83 (\pm 0.56)	-1.50	0.15
Cubic	0.34 (\pm 0.52)	0.66	0.52

Table II.6. Overall summary of results for functional responses of flamingos feeding on *Artemias*, Chironomid larvae and rice seeds.

Experimental and natural ranges of food densities are presented with the corresponded functional response and asymptotic intake rate (i.e. the maximum intake rate).

Food item	Range	Type of functional response retained	Asymptotic intake rate
<i>Artemias</i>	Experimental	Type II	118 prey/s
	Natural	Type II	29 prey/s
Chironomid larvae	Experimental	First part of a type III	
	Natural	Type II	0.104 prey/s
Rice seeds	Experimental	Type II	5 seeds/s
	Natural	Type II	6 seeds/s

Discussion

On the basis of our findings, we reject the theoretical prediction of a linear type I shape for the functional response of Greater flamingos feeding on a set of various prey types. Crucially, we show that the intake rate always varies non-linearly with increasing food densities, and that both attack rate and handling time depend on prey types (**Table II.6** and **Figs II.2 to II.4**). Non-linear functional responses suggest that, contrary to theoretical predictions for filter feeders (Holling 1965), flamingos were not able to ingest food items in direct proportion to their abundance. This rather surprising result might be due to the structural limit set upon intake rates by the maximum volume of water which can be filtered through the flamingo's bill per unit of time, or a possible clogging of the lamellae (Guillemain et al. 1999).

Our results could be affected by the fact that we used captive birds for which aquatic invertebrates or rice seeds were not the food provided by the zoo personal on a daily basis. However, these birds are often seen foraging on invertebrates in the artificial pond of their enclosure, so invertebrates were not a new food type to them. It is also unlikely that regular feeding on pellets (i.e. captivity conditions) has an impact on bill morphology (lamellae) and so on intake rates, as selection pressure does not operate within so few generations in captivity (Champagnon et al. 2010). In our case, birds were from the F0 to the F6 generation. Performing such feeding experiments with wild-caught individuals would in any case be both ethically and scientifically ineligible because of the stress level precluding normal behavioural patterns in wild birds once captured. Furthermore, attracting wild flamingos to feed in an artificial pond with known densities of single prey types seems far from realistic as this species is notoriously shy in the wild. There is consequently no current alternative to our experimental setup, and our study does provide essential information about the functional responses of a vertebrate filter feeder, as well as major insights into flamingo foraging ecology.

Jeschke et al (2004), who investigated such processes in invertebrates, suggested that a consumer must fulfill two conditions to show a type I functional response: (1) its handling time

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

must be negligible ('handling condition') and (2) unless its gut is completely filled and gut passage time is minimal, the consumer must search for food at a maximal rate with maximum effort ('satiation condition'). According to previous studies, only filter feeders may meet both of these conditions (see for instance Rigler 1961 and Wilhelm, Schindler and McNaught 2000 for branchiopods, Frost 1972 for copepods and Rothhaupt 1990 for rotifers). Thus, flamingos do not meet at least one of these conditions. We think that the 'satiation condition' is met since birds in the experimental set-up were most probably never satiated. Indeed, wild flamingos have to spend approximately 40% of their total daily activity feeding on invertebrates (Britton et al. 1986, Galicia and Baldassarre 1997), while in our experiment birds only had time to feed on a limited number of prey items during each session, and subsequently complemented their meals with food pellets. Hence, it is legitimate to assume that flamingos involved in our experiment searched for food at a maximal rate with maximum effort. Conversely, flamingos did not fulfill the handling condition, as handling times recorded for the different prey types were not negligible, especially for Chironomid larvae (conversely, attack rates values often overlap zero, meaning that flamingos are very quick and efficient in encountering food items).

One of the observed functional responses was also in accordance with a partial type III (i.e. for the experimental range of Chironomids densities). According to the literature, two main mechanisms may cause a type III response. (1) It may occur when predators increase their search activity with increasing prey density ('learning time'). For instance, many predators respond to kairomones, and increase their activity levels in the presence of prey (Vanalphen and Galis 1983). (2) It may also be observed when predators such as polyphagous vertebrates switch between food types, food patches or foraging tactics, to target the most abundant prey species once identified (Schenk and Bacher 2002). This latter option cannot be retained since it was not tested in our experimental design and because birds always filtered and never changed their foraging tactics. Here, we rather suggest that the type III response was possibly observed because flamingos increased their searching activity with increasing larvae density, or kept the

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

same foraging effort whatever the prey density but only managed to extract Chironomids from the sediment above a certain prey density threshold.

Overall, our results suggest a reappraisal of Holling's theoretical predictions on vertebrates filter feeders (Holling 1959). Although this experiment needs to be replicated on others filter species, our results suggest that some filter feeders may be more limited than expected in their capabilities to ingest food in direct proportion to food density. Moreover, observed functional responses tend to be more variable than the three clear-cut, theoretical types, with possible intermediate responses (Williams and Martinez 2000, Okuyama 2012), which should be integrated in future research.

Beyond these theoretical considerations, our study has major implications for the conservation and management of flamingos. We compared the energetic gain per unit of time when flamingos forage on *Artemias* and on Chironomid larvae when considering the mean density of these prey in summer in salt pans (based on Britton and Johnson 1987). We found that, despite a higher energetic content in Chironomid larvae (Chironomid larvae, mean = 0.0158 kJ/larvae; Nudds and Bowlby 1984, Johnston and Cunjak 1999 and *Artemias*, mean = 0.00568 kJ/*Artemia*, Caudell and Conover, 2006) , flamingos have an energetic gain more than 23 times higher when feeding on *Artemias* (IR = 0.028 kJ s⁻¹) compared to Chironomid larvae (IR = 0.0012 kJ s⁻¹, calculations based on results from the natural range of prey densities). This stresses the importance of *Artemias* for flamingo populations. Additionally, this suggests that extracting prey items from the sediment is more time consuming for flamingos compared to feeding in the water column, probably because in the former case the visibility of prey is reduced and flamingos' bill lamellae can be saturated by sediment particles, slowing the handling of prey. But in the wild, flamingos often perturb the sediment with their feet (a behaviour called 'stamping-marking'; Johnson and Cézilly 2007) when feeding on benthic invertebrates such as Chironomid larvae. It is likely that under natural conditions, flamingos adopt this foraging behaviour to get benthic prey to float in the water column and hence reduce handling time, particularly when prey

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

density is low. This emphasizes the importance of considering substrate types when investigating filter-feeder foraging performance.

The energetic gain calculated for flamingos feeding on rice, when considering mean rice density in freshly sown rice fields (821 seeds m⁻²), help in explaining their important use by flamingos (Tourenq et al. 2001). Indeed, flamingo energetic gain is 16 times higher when feeding on rice (IR = 0.45 kJ s⁻¹) compared to *Artemias* and more than 375 times if compared to Chironomid larvae (rice, mean energetic content = 0.41 kJ/seed, calculations based on results from the natural range of prey densities). Finally, under natural conditions food densities required for flamingos to reach asymptotic intake rates are rarely met for any of the food items presented in this study (Britton and Johnson 1987). As flamingos already spend a large proportion of the day feeding (around 40%) any decrease in prey density could negatively impact their foraging pay-offs.

The majority of Mediterranean flamingos forage in commercial salt pans, which harbor high invertebrate biomass, especially *Artemias*. However, >50% of such habitats have been abandoned over the last 50 years (López et al. 2010) resulting in a lower profitability for flamingos highly dependent on salt pans (Béchet and Johnson 2008) and to the development of competing land uses, such as tourism or industry (Weber et al. 1999, Masero 2003, Ortega et al. 2004). In this context, functional relationships such as those determined in our study are key input for mechanistic models required to predict individual energy budgets (Kearney and Porter 2004, Fort et al. 2009). This information can then be amplified within individual-based models, to predict population responses to potential habitat changes such as those faced by flamingos across the Mediterranean (Fargione et al. 2008).

Acknowledgements

We are very grateful to the zoo of Basel and Adelheid Studer-Thiersch. We thank the SARL Camargue Pêche for sending alive *Artemias* from the Camargue. We thank Héctor

Chapitre 2: Mesure de la réponse fonctionnelle chez le flamant rose,
paramètre clé pour la modélisation mécaniste

Rodriguez for discussion on early versions of the manuscript and one anonymous referee for its constructive comments. This work was supported by the Fondation MAVA and a doctoral grant from Salinalgue, the region Provence-Alpes-Côte d'Azur (South of France) and the FUI.

Chapitre 3

I. Besoins énergétiques des flamants et conséquences d'évènements climatiques extrêmes



Flamants roses en Camargue pendant la vague de froid de 2012
(Crédit : J-F. Lagrot)

1. Evènements climatiques extrêmes et conséquences sur les populations naturelles

En octobre 2013 est paru le cinquième rapport du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, IPCC 2013). Les résultats confirment le réchauffement climatique avec une augmentation de 0,85°C en moyenne entre 1880 et 2012 à la surface de la Terre et des océans. Dans l'hémisphère nord, entre 1983 et 2012, les trente années les plus chaudes ont été enregistrées depuis mille quatre cents ans. Par ailleurs, en fonction des scénarios, les températures devraient grimper de 0,3°C à 4,8°C en moyenne pour les vingt dernières années du 21^{ème} siècle par rapport à la période 1986-2005.

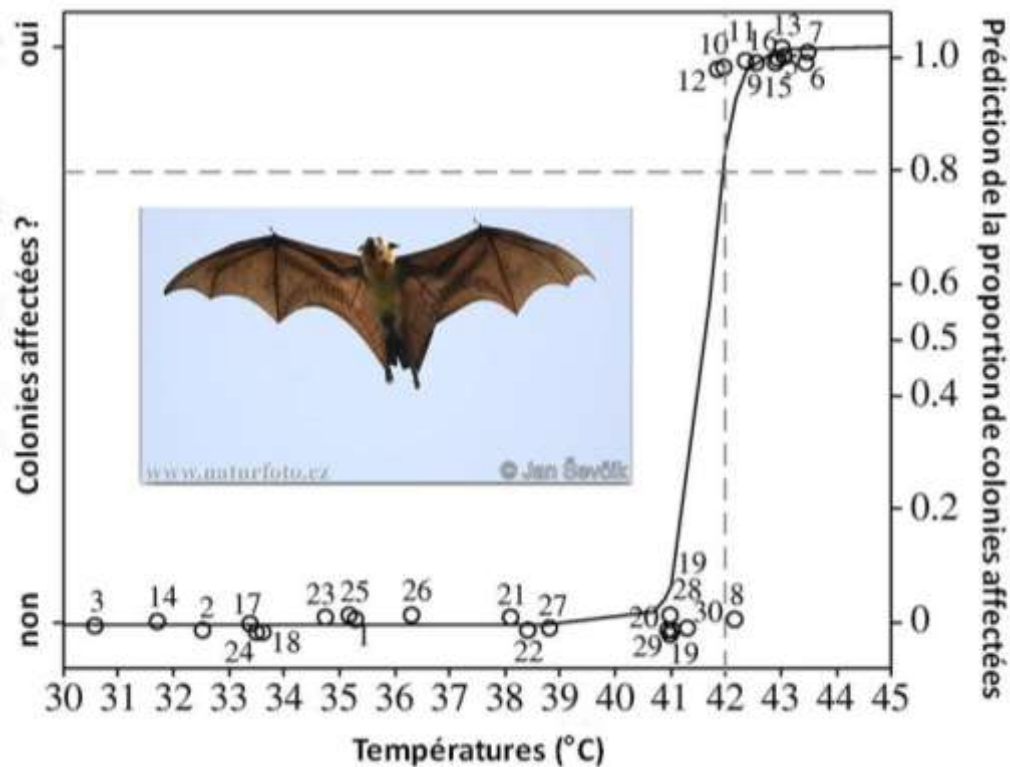
Ainsi, la majorité des études concernant les effets du changement climatique sur les populations naturelles se concentrent sur l'effet de la hausse graduelle des températures. Or, le GIEC prévoit également une augmentation du nombre d'évènements climatiques extrêmes (e.g. tempêtes, inondations, canicules; IPCC 2013). En effet, alors qu'il était enregistré un peu moins de 50 évènements significatifs par an sur la période 1970-1985, environ 120 ont été rapportés depuis 1995 (Easterling et al. 2000). Ces évènements s'expliquent par l'augmentation des températures à l'origine d'une quantité d'énergie supplémentaire dans l'atmosphère, créant des oscillations plus larges de températures et de précipitations et modifiant la configuration des vents dominants (Easterling et al. 2000, Diffenbaugh et al. 2005). Ces évènements extrêmes et soudains pourraient avoir des conséquences encore plus graves sur les populations naturelles qu'un changement climatique progressif. De nombreux exemples montrent en effet des mortalités soudaines consécutives avec des effets possibles à long terme.

En 2002 dans le sud-est de l'Australie, des températures anormalement élevées (42°C) ont causé la mort de plus de 3 500 chauves-souris du genre *Pteropus spp.* dont la roussette à tête grise (*Pteropus poliocephalus*) et le renard volant blanc (*Pteropus alecto*, Welbergen et al. 2008). Les auteurs montrent par ailleurs l'existence d'un effet seuil de la température sur la proportion de

colonies affectées (Fig. III.1). Ce type d'évènement climatique extrême et soudain pourrait donc avoir des conséquences brutales sur les populations vulnérables.

Figure III.1. Colonies de chauves-souris du genre *Pteropus spp.* affectées et non affectées en fonction de la température enregistrée à proximité durant la canicule de janvier 2002 dans le sud-est de l'Australie.

Les numéros désignent les colonies (adapté de Welbergen et al. 2008).



Paradoxalement, les vagues de froid figurent aussi parmi les évènements climatiques extrêmes dus au changement climatique (IPCC 2013). En effet, le nombre de vagues de froid a été au moins aussi élevé dans les années 80 et 90 que durant ces dernières décennies (Walsh et al. 2001, Tank et al. 2002, Cellitti et al. 2006, Vavrus et al. 2006). Les conséquences de températures anormalement basses peuvent également être considérables sur les populations naturelles. Une population de rennes de Svalbard (ou renne du Spitzberg, *Rangifer tarandus platyrhynchus*, une sous-espèce du renne *Rangifer tarandus*) a ainsi vu son effectif chuter de 80%

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

pendant l'hiver 1993-1994 en raison d'une vague de froid au nord de la Norvège (Chan et al. 2005).

Renne de Svalbard (Rangifer tarandus platyrhynchus)



(Crédit : Ronny Aanes)

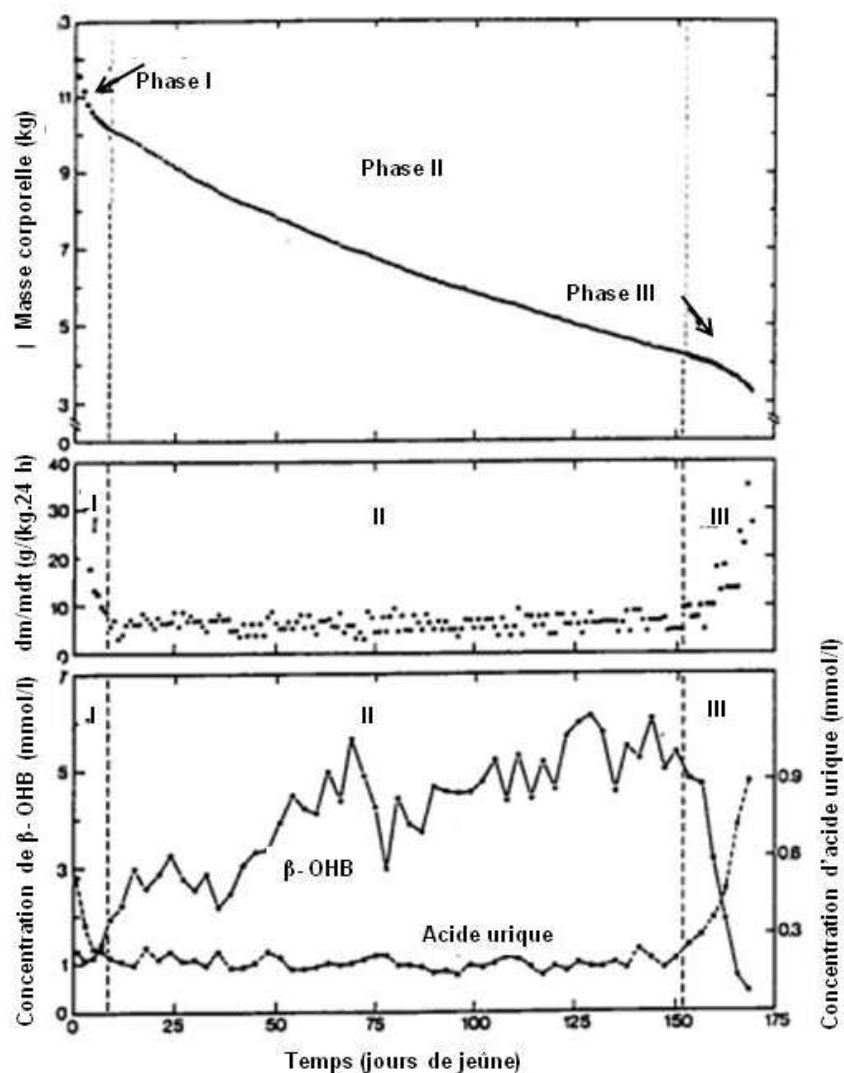
Une raison possible de la mort d'individus lors d'une vague de froid peut être la raréfaction de la ressource alimentaire suite à la chute brutale des températures, confrontant alors les individus à un jeûne plus ou moins prolongé. Le jeûne est caractérisé par trois phases. Durant la première phase, l'organisme puise dans ses réserves rapidement mobilisables de glycogènes (glycogénèse). La deuxième phase correspond à une longue période d'épargne protéique au profit des lipides (lipolyse). La forte utilisation des lipides se traduit par un niveau élevé de la concentration plasmatique d'acides gras libres (Cherel and Le Maho 1985, Handrich et al. 1993). Ceux-ci vont fournir le carburant nécessaire à de nombreux tissus dont les muscles. Une partie des acides gras subiront une oxydation au niveau du foie et seront transformés en corps cétoniques (tel que le β -hydroxybutyrate représenté dans la **Fig. III.2**) pour alimenter les tissus nerveux et cellules sanguines. Enfin, la phase III se caractérise par une augmentation de l'utilisation des protéines et par la perte de poids (protéolyse; Le Maho et al. 1981, Robin et al. 1988, **Fig III.2**). L'augmentation du catabolisme protéique conduit à une production importante de déchets azotés dans le plasma (dont l'urée et l'acide uréique). Ces modifications

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

métaboliques apparaissent alors qu'il reste encore des réserves de lipides. Une hypothèse serait que la fin de l'épargne des protéines serait associée à un niveau critique de déplétion des lipides insuffisant pour couvrir les besoins énergétiques de l'organisme. Bien que la phase III soit réversible, l'animal finit par mourir de faim si celle-ci se prolonge en raison de la perte protéique. Chez certaines espèces, comme le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), cette phase apparaît spontanément lors de jeûnes inscrits dans leur cycle annuel (Robin et al. 1988).

Figure III.2. Evolution de la masse corporelle, de la vitesse de la perte de masse corporelle spécifique (dm/mdt) et des concentrations plasmatiques d'acide urique et de β -hydroxybutyrate (β -OHB) au cours du jeûne prolongé chez le poussin de manchot royal.

(adapté de Cherel et al. 1987)



Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

Comprendre et anticiper les conséquences de vagues de froid sur les populations animales requiert une étude détaillée des contraintes physiologiques, notamment en termes de balance énergétique, auxquelles les individus sont soumis. Pour cela, l'étude de la condition corporelle d'individus soumis à des températures anormalement basses combinée à la détermination de leurs besoins énergétiques au cours de la même période, semble une méthode pertinente. La condition corporelle peut être déterminée via la masse corporelle et/ou des dosages des réserves énergétiques (lipides et protéines) pour déterminer dans quelle phase du jeûne se trouvaient les individus morts.

Les besoins énergétiques peuvent être quant à eux déterminés par des méthodes indirectes comme les modèles thermodynamiques. Ce type d'outil ne requiert pas la capture et le dérangement de l'animal pendant des périodes climatiques difficiles contrairement à des techniques directes comme la méthode de l'eau doublement marquée*.

2. Le modèle thermodynamique NicheMapper™ : principe général

NicheMapper™, développé par Porter et Mitchell (2006), est un modèle basé sur les principes premiers de la thermodynamique. A partir de la physiologie, de la morphologie et du comportement de l'animal étudié, il calcule les besoins énergétiques journaliers nécessaires à un animal pour maintenir une homéothermie dans un environnement donné et avec un comportement particulier. Les besoins énergétiques sont déterminés en termes de FMR (« Field Metabolic Rate », i.e. le taux métabolique à l'état naturel). Le FMR correspond à la quantité d'énergie totale qu'un animal, à l'état sauvage, consomme durant une journée (Nagy, 1987).

** La méthode de l'eau doublement marquée est une méthode isotopique de mesure de la dépense énergétique globale. Elle consiste à injecter à l'animal un mélange d'eau marquée sur l'oxygène (¹⁸O) et sur l'hydrogène (deutérium). L'oxygène est plus rapidement éliminé que le deutérium et cette différence de vitesse d'élimination dépend de la production de CO₂. La mesure de la différence d'élimination du deutérium et de l'oxygène 18 dans le sang permet le calcul de la production de CO₂ et de la dépense énergétique (Speakman 1997).*

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

Pour cela, Niche Mapper™ s'appuie sur 2 sous-modèles (voir aussi **Tableau III.1**):

- i) un sous-modèle climatique (Micro2010a) : à partir des paramètres climatiques (minima et maxima mensuels des moyennes journalières de la température, de l'humidité relative, et de la vitesse du vent) et géographiques (latitude, longitude, altitude), le modèle estime pour chaque heure du jour et pour chaque localisation, les conditions les plus froides et les plus chaudes que pourrait rencontrer l'animal.
- ii) un sous-modèle animal (Endo2013a) : à partir de l'intégration des conditions environnementales générées par le modèle climatique, des paramètres physiologiques, morphologiques et comportementaux, et du milieu dans lequel évolue l'animal (l'eau, l'air ou la surface de l'eau), le modèle estime la dépense énergétique journalière, mensuelle, et annuelle, nécessaire à l'individu pour combler ses besoins.

Pour cela, le sous-modèle animal résout un système couplé de transferts de chaleur et de masse entre l'organisme et son environnement, d'après les équations suivantes :

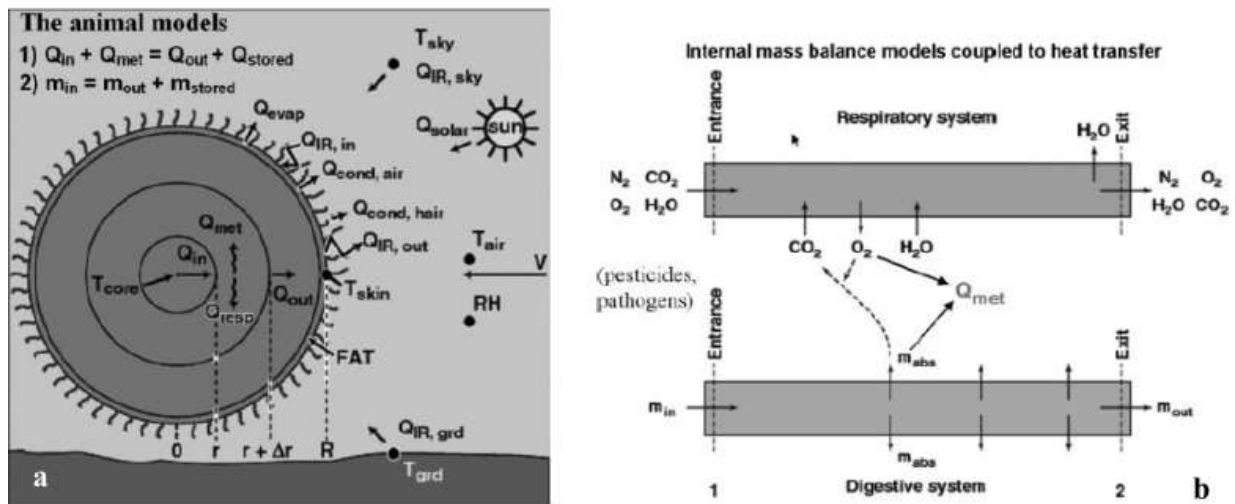
$$\text{Equilibre de chaleur (W): } Q_{in} + Q_{gen} = Q_{out} + Q_{st}$$

$$\text{Equilibre de masse (g.j}^{-1}\text{): } m_{in} = m_{out} + m_{st}$$

Q_{in} correspond à l'acquisition de chaleur par l'organisme (due aux rayons solaires atteignant l'animal), Q_{gen} à la chaleur produite par l'organisme, Q_{out} à la perte de chaleur de l'organisme vers l'environnement par convection, conduction et radiation et Q_{st} à la chaleur emmagasinée par l'organisme. m_{in} correspond à l'entrée de matière dans l'organisme (nourriture entrant dans l'appareil digestif ou air entrant dans l'appareil respiratoire), m_{out} à la sortie de matière (par les fèces ou l'air expirée), et m_{st} à la quantité de matière stockée (correspondant à la masse de nourriture qui doit être absorbée par l'animal pour compenser sa demande énergétique quotidienne). La **Figure III.3** schématise les différents composants de ce système.

Fig. III.3. Représentations schématiques du sous-modèle animal ainsi que des différents échanges de chaleur (a) et de masse (b) existants entre l'organisme et son environnement.

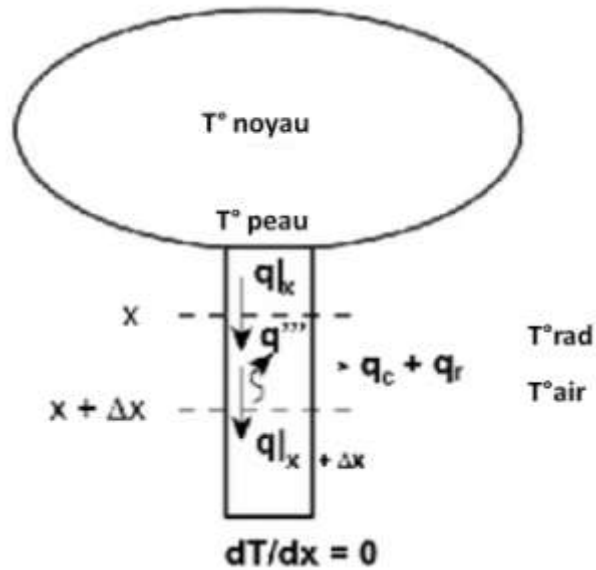
(source: Porter et al. 2006)



Le sous-modèle animal utilisé ici est la dernière version développée par Fitzpatrick et al. (en prep.) pour déterminer les besoins énergétiques des grues blanches (*Grus americana*) et adapté par Porter et P. Mattewson (Endo2013a, US Patent 7,155,377B2; mathewson@wisc.edu) pour les flamants roses. Cette dernière adaptation inclut dans le sous-modèle animal le rôle des longues pattes du flamant dans la déperdition thermique totale (voir **Figure III.4**).

Figure III.4. Représentation schématique des échanges de chaleur entre la patte et l'environnement.

(source: Porter et al. en prep.)



$T^{\circ} \text{rad}$ est la chaleur acquise par radiations solaires, $T^{\circ} \text{air}$ est la chaleur acquise par la température de l'air, dT/dx est le gradient de température le long de la patte, x désigne la longueur de celle-ci, q_l est la chaleur perdue en fonction de la position sur la patte, q_c est la chaleur perdue par convection et q_r la chaleur perdue par radiation.

Tableau III.1. Paramètres principaux du sous-modèle A) climatique, B) animal utilisés dans NicheMapper™.

A)		B)	
Paramètre	Unité	Paramètre	Unité
Température corporelle	°C	Température minimale et maximale par jour	°C
Efficacité d'extraction de l'O ₂	%	Humidité relative minimale et maximale	%
Densité de l'animal	kg.m ⁻³	Couverture nuage minimale et maximale	%
Temps de digestion	Jours	Vitesse maximale et minimale du vent	m.s ⁻¹
Conductivité thermique de la chair	W.m ⁻¹ °C ⁻¹		
Taille de l'animal	Cm		
Altitude en vol	M		
Proportion du temps passé à voler	%		
Métabolisme en vol	W		

3. Hivers 1985 et 2012 : deux vagues de froid majeures en Camargue et conséquences sur la population de flamants roses

3.1. Contexte et objectifs

Dans ce chapitre, nous nous intéressons aux effets de deux vagues de froid survenues en Camargue en janvier 1985 et en février 2012. En comparaison de la vague de froid de 2012, celle de 1985 a duré trois jours de plus et des températures plus basses ont été atteintes (**Fig. III.5 dans [Article 3]**). Plus de 3 000 flamants sont morts en 1985 contre environ 1 500 en 2012. En janvier 1985, plus de mâles que de femelles avaient succombé alors que la tendance était inversée en février 2012. Lors de ces deux périodes, une grande partie des étangs était gelé, rendant ainsi difficile l'accès à la nourriture.

L'objectif ici était de répondre à deux questions :

- i) Les flamants morts pendant les vagues de froid sont-ils morts d'hypothermie et/ou de faim ?
- ii) Les différences de sex-ratio des flamants morts entre les deux vagues de froid peuvent-elle être expliquées par des sensibilités au froid différentes résultant du dimorphisme sexuel présent chez cette espèce ?

Ainsi, nous avons d'une part évalué la condition corporelle des individus morts pendant les vagues de froid via deux méthodes : en comparant leur poids avec des flamants de référence et en réalisant des dosages des réserves lipidiques et protéiques sur six flamants morts en février 2012. D'autre part, nous avons déterminé les besoins énergétiques des flamants grâce au modèle NicheMapper™ sur un cycle pluriannuel (de 1980 à 2012, incluant donc les deux vagues de froid). Des analyses de sensibilité ont ensuite permis de connaître quels étaient les paramètres les plus sensibles dans la détermination des besoins énergétiques. Les analyses de sensibilité ont enfin été couplées à une analyse détaillée du dimorphisme sexuel chez le flamant.

3.2. Résultats

Comparaison des poids et dosages des réserves lipidiques et protéiques

Les lipides des six flamants morts en février 2012 constituaient en moyenne seulement $2.6 \pm 0.3\%$ du poids total des oiseaux. La proportion de protéines était de $17 \pm 0.2\%$. Le ratio lipides/protéines des flamants (0.11 ± 0.74 , **Fig. III.6 [Article 3]**) était proche de celui trouvé chez des colverts (*Anas platyrhynchos*) en phase III de jeûne avancé (Robin et al. 1991, Robin, pers. comm.) comme de celui de bécasses (*Scolopax rusticola*) mortes lors de vagues de froid dans le nord-ouest de la France (février 1991 et janvier 1997, Peron et al. 2011).

Les poids (corrigés par le tarse) des flamants morts pendant les vagues de froid étaient significativement plus faibles que ceux de flamants en bonne condition (tests de Wilcoxon, 1985 : $W = 4786$; $p < 0.001$; 2012 : $W = 3909.5$; $p < 0.001$; **Fig. III.7 [Article 3]**). De plus, la différence par rapport aux poids de flamants de référence était 1,6 fois plus élevée pour les flamants morts en 1985 que pour ceux morts en 2012 (Wilcoxon, $W = 15170.5$; $p < 0.001$).

Besoins énergétiques

En moyenne sur un cycle annuel, les besoins énergétiques journaliers d'un flamant mâle sont de $2170,3 \text{ kJ} \cdot \text{j}^{-1} \pm 235,0$, ceux d'un flamant femelle de $1785,5 \text{ kJ} \cdot \text{j}^{-1} \pm 208,0$ (moyennes calculées hors vagues de froid). D'après NicheMapper™, lors des deux vagues de froid, mâles et femelles ont connu un pic de demande énergétique jamais atteint durant le reste des 22 années modélisées ici (+6,1% et +6,6% pour les mâles et les femelles respectivement, **Fig. III.8 [Article 3]**).

Que ce soit hors vagues de froid ou pendant une vague de froid, les besoins énergétiques des flamants sont sensibles aux mêmes paramètres clés, à savoir : la profondeur du plumage, les dimensions du corps et la température corporelle ainsi que la température de l'air (**Table III.4**

[Article 3]). De plus, ces paramètres avaient le même effet sur la demande en énergie quelle que soit la vague de froid (janvier 1985 ou février 2012, **Table III.5 [Article 3]**) et le sexe considérés.

L'étude détaillée des paramètres potentiellement sujets à un dimorphisme sexuel chez le flamant (**Fig. III.9 [Article 3]**), montre des dimensions corporelles plus grandes chez les mâles et une réflectivité du plumage plus importante chez les femelles. Cependant ces deux paramètres ont le même effet sur la variation de demande énergétique chez les deux sexes.

3.3. Discussion

Nos résultats montrent que les flamants morts pendant la vague de froid de 2012 sont probablement morts de faim, leurs réserves énergétiques étant comparables à celles observées chez des oiseaux de référence se trouvant en phase III de jeûne avancée. Cependant, le froid a certainement accéléré le processus conduisant à la mort. En effet, des homéothermes confrontés à de très faibles températures doivent produire davantage d'énergie pour maintenir une température corporelle constante. Mais pendant les vagues de froid en Camargue, les étangs en grande partie gelés rendaient l'accès aux proies limité. Les flamants morts ont rapidement atteint la phase III du jeûne et n'ont donc probablement pas réussi à maintenir l'homéothermie. Par conséquent, le facteur qui a réduit la survie pendant les vagues de froid n'était pas la diminution brutale de la température en soit mais plutôt la raréfaction de la ressource alimentaire.

Par ailleurs, l'augmentation de la demande énergétique était similaire pendant les vagues de froid pour les mâles et les femelles. Le nombre plus important de flamants morts en 1985 pourrait néanmoins s'expliquer par une demande énergétique légèrement plus élevée en 1985 en raison de conditions climatiques plus extrêmes (**Fig. III.5 [Article 3]**). Parmi les paramètres

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

clés influençant la dépense énergétique, seules les dimensions corporelles diffèrent entre mâles et femelles, les mâles étant environ 20% plus grands. Mais ce paramètre avait la même influence sur l'augmentation de la dépense énergétique durant les deux vagues de froid et quel que soit le sexe. Nos résultats ne nous permettent donc pas d'expliquer les différences de mortalité entre sexes pendant les deux vagues de froid.

On peut émettre l'hypothèse que les mâles pourraient avoir subi une plus forte mortalité en 1985 en raison de leur demande énergétique plus élevée due à leur taille plus importante. Une augmentation de 10% des dimensions corporelles augmente en effet de 11% la demande énergétique. Ainsi, pendant une vague de froid, concomitante avec une diminution de la disponibilité en nourriture, plus de mâles que de femelles pourraient avoir atteint un niveau de réserves critique. Il est possible que ce seuil soit apparu plus tôt et ait duré plus longtemps en 1985 qu'en 2012, en raison des températures plus basses atteintes en 1985 et d'une vague de froid plus longue (-10,6°C en 1985 et -6,6°C en 2012, **Fig. III.5 [Article 3]**), expliquant ainsi le plus grand nombre de mâles morts en 1985.

Nous pouvons alors émettre deux hypothèses complémentaires pour expliquer le plus grand nombre de femelles mortes en 2012. Il pourrait tout d'abord s'agir d'un biais dans l'échantillon de flamants morts collectés. En effet, les mâles pourraient avoir succombé plus tard que les femelles, en raison de leurs plus grandes réserves énergétiques, notamment protéiques dans les muscles et mobilisables en phase III de jeûne. En février 2012, les oiseaux ont été collectés et mesurés seulement durant les premiers jours de la vague de froid. Nous pouvons donc supposer que les mâles sont morts en plus grande proportion durant la seconde partie de la vague de froid, ayant épuisé leurs réserves énergétiques. Par conséquent, si la totalité des oiseaux avaient été collectés sur l'ensemble de la durée de la vague de froid (comme cela avait été fait en 1985), un sexe-ratio équilibré aurait peut-être été observé. Le plus grand nombre de mâles morts en 1985 aurait dans ce cas été dû à la vague de froid plus intense qu'en 2012.

Une seconde hypothèse concerne une possible différence dans la mobilisation énergétique entre mâles et femelles en fonction de la période de l'année. Sachant que la vague de

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

froid de 2012 a été d'un mois plus tardive que celle de 1985, nous pourrions supposer que les femelles mortes en février 2012 pourraient avoir commencé à utiliser leurs réserves énergétiques pour la formation de l'œuf. Bien que le coût énergétique de la formation d'un œuf ne soit pas connu chez le flamant, des données existantes chez d'autres espèces montrent un coût important de celui-ci (entre 13 and 41 % du métabolisme de base pour les passereaux jusqu'à 200 % pour certains oiseaux d'eau, Carey 1996). La quantité d'énergie allouée à chaque phase pourrait donc varier entre mâles et femelles expliquant ainsi des différences temporelles de sensibilités à des évènements climatiques extrêmes (Walsberg et al. 1983, Williams and Vézina 2001). Les différences de sexe-ratios observés doivent donc également être étudiées via les différences de cycles énergétiques annuels entre sexes.

4. Conclusion

Il s'agit là de la première étude concernant l'estimation des besoins énergétiques des flamants roses et la caractérisation de leur condition corporelle durant des vagues de froid. Nos résultats nous ont permis de mieux comprendre le comportement de leur balance énergétique en situation de froid extrême. Ce travail montre aussi l'intérêt de coupler modélisation thermodynamique et dosages des réserves énergétiques pour mieux comprendre la réaction physiologique d'organismes face à des conditions climatiques extrêmes et donc mieux appréhender les dynamiques des populations naturelles.

Si, comme le prédisent les climatologues, la fréquence d'évènements extrêmes est susceptible d'augmenter dans les prochaines années, il semble crucial d'estimer à quel point il est important d'en tenir compte dans les scénarios des modèles prédictifs pour anticiper la dynamique des populations animales, mais aussi végétales ainsi que leurs aires de répartition (Parmesan et al. 2000).

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

Enfin, les besoins énergétiques des mâles et des femelles flamants quantifiés ici constitueront également des paramètres d'entrée essentiels pour la mise en place du modèle prédictif MORPH évaluant les impacts des changements de gestion dans les salins de Giraud sur la population de flamants roses **[Chapitre 5]**.

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

II. [Article 3] Impacts of extreme climatic events on the energetics of long-lived vertebrates_The case of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) facing cold spells in the Camargue

Anne-Sophie Deville*^{‡1,2}, Sophie Labaude^{‡1}, Jean-Patrice Robin^{3, 2,4}, Arnaud Béchet¹, Michel Gauthier-Clerc^{1,5}, Warren Porter⁶, Megan Fitzpatrick⁶, Paul Mathewson⁶ & David Grémillet^{1,4}

¹Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS), 1919 route de Mende, 34090 Montpellier, France

³Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Unité Mixte de Recherche 7178 CNRS-ULP, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg Cedex 2, France

⁴FitzPatrick Institute, DST/NRF Centre of Excellence, University of Cape Town, Rondebosch 7701, South Africa

⁵Département Chrono-Environnement, UMR UFC/CNRS 6249 USC INRA, Université de Franche-Comté, Besançon, France

⁶Department of Zoology, University of Wisconsin, Madison, 250 N. Mills Street, Madison, Wisconsin 53706, USA

Abstract

Most studies analyzing the effect of climatic changes on wild populations focus on the impacts of gradual increase in temperatures. However, the intensity and frequency of extreme climatic events such as heat and cold spells, could also increase in the future. These events can have can

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

major local impacts on the physiology and dynamics of animals. Here we studied the effect of two cold spells (January 1985 and February 2012) on the energy requirements and body condition of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Camargue (Southern France). During both cold spells, most of ponds were frozen limiting prey availability for flamingos. The cold spell in January 1985 was harsher and more individuals died. In 1985 we found more dead males while more females succumbed in 2012. Here we had a double objective. First to understand if flamingos died from hypothermia or from starvation and second to assess if the observed biased sex ratios of dead flamingos could be explain by morphological differences between sexes. We used two complementary methods. We first assessed the energy stores in six flamingos dead in February 2012 and compared the results with those found in other birds species dead after a long period of fasting. Second, we evaluated the energy requirements of males and females flamingos from 1980 to 2012 using the thermodynamic model, NicheMapper™. Our results showed that body lipids were nearly depleted with $2.6 \pm 0.3\%$ of total body mass which is close to the result found in Woodcocks ($1.7 \pm 0.1\%$, *Scolopax rusticola*) primulary dead from starvation during a cold spell, and much lower of control Woodcocks ($13.0 \pm 2\%$). NicheMapper™ predicted a maximal increase in energy requirements during both cold spells for males and females. These values were around 6% more important than mean energy requirements found during winters with normal climatic conditions (males = 2461.0 kJ d^{-1} , females = 2042.7 kJ d^{-1}). Increase in energy requirements was primarily driven by cold air temperatures. Our findings thus suggest that flamingos starved to death. However, very low air temperatures probably accelerated the fasting process as i) higher energy must be burnt to maintain homeothermia and ii) pond freezing prevented flamingos from foraging. While males needed more energy than females, cold spells affected both sexes in the same way and we could not explain biased sex ratios on the basis of our findings. The present study shows the relevance of using two complementary methods, thermodynamic modeling and energy stores content, to understand how wild populations face extreme climatic events.

Key words

Bioenergetics, energy requirements, energy stores, fasting, body condition, NicheMapper™, thermodynamic modeling, winter stress,

Introduction

Climate change is the second most important driver of biodiversity change after human land-use (Sala et al. 2000). Strong effects of climate on species dynamics have been highlighted such as shifts in geographic range (McCarty 2001), change in food web structures (Petchey et al. 1999), changes in population life-history features (Post et al. 1997, Forchhammer et al. 2001) and fluctuations on population pattern (Coulson et al. 2001, Saether et al. 2004, Birkhofer et al. 2012, Duriez et al. 2012).

As earth's climate has warmed by approximately 0.6°C since the start of the twentieth century (IPCC 2011), studies on the effects of climate change on species dynamics primarily focus on consequences of gradual increase in temperature (Yom-Tov 2001, Forcada et al. 2006, Smith and Betancourt 2006, Britton et al. 2010, Moses et al. 2012). However, climatologists also predict an increase in the frequency, intensity and duration of extremes climatic event (Easterling et al. 2000, Parmesan et al. 2000, Meehl and Tebaldi 2004, IPCC 2011, Rahmstorf and Coumou 2011). Extreme climatic events are often ignored as potential drivers of population dynamic patterns whereas they can produce important dramatic impacts on wild populations. For instance, population crashes due to severe heat waves have been reported in terrestrial and aquatic ecosystems (e.g. Huntsman 1946, Bailey 1955, Welbergen et al. 2008, McKechnie and Wolf 2010).

Moreover, one of the apparent climatic paradoxes is that, although many regions undergo warming during winter (e.g. north-western North America and Europe), the number of cold spell days has been at least as high in the 1980s and 1990s as in the earlier decades of the

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

century (Walsh et al. 2001, Tank et al. 2002, Cellitti et al. 2006, Vavrus et al. 2006), causing major impacts on animal populations. For instance i) in 1996 a cold spell killed thousands of cliff swallows (*Petrochelidon pyrrhonota*) and reduced their population by about 53% in southwestern Nebraska (USA, Brown and Brown 1998), ii) severe winters significantly reduced survival probability of the Eurasian woodcocks (*Scolopax rusticola*) wintering in France (Peron et al. 2011) and iii) a Svalbard reindeer population (*Rangifer tarandus*) underwent an extreme icing event in 1993/94 with 80% reduction in population size (Chan et al. 2005).

Overall, most studies forecasting consequences of climate change on species dynamics rely on correlative methods and ignore underlying physiological aspects (Pearson and Dawson 2003, Guisan and Thuiller 2005, Heikkinen et al. 2006, Dormann 2007). Studying energetic constraints of species facing extreme or gradual climatic changes can help to predict responses on population dynamics (Sears et al. 2009, Chown et al. 2010, Bozinovic et al. 2012). Moreover, forecasting animal energetics as a function of climate is also very helpful to make more accurate predictions on future species ranges (Pettifor et al. 2000, Kearney and Porter 2009, Kearney et al. 2009b, Stillman and Goss-Custard 2010).

During a cold spell, animals are confronted with an increasing energy requirements to increase thermogenesis and maintain homeostasis whereas food is scarce or even not available (Haftorn 1992, Boos et al. 2007). For instance, decrease in insects' activity during cold temperatures is very challenging for insectivorous endotherms, especially aerial feeders such as bats and swallows (Racey and Swift 1985). Aquatic endotherms can also suffer from a decrease in food supply when ponds are frozen (Sjoberg and Danell 1982). Hence, to survive animals must rely on their energetic reserves but also minimize protein utilization (Evans 1976). Therefore, during cold spells, animals may undergo a fasting period which may lead to death (Davidson and Evans 1982). Fasting is characterized by three phases. During phase I the organism gets its energy from its glycogen reserves (glycogenesis). Phase II corresponds to a long period of protein sparing and preferential mobilization of fat stores (lipolysis). Finally, the fasting animal enters phase III of fasting which is characterized by an increases in net protein catabolism and

an increase in body mass loss (proteolysis; Le Maho et al. 1981, Robin et al. 1988). Increase in protein catabolism results in an increasing plasma nitrogen wastes derived from protein catabolism (i.e. urea and uric acid) and bone marrow fat starts to be catabolised (Thouzeau et al. 1997, McCue 2010). Although phase III is still reversible (Cherel et al. 1988), animals starving to death finally die from the loss of protein.

Physiological impacts of cold spell on organisms may be studied through a complementary approach where both animals' body condition (energy reserves) and energy requirements are assessed. Body condition can be inferred by lipid and protein contents determination in different tissues to determine in which fasting phase was a dead animal (Dobinson and Richards 1964, Owen and Cook 1977). For instance, an animal dead in phase II had remaining energy reserves and thus was probably dead by hypothermia. To the contrary, a low level of proteins in bone marrow means that the animal died by starvation (Robin et al. 1999).

Daily energy expenditure can be determined either by direct empirical measures (i.e. doubly-labelled water technique and heart rate recordings) or by indirect methods such as thermodynamics modeling (Porter et al. 2000a, Fort et al. 2009, Fort et al. 2010). Thermodynamic modeling assesses the theoretical energy requirements of animals through calculations based on the fundamental principles of thermodynamics (Kearney and Porter 2004, Kearney et al. 2008). Such thermodynamic equations allow assessing energy expenditure with no or limited need for time-consuming observations or manipulations (Fort et al. 2010). Porter and colleagues have established a thermodynamic model, NicheMapper™ (Porter and Mitchell 2006) which has been validated for a large range of species (Porter et al. 2000a; Porter et al. 2006; Kearney and Porter 2004; Kearney et al. 2008). NicheMapper™ computes heat and water mass balances of a model individual with user-defined morphological properties to estimate energetic requirements and thereby self-maintenance and survival in a given environment (see for instance Porter et al. 2000b, Porter et al. 2002).

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

Compared to ectotherms, endothermic organisms have received little attention regarding the consequences of climate change on their physiology and energetic constraints (Boyles et al. 2011, Oswald and Arnold 2012), maybe because endotherms have more physiological flexibility to respond to temperature changes compared to ectotherms (Sekercioglu et al. 2012). The Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*, hereafter 'flamingo') is a long-lived bird, emblematic of Mediterranean wetlands. Flamingos are filter feeders (Jenkin 1957) foraging on a diversified diet including aquatic invertebrates and seeds (Johnson and Cézilly 2007). They exhibit a sexual dimorphism, males being around 20% larger than females (Johnson and Cézilly 2007). The commercial salt pans of Salin-de-Giraud in the Camargue (southern France) are one of their most important breeding sites in the world, with an average of 10 500 pairs (Johnson and Cézilly 2007). In fall, around half the total number of individuals present in summer migrate to distant wintering areas over the western Mediterranean and North Africa whereas others spend the winter near the breeding colony (Barbraud et al. 2003 and Johnson and Cézilly 2007). Survival rates between both strategies depend on the experience and environmental factors. Young birds wintering close or at medium distances from their birth site have a better survival than those wintering further away whereas adults better survive in most southern wintering areas (Sanz-Aguilar et al. 2012). However, these survival trade-offs have been severely inversed during a cold spell in the Camargue in January 1985 (Sanz-Aguilar et al. 2012) causing the death of more than 3,000 flamingos (Johnson et al. 1991). Another cold spell in February 2012 caused the death of more than 1,500 flamingos (unpublished data). In 1985, the cold spell lasted three more days and reached lower temperatures compared to February 2012. During both cold spells, most of the ponds were nearly completely frozen over, preventing the birds from accessing food. While in 1985 the sex ratio was significantly biased towards males, in 2012 it was significantly biased towards females. However, no sex ratio bias was observed within the flamingo population wintering in France the two months prior to both cold spells.

Our objectives were twofold: i) determine the cause of flamingos death, i.e. establish whether flamingos died of hypothermia (i.e. the death is directly due to cold conditions) and/or from starvation after depletion of body energy reserves (i.e. they reached the phase III of fasting) and ii) explain the differences in sex ratios of dead flamingos during these two cold spells. We hypothesized that sex biased mortality during both cold spells was due to sex-specific morphological differences and sex-specific sensitivity to varying meteorological conditions during these two cold spells. To meet these goals we employed two complementary methods. First, we determined the body condition of flamingos that died during the cold spell in 2012. Body condition was assessed as body mass and lipid and protein content in different body tissues. Second, we used the thermodynamic model NicheMapper™ (Porter and Mitchell 2006) to estimate annual energy requirements of males and females flamingos.

Materials and Methods

1. Study period and data collection

Several methods exist to define a cold spell (Huynen et al. 2001, Analitis et al. 2008, Kysely et al. 2009). In this study, we defined it as a period of at least six consecutive days with daily mean temperatures below the tenth percentile of the temperature distribution in the Camargue for each calendar day in the 1980-2012 period (Tank et al. 2002). Only two cold spells occurred during this period, the first one lasted 15 days in 1985 (between 3-17 January) and the second one 13 days in 2012 (between 1-13 February). Lower temperatures were reached in 1985 compared to 2012 (lowest temperatures were -10.6°C in 1985 and -6.6°C in 2012, **Fig. III.5**). 2,700 dead flamingos were collected during the cold spell of January 1985, and 233 in February 2012. A set of basic morphological measurements was collected for each sample (**Annex 1.1**). Birds were sexed by cloacae analysis in 1985 and were by the measure of the wing length in 2012 (Johnston 1985). Additional measurements were performed in February 2012 to

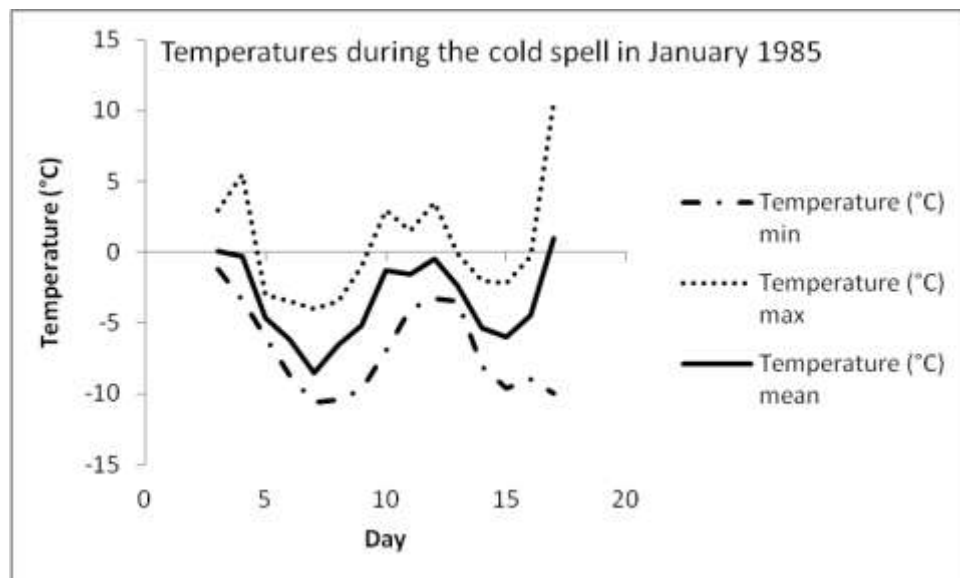
**Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes**

parametrize NicheMapper™. These measurements are detailed below (**Tables III.2A and III.2B**).

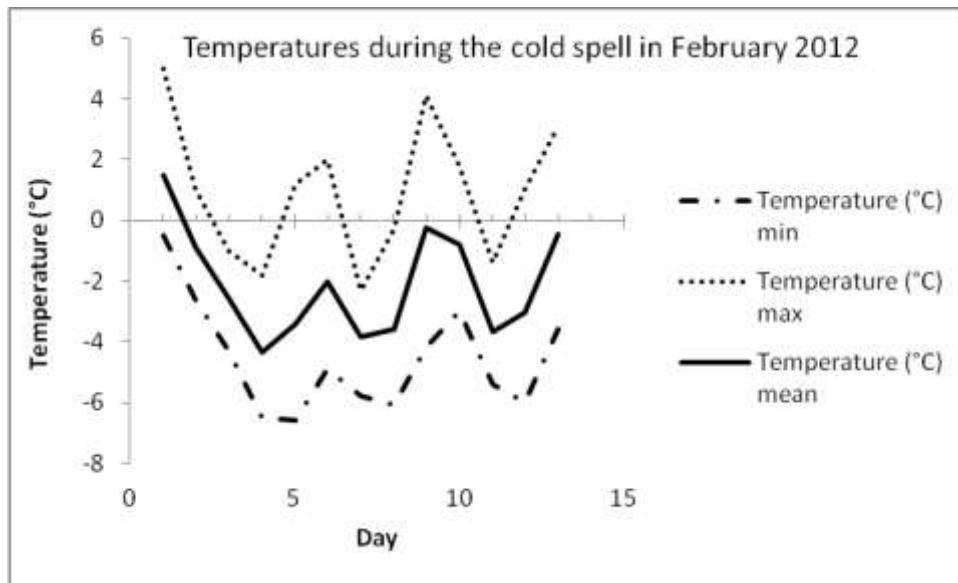
In 1985, the sex-ratio of dead birds was biased toward males number of dead males/overall number of dead flamingos= 0.63; $\chi^2= 113.13$; $ddl= 1$; $p < 0.005$, result based on all the collected dead birds constituted of 670 females and 1120 males). In 2012 the sex-ratio was equal to 0.43, so significantly biased towards females ($\chi^2= 13.6$; $ddl= 1$; $p= 0.0002$, result based on a random sample of collected dead birds constituted of 133 females and 79 males). No sex ratio bias was observed within the ringed flamingos wintering in France observed during the two months prior to both cold spells (sex-ratio in 1985= 0.52, $\chi^2 = 0,26$; $ddl = 1$; $p = 0,61$ with 96 ringed males and 89 ringed females observed, sex ratio in 2012= 0.5, $\chi^2 = 0,10$; $ddl = 1$; $p > 0.005$ with 134 ringed males and 134 ringed females observed).

Figure III.5. Temperatures during the cold spells: in January 1985 and February 2012.

(Tour du Valat_INRA station)



**Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes**



2. Flamingo body condition

Body composition analysis

Six dead flamingos (one male and five females) were weighed (± 1 g). The digestive tract was cleared of its content. Pectoral muscles, legs muscles and skin were dissected and weighed (± 0.1 g). Then, these latter tissues and the entire carcass were freeze-dried to constant mass and ground under liquid nitrogen to obtain a homogenous powder for analysis. For each tissue, nitrogen content was determined in triplicate using 100-150 mg aliquots following the Kjeldahl method (Campbell and Leatherland 1980a). Protein content was calculated as nitrogen $\times 6.25$ (Campbell and Leatherland 1980b). Lipids were determined in duplicate using 1 g aliquots following a gravimetric method derived from Folch et al (1957). Total lipids were extracted from a one gram aliquot by using chloroform/methanol (2/1, v/v). Adiposity was the total fat mass percentage of body mass. Ash content was determined in duplicate by a gravimetric method on 1 g dry samples placed in a muffle furnace for 24 hours. Samples were freeze-dried once again

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

prior to analysis in order to eliminate any remaining traces of water. Reproducibility between duplicate measurements was $1.1 \pm 0.2\%$ (proteins) and $0.7 \pm 0.1\%$ (lipids).

As no data exist on energy stores for flamingos in good condition, we compared the ratio of the total body lipids/proteins content with those of wintering Woodcocks (*Scolopax rusticola*) dead during a cold spell (Robin et al. 1999) and with Mallards (*Anas platyrhynchos*) in different phases of fasting (Robin et al. 1991, Robin, pers. comm.). Moreover, as during the phase III of fasting, first proteins catabolised are those from pectoral muscles before proteins from legs (Robin et al. 1999), we also compared the ratio proteins in pectoral muscles/proteins in legs with those found in the Woodcocks dead in an advanced phase III during a cold spell.

Flamingos body weight

We used residuals (y-axis deviations) from a Reduced Major Axis regression type II model (RMA, also called standardized major axis regression) as empirical indices of body condition for flamingos dead during both cold spells. A RMA was used instead of an ordinary least squares (OLS) linear regression, more classical in ecological studies but controversial (Green 2001). Moreover, the RMA method has often been used for birds (e.g. Merila and Wiggins 1995, Mateos and Carranza 1996, Tella et al. 1997, Cordero et al. 1999). The RMA was performed between log body mass and log tarsus length for 34 flamingos dead in good body condition and used as references. Regression residuals along this allometric function were then calculated for all flamingos and compared with Wilcoxon tests between 'flamingos died in 1985', 'flamingos died in 2012' and 'flamingos in good condition'.

3. NicheMapper™ modelling

Model description

NicheMapper™ (US Patent 7,155,377B2; mathewson@wisc.edu) is divided into two sub-models: an endotherm model with morphological, physiological and behavioural characteristics of the animal, and a microclimatic model with local environmental parameters experienced by the animal. We used the latest version of the climatic model (Micr2010a) and a recently updated version of the endotherm model (Endo2013a) developed by Fitzpatrick, Mathewson and Porter (unpublished data). This updated version is adapted for species such as flamingos as it includes variations in core temperature along the length of the leg. The endotherm model receives the outputs from the microclimate model and calculates its daily energy requirements for all the Julian days at the centre of each month throughout the year.

NicheMapper™ solves the coupled heat (W) and mass balance (g.day⁻¹) equations:

$$Q_{in} + Q_{gen} = Q_{out} + Q_{st} \quad (1)$$

$$m_{in} = m_{out} + m_{st} \quad (2)$$

where Q_{in} is heat input (from solar and infrared radiation reaching the skin), Q_{gen} is heat produced by the animal (by all the body tissues), Q_{out} depicts heat loss (by convection, evaporation, conduction to the water, infrared radiation emitted through the porous feathers) and Q_{st} is the stored heat (due to body temperature rising or falling); m_{in} is the mass input (food entering the gut or air entering the respiratory system), m_{out} is the mass lost (faeces or exhaled air) and m_{st} is the mass stored or absorbed (i.e. the food mass that must be absorbed by the gut, given the food type and properties, to meet the daily energy demand).

Implementation on flamingos

The endotherm model was parametrized using flamingo-specific information summarized in **Tables III.2A** and **III.2B** (see also **Annexes 1.1** to **1.3**). As the shape of the animal directly influences heat exchanges with its environment (Allen, 1987), the endotherm model also needs parameters related to the shape of the modelled animal. Flamingo shape was represented by two ellipses for the torso and the head and three cylinders for the neck and legs. These body parts were measured in the three dimensions on 32 adults dead in February 2012 (13 males and 19 females).

Climatic input values used in the microclimate model were provided by the Tour du Valat/INRA meteorological station (see **Annex 1.4**). Analysis for males and females were conducted separately. Flamingo body characteristics were kept constant and energy requirements varied because of observed climatic fluctuations. Energy requirements were calculated for non reproductive and non migrant birds. Average monthly Flamingo energy requirements were estimated from January 1980 to April 2012, except between January 1987 and March 1988 and between January 1993 and December 1994 as climatic data were unavailable during these periods.

Table III.2. Parameters used in the endotherm model for flamingos.

A) Morphological parameters (all values are from this study)

Parameter	Unit	Mean value			
		Males (n=9)		Females (n=10)	
		Dorsal	ventral	dorsal	ventral
Head					
	feathers				
Plumage density	cm ⁻²	4742		4742	
Rachis diameter	µm	108.33		110.00	
Feathers length	Mm	13.50		16.77	
Plumage thickness	Cm	1.19		1.142	
Reflectivity	%	64.80		67.40	
Neck					
	feathers				
Plumage density	cm ⁻²	4742		4742	
Rachis diameter	µm	30.0		30.0	
Feathers length	Mm	23.04	19.42	22.44	19.38
Plumage depth	Cm	1.64	1.48	1.63	1.58
Reflectivity	%	76.5	0.76	0.79	0.81
Head + neck (see Annex 1.1 for more details)					
	feathers				
Plumage density	cm ⁻²	4742		4742	
Rachis diameter	µm	30.0		30.0	
Feathers length	Mm	20.18	17.64	20.74	18.60
Plumage depth	Cm	1.51	1.40	1.49	1.45
Reflectivity	%	73.00	72.50	75.70	76.90
Torso					
	feathers				
Plumage density	cm ⁻²	4742	4742	4742	4742
Rachis diameter	µm	30.00	30.00	30.00	30.00
Feathers length	Mm	129.07	82.47	124.82	83.1
Plumage depth	Cm	2.25	2.04	2.45	2.30
Reflectivity	%	66.5	71.7	69.8	74.3
Legs					
Reflectivity	%	25.0	22.6	25.6	23.6

(Table III.2. suite)

B) Physiological and flight parameters used in the endotherm model

Parameter	Unity	Mean value (min-max)		References
		Male	female	
Physiology and body condition				
Body mass	kg	3.579	2.525	Gallet, 1949
Body temperature	°C	39.5 (37.5-45.0)		Bech et al. 1979
O ₂ extraction efficiency	%	24.5		Bech et al. 1979
Animal density	kg.m ⁻³	932.9		Porter et al. 2006
Digestive time	Days	0.125		MacDonald 1980
Thermal conductivity of flesh	W.m ⁻¹ °C ⁻¹	0.5		Cheng and Plewes 2002
Animal height	cm	130		Cramp and Simmons 1977
Flight parameters				
Flight speed	km h ⁻¹	60		Amat et al. 2005 ; Bruderer and Boldt 2001
Flight altitude	m	100		Bruderer and Boldt 2001
Time spent flying	%	2		Galicia and Baldassarre 1997
Flight metabolism	W	219	129	This study; Software Flight 1.24 ; Pennycuick 1989, 2008

Model validation

NicheMapper™ outputs were validated in several studies using water doubled labelled, time energy and/or allometric equations (Fort et al. 2010, Audusseau et al. in prep). Water doubled labelled techniques and time energy budget are methods difficult to perform on flamingos. Adults are difficult to capture and manipulate and time-energy budget remain poorly known in this species. We thus used allometric equations generally used in birds to estimate flamingos' Field Metabolic Rate = 10.5 x Body Mass^{0.681} (Nagy 2005)

Sensitivity analysis

We then performed two sensitivity analyses. First, we used average climatic data across the last ten years and mean bird parameters (males and females confounded) to identify key input parameters affecting bird energy requirements. Input values were modified either according to their observed variation (minimum and maximum), or they were set to a standard variability of 10% of the average, when minimum and maximum values were not available (Grémillet et al. 2003, Fort et al. 2009). The sensitivity analysis was also performed by considering males and females separately.

Additionally, to highlight the most critical parameters affecting energy requirement during cold spells, we run a second sensitivity analysis considering climatic data during these two particular periods instead of the mean climatic data over the last ten years. Mean bird parameters (males and females confounded) were used. Finally, to see if the parameters identified as sensitive for flamingos energy requirements in sensitivity analysis differed between males and females, we used Cohen's d tests (Cohen 1988). Cohen's d tests assess the effect size for differences between groups. Here we assessed morphological differences between males and females flamingos. We applied a 95% confidence interval calculated with the bootstrap sampling technique (Efron 1979). A confidence interval which does not overlap zero indicates a significant difference between sexes. All statistical analysis were performed in R (R Development Core Team, 2012).

Results

1. Flamingos body condition

Body composition

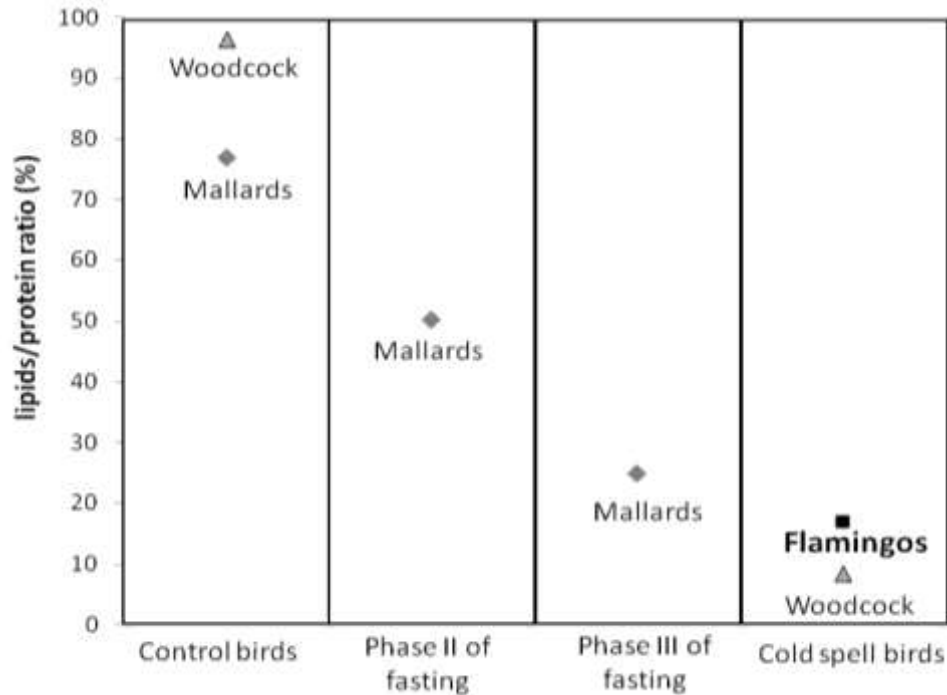
Results averaged for the six birds are summarized in **Table III.3**. Average lipid proportion was only $2.6 \pm 0.3\%$ of total body mass (with $1.7 \pm 0.2\%$ lipid for the carcass, $0.7 \pm 0.1\%$ for the skin, $0.2 \pm 0.01\%$ for legs and pectoral muscles, $0.003 \pm 0.0004\%$ for abdominal fat pads and $0.003 \pm 0.001\%$ for digestive tract fat pads). Protein accounted for $17\% \pm 0.2$ of the total body mass. The lipid/protein ratio averaged 0.11 ± 0.74 . When compared to those found for Mallards and Woodpecks in different phases of fasting, this ratio suggests that flamingos were beyond phase II of fasting (**Fig. III.6**). Leg muscle proteins accounted for $1.7 \pm 0.3\%$ of the total protein mass and pectoral muscles for $1.5 \pm 1.1\%$. The ratio leg protein on pectoral protein (1.2) is closed to those found for Woodcock dead during a cold spell (1.8) showing that pectoral were the more depleted muscles and massively contributed to total protein depletion.

Table III.3. Lipid and protein stores for six flamingos dead in the cold spell of February 2012.

	Mean (g) n=6
Intact body mass	2055.50 ±197
Plucked body mass	1812.40 ±177
Body Mass*	1766.05 ±188
<i>Protein</i>	
total protein mass	314.00 ±39.1
Pectoral	26.00 ±2.5
Leg	30.10 ±5.4
Skin	32.00 ±4.0
Carcass	225.90 ±29.2
<i>Lipid</i>	
total lipid mass	45.90 ±8.7
Pectoral + Legs	3.80 ±0.4
Skin	11.80 ±3.2
Carcass	30.20 ±5.4
Digestive tract fat pads	0.06 ±0.03
abdominal fat pads	0.05 ±0.009

Body Mass=intact body mass minus feathers and digestive tract content.*

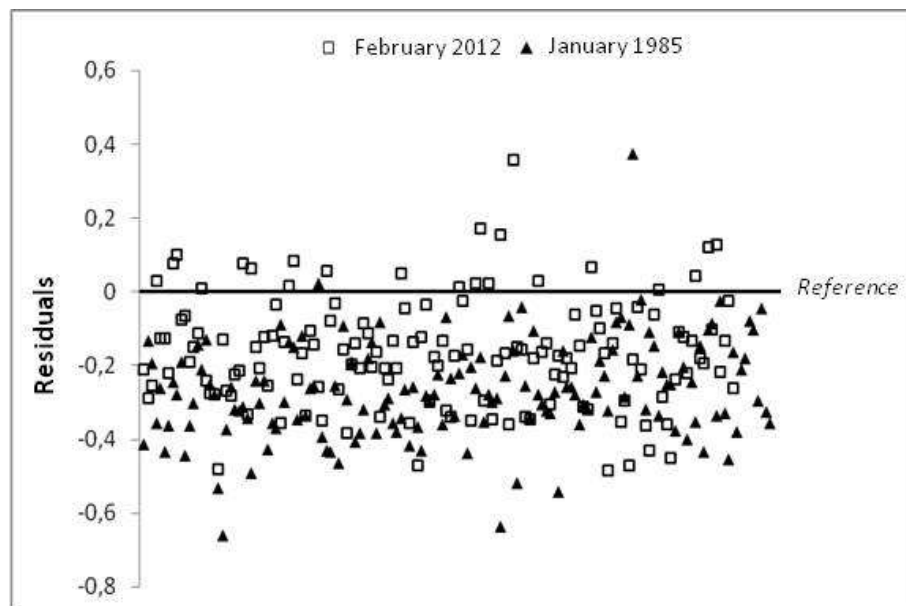
Figure III.6. Comparison of the lipid/protein ratio between mallards in different phases of fasting (fed, in phase II or in phase III, data from Robin et al. 1999), woodcock (fed or dead during a cold spell, data from Peron et al. 2011) and flamingos died during the cold spell in February 2012.



Flamingos body weight

The RMA regression indicated that $\log(\text{body mass}) = 1.85 \times \log(\text{tarsus}) - 5.23$ ($R^2 = 0.85$; $p < 0.001$). Residuals were significantly smaller for flamingos dead in 1985 (Wilcoxon, $W = 4786$; $p < 0.001$) and in 2012 (Wilcoxon, $W = 3909.5$; $p < 0.001$) compared to the reference flamingos (Fig. III.7). Moreover, flamingos dead in 1985 had a significant lower body condition compared to flamingos dead in 2012 (Wilcoxon, $W = 15170.5$; $p < 0.001$). Indeed, the difference to the weight reference was 1.6 times higher for birds dead in 1985 than for birds dead in 2012.

Figure III.7. Comparison of flamingos weights between flamingos dead in good body condition and flamingos dead during cold spells in the Camargue.



Individuals in good body condition are represented by the continuous line. Flamingos dead during the cold spells in January 1985 are represented with diamonds and those died in February 2012 by squares.

2. NicheMapper™ modeling

NicheMapper™ results

Flamingos energy requirements showed a large within-year, between-year and intersexual variability (**Fig. III.8**). Overall, energy requirements are minimum in July and maximum in January for both sexes. Over the whole studied period excluding cold spells, males had a mean energy requirements of 2170.3 kJ d⁻¹, SD=235.0). Their highest energy expenditure was 2574.8 kJ d⁻¹ in December 1980 and their lowest one was 1720.2 kJ d⁻¹ in July 2006. Females had significantly lower energy requirements than males (mean excluding cold spells= 1785.5 kJ d⁻¹ SD=208.0; t=3.18, p=0.00041). Their highest energy expenditure was 2143.4 kJ d⁻¹ in December 1980 and their lowest was 1386.7 kJ d⁻¹ in July 2006.

Model validation

Allometric equations estimated flamingo energy requirements at 2762.5 kJ d⁻¹ for adult males and 2178.4 kJ d⁻¹ for adult females. These values were close to the mean values found with NicheMapper™. However, allometric equations gave values a little bit higher than those provided by NicheMapper™ (+23.2% for males and +22.0% for females).

Energy expenditure during cold spells

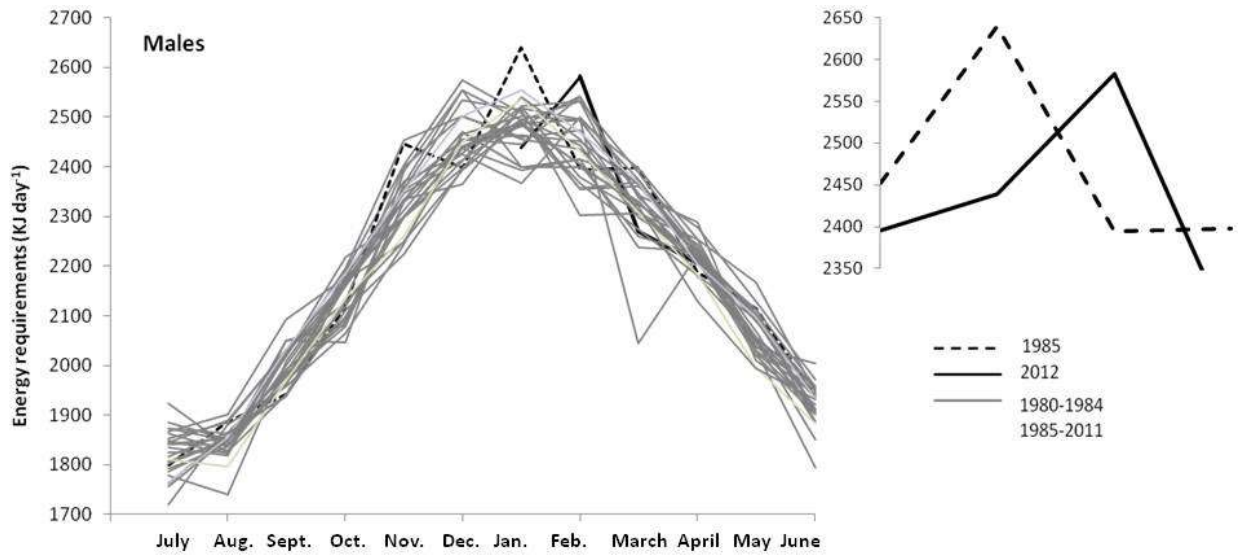
Both cold spells caused a peak in energy requirements for both sexes (**Fig. III.8**). The level of energy requirement reached during cold spells was never reached during the rest of the study period. For males, energy requirements reached their maximum in January 1985 (with 2639.4 kJ d⁻¹, maximum energy requirements in February 2012= 2582.5 kJ d⁻¹). This corresponded to an increase of 6.5% and 5.7%, respectively, compared to the mean value for the same months without considering cold spells. Female energy requirements reached their maximum in January 1985 too (with 2200.7 kJ day⁻¹, energy requirements in February 2012= 2150.5 kJ day⁻¹ in February 2012). This corresponded to an increase of 7% for January 1985 and 6.1% for February 2012 compared to the mean value for the same months without considering cold spells.

**Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes**

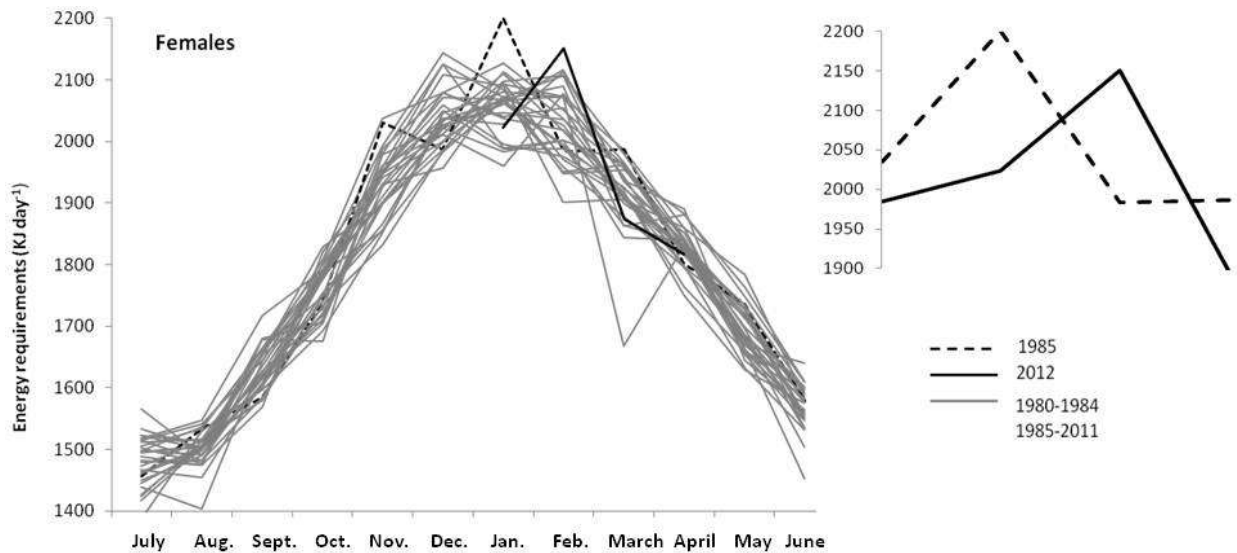
Figure III.8. Energy requirements predicted by the model NicheMapper™ for males and females flamingos living in the Camargue from January 1980 to April 2012.

Encarts on the right focus on the energy requirements in January 1985 and February 2012

A)



B)



Sensitivity analysis and sexual dimorphism

The first sensitivity analysis showed that plumage depth, body dimensions, body temperature and air temperatures were key factors influencing flamingo energy requirements (**Table III.4**). A 10% variation of these parameters led to a variation of energy requirements greater than 1% compared to the energy requirements of an 'average' adult. These parameters had the same effect across sexes (**Table III.5**).

Table III.4. Sensitivity analysis for the daily energy requirements of flamingos in the Camargue.

Mean climatic parameters and mean adults parameters are used, first for males and females confounded and then for males and females separated. Significant variations in energy requirements (> 1%) are in bold. For climatic parameters, the minimum and maximum considered did not include values from cold spells.

Parameter	Average for males and females		Males		Females	
	Min/-10%	Max/+10%	Min/-10%	Max/+10%	Min/-10%	Max/+10%
Morphology						
Feathers length	0.48	-0.41	0.53	-0.4	0.55	-0.42
Feathers diameter (µm)	0.081	0.14	0.053	0.18	0.10	0.11
Plumage depth	3.97	-3.54	3.99	-3.54	3.97	-3.55
Plumage density	0.37	-0.23	0.35	-0.22	0.38	-0.25
Plumage reflectivity: dorsal, ventral (%)	-0.058	0.069	-0.054	0.00	-0.064	0.073
Body dimensions	-10.29	10.99	-10.16	10.79	-10.64	11.18
Physiology						
Body mass	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Body temperature	-4.44	12.1	-4.33	11.8	-4.58	12.49
O ₂ extraction efficiency	0.94	-0.74	0.93	-0.73	0.96	-0.75
Digestive time	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Flight parameters						
Fly altitude	0.011	-0.011	0.01	-0.01	0.012	-0.12
Flight velocity	0.00	0.51	-0.52	0.46	-0.64	0.57
Time spent flying (%)	-0.32	0.32	-0.37	0.37	-0.26	0.26
Flight metabolism	-0.34	0.34	-0.39	0.39	0.00	-0.26
Climatic parameters						
Air temperature	6.15	-9.15	5.99	-8.95	6.35	-9.41
Relative humidity	-0.16	0.22	-0.15	0.21	-0.16	0.23
Wind speed	-0.0084	-0.001	-0.012	-0.00091	-0.0032	-0.0015

Table III.5: Sensitivity analysis for the daily energy requirements of flamingos wintering in the Camargue in January 1985 and February 2012.

Means parameters values for males and females confounded are used. Significant variations in energy requirements (superior to 1%) are in bold.

Parameters	Variation of monthly energy requirements (%)			
	January 1985		February 2012	
	Min/-10%	Max/+10%	Min/-10%	Max/10%
Morphology				
Feathers length	0.47	-0.40	0.48	-0.40
Feathers diameter (µm)	0.019	0.21	0.024	0.2
Plumage depth	4.33	-3.85	4.30	-3.83
Plumage density	0.34	-0.20	0.34	-0.21
Plumage reflectivity: dorsal, ventral (%)	-0.023	0.017	-0.031	0.023
Body dimensions	-11.63	12.42	-11.5	12.28
Physiology				
Body mass	0.00	0.00	0.00	0.00
Body temperature	-3.32	9.04	-3.41	9.30
O ₂ extraction efficiency	0.49	-0.40	0.52	-0.42
Digestive time	0.00	0.00	0.00	0.00
Flight parameters				
Fly altitude	0.013	-0.013	0.013	-0.013
Flight velocity	-0.81	0.73	-0.78	0.7
Time spent flying (%)	-0.24	0.24	-0.25	0.25
Flight metabolism	-0.26	0.26	-0.26	0.26

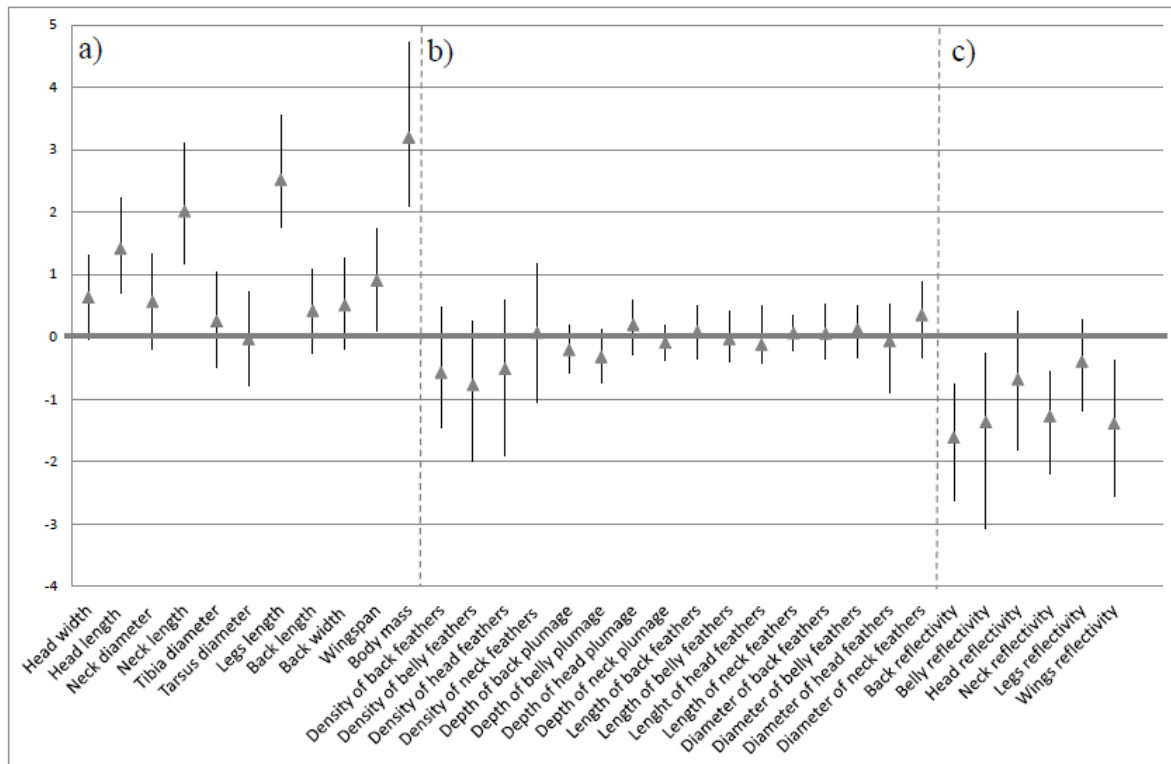
**Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes**

The detailed study of the parameters related to sexual dimorphism in flamingos (**Fig. III.9**), showed that males have morphological dimensions greater than females for head length (Cohen's d test, $d = 1,41$; $IC_{95\%} = [0,69; 2,23]$), neck length ($d = 2.01$; $IC_{95\%} = [1.16; 3.11]$), leg lengths ($d = 2.51$; $IC_{95\%} = [1.76; 3.55]$), and wingspan ($d = 0.90$; $IC_{95\%} = [0.09; 1.73]$). Moreover, males tend to have a broader head, a bigger diameter for the neck and a larger back (**Fig. III.9a**). No significant difference was found for plumage parameters (**Fig. III.9b**).

Finally, reflectivity values were significantly higher for females' back (Cohen's d test, $d = -1.61$; $IC_{95\%} = [-2.62; -0.77]$), females' belly ($d = -1.37$; $IC_{95\%} = [-3.06; -0.27]$), females' neck ($d = -1.27$; $IC_{95\%} = [-2.21; -0.56]$) and females' wings ($d = -1.39$; $IC_{95\%} = [-2.56; -0.38]$). Head and neck reflectivity, although not significant, showed the same tendency (**Fig. III.9c**). However, former sensitivity analysis showed no effect of the reflectivity on the energy requirements.

Figure III.9. Cohen's d tests testing the parameters explaining sexual dimorphism in flamingos.

(with 95% confidence intervals) a) for morphological parameters, b) for plumage parameters and c) for reflectivity parameters. Difference between sexes is significant when the confidence interval does not overlap zero. The parameter value is more important for males when the Cohen's d test is above zero and more important for females when the Cohen's d test is below zero.



Discussion

Our study provides the first estimations of energy requirements and body conditions of flamingos under cold spells. Our results showed that flamingos dead during cold spells were dead by starvation. Body composition of six flamingos dead in February 2012 revealed that birds were extremely lean with energy stores lower than those of Mallards in phase III of fasting and closed to those of Woodcocks dead by starvation during a cold spell.

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

Moreover, our results showed a similar increase in energy requirements during both cold spells for males and females (**Fig. III.8**). However, the slightly higher increase in energy requirements and the harsher climatic conditions observed in January 1985 compared to February 2012 (lower temperatures reached and three more days of cold spell) probably explain the more important number of birds dead in January 1985. Among key animal factors influencing energy requirements, only body size differs between males and females (**Fig. III.9**). However, body size had the same effects on metabolism during both cold spells and for both sexes. Therefore, our results do not provide direct explanation for the biased sex ratios observed between 1985 and 2012.

Allometric equations predicted higher energy requirements compared to those predicted by NicheMapper™. Such a difference has already been found for other bird species. For instance, Fort et al (2010) showed that allometric equations overestimate predicted energy requirements of almost 21% for the Great cormorant (*Phalacrocorax carbo*), which is similar to the difference found in this study for flamingos (a mean of 24.5% for males and females). Allometric equations being non species-specific and focusing only on animal weight lack accuracy (Fort et al. 2010). Hence, the use of thermodynamic equations provides a more accurate and relevant method to estimate energy requirements than allometric equations. Some behaviours affecting thermoregulation were not considered into NicheMapper™. For instance, the model did not consider the flamingo resting position on one leg (Anderson and Williams 2010). Although it would be more precise to include this behaviour in the model, we think it is not a crucial factor for the objectives and conclusions of the current study.

Why flamingos died during a cold spell?

Our results suggest that the first cause of flamingos death during cold spells was the prolonged fasting period: i) their weight was significantly lower than those of flamingos in good body condition, ii) their metabolic state was lower to those of Mallards in phase III of fasting, iii) their metabolic rate and their ratio of pectoral proteins on legs proteins were closed to those of

Woodcocks found dead during a cold spell where fasting was the preliminary cause of death (Robin et al. 1999).

However, cold temperatures probably accelerated the process leading to death by increasing flamingos energy requirements. When confronted to very low temperatures, homeotherms must burn more energy to maintain a constant body temperature. However, during the cold spell the water surface of most ponds of the Camargue were frozen so that flamingos were prevented from accessing to invertebrates. In turn they did not manage to maintain homeothermia. Their reserve stores and then their body temperature thus decreased until death. Hence, cold temperatures could have accelerated the use of flamingos energy stores, especially during the cold spell of January 1985 where lower temperatures were reached. Consequently, the factor limiting survival is not the drop in ambient temperature but rather the availability of food.

Sex-specific responses to cold spell?

A possible explanation for the higher mortality of males during the cold spell of 1985 is that males are more sensitive to extreme cold temperatures because of their higher energy demand due to their higher body size. Indeed, body size was a critical factor during cold spells, an increase of 10% of body size leading to an increasing of 11% of flamingos energy requirements. Hence, during a cold spell with a decrease in food availability, their probability to reach the critical stores depletion is higher compared to females. It is possible that this threshold was reached during the 1985 cold spell during which lower temperatures were reached (-10.6°C in 1985 and -6.6°C in 2012, **Fig. III.5**) and the cold spell lasted three more days, explaining that more males died.

However, this does not explain why more females died in February 2012. We advanced two hypotheses. First hypothesis concerns a bias in the sample of collected birds. Indeed, during a cold spell males could die later than females because they would have more energy stores, including more proteins to use in phase III of fasting. In February 2012 birds were collected and

Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes

measured only during the first days of the cold spell (we stopped collecting birds before the end of the cold spell). We could thus hypothesize that males started to die in higher proportion during the second part of the cold spell because they reached energy stores depletion later. Hence, if all birds found dead during the entire cold spell have been collected we could have finally found an equilibrium sex ratio.

A second hypothesis could be that as in 2012, the cold spell happened one month later than the cold spell in 1985, females dead in February 2012 could have started to use body stores for egg formation. The cost of producing a single egg is very high. It has been estimated to range between 13 and 41 % of daily basal metabolic rate for passerines to over 200 % of BMR in waterfowl (Carey 1996). Hence, the Greater flamingos being a partial income breeder (Rendon et al. 2011, i.e. food resources used for egg formation are obtained both in overwintering sites and at the breeding site), females could have started to invest in egg formation in February 2012. Indeed, a high competition exists for the nesting places. Hence, females able to lay soon just after arriving at the nesting site will be advantaged. In the Camargue, the breeding site starts to be visited in March and the mean laying date is at the end of April. We can thus hypothesize that more females died because they had started to mobilize their energy stores before the cold spell and then did not have enough energy stores to face the sudden drop in temperatures responsible for the unavailability of food.

Hence, the observed differences in sex ratios must also be studied through differences in energy balance within the annual cycles between sexes. Although this remains unknown for flamingos, the amount of energy used in each phase of the annual cycle could vary between sexes explaining differences in temporal sensibilities to adverse environmental conditions (Walsberg 1983; Williams and Vézina 2001).

Adverse environmental conditions can have carry over effects on wild populations. Carry-over effects are defined as non-fatal effects on individuals during one period of the annual cycle which influence success and per capita rates during the following period (Webster et al. 2002, Runge and Marra 2005). Here for flamingos, the cold spell in 2012 could explain the later

**Chapitre 3: Besoins énergétiques des flamants
et conséquences d'évènements climatiques extrêmes**

laying date of the following breeding season (laying started about three weeks later, unpublished data).

Being a long lived species, the Greater flamingo must face numerous unpredictable winters, and endure strong selective pressures to evolve coping strategies. Because a trade-off exists between the risks of migration and the risks of remaining in place and enduring adverse conditions, Greater flamingos are partial migrants (Jenni and Kery 2003). The increase in extreme climatic events (Walsh et al. 2001, Tank et al. 2002, Cellitti et al. 2006, Vavrus et al. 2006), could have consequences on this trade-off. Finally, it remains unknown for flamingos, if during a cold spell they adopt an active (moving away) or passive (remaining in place) strategy. Individuals which have sufficient energy stores to perform trips over thousands of kilometers (i.e. the fattest birds) may leave immediately at the onset of the cold spell. It is also possible that a large part of flamingos mobilise a major part of their energy stores during fasting before moving away, probably when they reach a determined fuel depletion threshold. For instance, in knots (*Calidris canutus*) undergoing a fasting period, a refeeding signal triggers them to search actively for food when they start the last phase of energy catabolism (i.e. when lipid reserves are almost exhausted and when the protein catabolism increases, Piersma and Poot 1993). A similar mechanism exists for penguins (Groscolas et al. 2000). But it remains unknown if this mechanism also exists for flamingos.

To conclude, accurate determination of both the amount of body energy reserves and energy requirements constitutes a relevant method to improve our understanding of animals energy balance facing climatic changes including extreme climatic events. Such a complementary study brings elements to predict the effects of harsh weather conditions on the mortality and dynamics among wild populations.

Chapitre 4

I. Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud



Comptages bi-annuel des flamants dans les différents étangs des salins de Giraud
(Crédit : A-S Deville/Tour du Valat)

1. Objectifs du Chapitre

De nombreuses études montrent que des facteurs environnementaux, autres que la ressource alimentaire, expliquent la distribution des individus dans un habitat donné. La compétition par exploitation (Messier et al. 1990) ou par interférence (Tregenza et al. 1996), le dérangement (van Gils et al. 2006) ou encore le manque d'information sur la disponibilité de la ressource (Abrahams 1989) peuvent en effet conduire les individus à ne pas toujours exploiter les habitats les plus intéressants. Par ailleurs, des facteurs environnementaux comme la configuration des patches (Said and Servanty 2005) ou des variables météorologiques (Calsbeek and Sinervo 2002) peuvent également dans certains cas expliquer la distribution des individus dans un habitat fragmenté.

Dans notre cas, afin de comprendre la distribution spatiale des flamants dans les salins de Giraud et l'impact des changements de gestion, il est important de savoir si la ressource alimentaire est le seul facteur expliquant la distribution des individus au sein des différents étangs ou si d'autres facteurs environnementaux jouent un rôle important. Ce chapitre utilise des données de comptages des flamants dans les salins avant les changements de gestion pour tester les effets de variables environnementales sur la répartition des effectifs d'individus par étang.

Outre une meilleure compréhension de l'utilisation des salins de Giraud par les flamants, cette étude permettra également d'améliorer la paramétrisation du modèle MORPH dans le Chapitre 5 suivant en ajoutant si nécessaire des paramètres environnementaux régissant la distribution spatiale des flamants dans les salins.

2. Méthodes

Cette étude a été réalisée en deux parties. Nous avons tout d'abord testé l'effet de variables environnementales (la salinité, la forme et la surface de l'étang, des variables météorologiques, le dérangement humain et la distance à l'îlot de reproduction) sur les effectifs de flamants dans les salins. Pour cela nous avons utilisé des données de comptages dans 84 étangs (le 85^{ème} abritant l'îlot de reproduction n'a pas été inclus dans les analyses) durant 18 mois de mai. Des modèles mixtes linéaires généralisés ont été appliqués. Le choix du meilleur modèle s'est fait par le critère d'AIC (Burnham and Anderson 2002).

Dans la seconde partie, nous utilisons un autre jeu de données pour tester l'effet de la densité des deux proies principales des flamants (les artémies et les larves de chironomes; Johnson and Cézilly 2007) sur le nombre de flamants dans un étang. Pour cela nous disposions de comptages et de densités de proies sur 25 étangs échantillonnés à deux reprises (juillet 2011 et 2012). La même méthode statistique a été appliquée (modèles mixtes linéaires généralisés et sélection par AIC). Les variables environnementales présentes dans le meilleur modèle de la première étape ont également été incluses.

3. Résultats et discussion

Lorsque les proies ne sont pas prises en compte (première partie de l'étude), le nombre de flamants dans un étang s'explique par la salinité du bassin, dont le rôle varie en fonction de la surface de celui-ci (**Table IV.4 [Article 4]**). La forme de l'étang a également un effet sur le nombre de flamants, ces derniers étant d'autant plus nombreux dans un étang de forme géométrique simple. Ce résultat s'explique probablement par une vigilance plus aisée dans ce type d'étang et une facilité pour les groupes de flamants à se poser et prendre leur envol.

Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

L'effectif maximum de flamants est trouvé dans la classe de salinité [80;150[g.l⁻¹ et dans une moindre mesure dans la classe [2;80[g.l⁻¹ (**Fig IV.3A [Article 4]**). Or, les étangs de salinité [80;150[g.l⁻¹ sont ceux qui présentent les densités maximales d'artémies. Dans des salins du sud-ouest de l'Espagne par exemple, les artémies représentent 67,6% du nombre total d'invertébrés et 95,5% de la biomasse totale et sont particulièrement présentes dans les étangs de salinités 100 g.l⁻¹ (Sanchez et al. 2006b). Dans les salins de Giraud, on trouve environ 500 fois plus d'artémies (adultes et juvéniles compris) dans les étangs de salinité [80;150[g.l⁻¹ que dans les étangs de salinité [2;80[g.l⁻¹ (Rullmann et al. in prep). De plus, la mesure de la réponse fonctionnelle [**Chapitre 1**] a montré que les flamants avaient plus de facilités à se nourrir de proies dans la colonne d'eau (e.g. artémies) que de proies dans le sédiment (e.g. larves de chironomes). Les flamants présents dans les étangs de salinité [80;150[g.l⁻¹ se nourrissent donc probablement en grande majorité d'artémies. Dans la première classe de salinité, les flamants s'alimentent certainement dans les deux compartiments (colonne d'eau et sédiment). A l'inverse, peu de flamants sont présents dans les classes [150;200[et [200;280[g.l⁻¹ et quasiment aucun n'est trouvé dans la classe de salinité la plus haute ([280;350[g.l⁻¹, **Fig IV.3A [Article 4]**).

Ceci dit, l'interaction indique que le nombre de flamants dans les étangs de salinité [150;200[et [200;280[g.l⁻¹ dépend aussi de leur surface. En effet, une augmentation de la surface de ces étangs entraîne une augmentation du nombre de flamants, même si ces classes de salinité ne sont pas les plus appréciées par l'espèce. Par contre, une augmentation de la taille de l'étang ne semble pas avoir d'effet sur le nombre de flamants si celui-ci correspond déjà aux deux classes de salinité les plus appréciées (à savoir [2;80[et [80;150[g.l⁻¹). Mais cette interaction peut aussi s'expliquer par la méthode de production de sel en plus d'un choix actif des flamants. Du fait de la méthode de production, les étangs les plus grands sont aussi les moins salés car les plus proches de la mer alors que la surface des étangs diminue au fur et à mesure du processus de concentration de sel, les étangs les plus petits étant donc également les plus salés.

Ainsi, dans ces derniers étangs (dernière classe de salinité : $[280;350[\text{ g.l}^{-1}$) qui combinent faible surface et forte salinité, peu de flamants sont présents.

Dans la seconde partie de l'étude, lorsque les densités d'artémies et de chironomes sont incluses (en plus de l'interaction entre la surface et la salinité et des effets additifs : surface, salinité et forme de l'étang), seules la densité d'artémies et la surface de l'étang sont retenues dans le meilleur modèle. Par ailleurs, la gamme de salinité dans laquelle le maximum de flamants est trouvé ($[80;150[\text{ g.l}^{-1}$) est aussi celle où l'on trouve le maximum d'artémies (Britton et Johnson 1987 et Rullmann et al. in prep). La salinité pourrait donc être un bon proxy pour inférer le nombre d'artémies présentes dans un étang et donc le nombre de flamants.

4. Conclusion

Cette étude apporte des résultats nouveaux quant à l'utilisation des salins par les flamants. La première partie de l'analyse montrant un effet de la forme de l'étang et de la salinité en fonction de la surface du bassin, laisse supposer que des variables autres que la ressource alimentaire expliquent la distribution des flamants dans les salins. Ceci dit, lorsque les densités d'artémies et de chironomes sont incluses, seules la surface et les artémies expliquent la distribution des flamants. Cependant, seules 47 observations ont été utilisées pour cette seconde analyse (contre 999 pour la première). Cela pourrait expliquer l'absence des effets de la forme de l'étang et de l'interaction entre la surface et la salinité des étangs. Dans ce cas, la densité d'artémies pourrait ne pas être la seule variable expliquant la distribution des flamants dans les salins. Mais il serait également intéressant de quantifier les effets de compétition au sein des groupes de flamants en alimentation, paramètres actuellement très peu connus chez le flamant rose (Johnson et Cézilly 2007), et qui pourraient contribuer à expliquer leur distribution, notamment dans les salins.

Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux
sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

II. [Article 4] Salinity, pond morphology and *Artemias* densities as main predictors of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) distribution in the saltpans of Salin-de-Giraud

Anne Sophie Deville^{1,2}, Manon Annetin¹, Arnaud Béchet¹, Jean Paul Rullmann¹, Michel Gauthier-Clerc^{1,4}, David Grémillet^{2,3} and Patrick Grillas¹

¹Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

³FitzPatrick Institute, DST/NRF Centre of Excellence, University of Cape Town, Rondebosch 7701, South Africa

⁴Département Chrono-Environnement, UMR UFC/CNRS 6249 USC INRA, Université de Franche-Comté, Besançon, France

Abstract

- 1- Understanding habitat use by wild populations is essential to manage habitats and improve biodiversity conservation.
- 2- Commercial saltpans are important areas for waterbirds, providing food supply and shelter. In the Mediterranean basin, economic constraints have led saltpans companies to decrease their activity, jeopardising the particular biodiversity of these habitats.
- 3- The saltpans of Salin-de-Giraud (Camargue delta, Southern France) is one of the most important breeding site for the Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*). During the breeding period, flamingos take advantage of the high quantities of *Artemias* (*Artemia*

spp.) in the saltpans. Flamingos can also forage on Chironomid larvae, present in most ponds in the Camargue.

- 4- Salt production has recently ceased over half of the surface area and new industrial projects are under study for the area still active. As an initial step in attempting to understand how to anticipate changes in the saltpans management, we assessed the effects of environmental variables on the flamingos use of the saltpans of Salin-de-Giraud through two analysis.
- 5- We first analysed the effect of pond salinity, pond morphology, human disturbance and meteorological variables on flamingos distribution in the ponds (n= 84) during 17 months of May before recent management changes (n=999). In a second analysis we assessed the effect of *Artemias* and Chironomid larvae densities on flamingos distribution using invertebrates samples in July 2011 and 2012 in 25 ponds, after management changes (n=47). We also considered all significant variables from the previous analysis.
- 6- Pond salinity, pond area and pond morphology appeared to be the main environmental factors explaining flamingos distribution in the whole saltpans. Flamingos preferred simple shaped and large ponds with a salinity ranging from 2 to 150 g.l⁻¹.
- 7- When adding *Artemias* and Chironomid larvae densities, the best model only considered *Artemias* density and pond area. *Artemias* seem thus to be more important for flamingos foraging in the saltpans during summer than Chironomid larvae. Moreover, the salinity class where the highest *Artemias* density is found matched the salinity class where the maximum number of flamingos was recorded ([80; 150[g.l⁻¹). Salinity is thus a relative good proxy to infer flamingos distribution in the saltpans when data on prey are scarce.
- 8- If the saltpans mutations involve decrease in pond salinity, our results show potential negative impacts on foraging flamingos. Restoring salt ponds to natural wetlands should thus proceed with caution to avoid loss of flamingos numbers in the saltpans of Salin-de-

Giraud. Management recommendations include maintaining ponds of varying salinities to allow flamingos foraging within a large salinity range and *Artemias* development in higher salinities.

- 9- Our results may thus be helpful since they provide information on habitats that are valuable for flamingos in a saltpan habitat. Hence, this information can also be valuable for other abandoned saltpans in the Mediterranean region.

Key words

Artemias spp., pond salinity, pond morphology, aquatic invertebrates, conservation, wetlands

Introduction

Industrial activities generally have major negative impacts on natural land, being one of the prime responsible of biodiversity loss (Sala 2000). The saltpan industry (solar salt ponds or salinas) is an exception to this general pattern as saltpans may accommodate a high avian biodiversity attracted by predictable water levels and high quantities of aquatic invertebrates providing food resource (Britton and Johnson 1987). Moreover, saltpans are generally large and quiet habitats, suited for waterbirds nesting and roosting (Rufino et al. 1984, Velazquez 1993, Masero and Pérez-Hurtado 2001). Therefore, saltpans buffer the effects of natural hydrological stochasticity and constitute a buffer area for waterbirds against the impact of natural habitat loss (Masero, 2003; Béchet et al., 2009).

However, in recent years, the economical context has lead to an important decrease in salt production in developed countries. In the Mediterranean basin for instance, more than half of saltpans has been abandoned since the last 50 years (Lopez et al. 2010, Rufino and Neves, 1992; Sadoul et al. 1998). Abandonment, or reconversion to other uses such as algae production

or hunting, are likely to cause profound biodiversity changes by altering the hydrological functioning and particular environmental conditions that support wildlife.

The saltpans of Salin-de-Giraud in the Camargue (Rhône delta, Southern France, **Fig. IV.1**) used to be the largest saltpans in Europe with >11 000 ha dedicated to salt production. These saltpans support large populations of breeding and migratory waterbirds (Britton and Johnson 1987; Sadoul et al. 1998) and are one of the most important and regular Mediterranean breeding site for the emblematic Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*; hereafter 'flamingos', Johnson and Cézilly 2007). Since 1974, an average of 10 500 pairs have been nesting there each year (except in 2007). Flamingos take advantage of the high densities of aquatic invertebrates in the saltpans, particularly Brine shrimps (*Artemias spp.*, hereafter *Artemias*) during the breeding season. *Artemias* is one the rare invertebrate which can live over almost the entire salinity range (from 35 to 300 g.l⁻¹) but they boom between 80 and 200 g.l⁻¹ (Rullmann, unpublished data). Chironomid larvae are also an important alternative prey that flamingos can find in the sediment of freshwater and brackish ponds (Britton et al. 1986; Britton and Johnson 1987). Nevertheless, flamingos could be less efficient when feeding on prey in the sediment (i.e. insects larvae as Chironomids larvae) than on prey in the water column (e.g. *Artemias*, Deville et al. 2013), strengthening the importance of the high quantities of *Artemias* in saltpans.

In 2009, the the owner of the saltpans of Salin-de-Giraud decreased its salt production and sold around half of the surface (~ 5,500 ha) to the Conservatoire du Littoral (the French coastal protection agency, Béchet et al. 2012). Additionally, the future of the saltpans still active remains uncertain and other industrial activities are under study to replace salt harvesting (e.g. solar panel or fish farms, algae production; Béchet et al. 2009, 2012). The area sold to the Conservatoire du Littoral (hereafter 'the former saltpans'), which includes the flamingo's breeding site (**Fig. IV.1**), now undergo natural water flooding depending on rainfall and natural sea water entrances. However, some ponds can be temporally filled up with fresh water. All

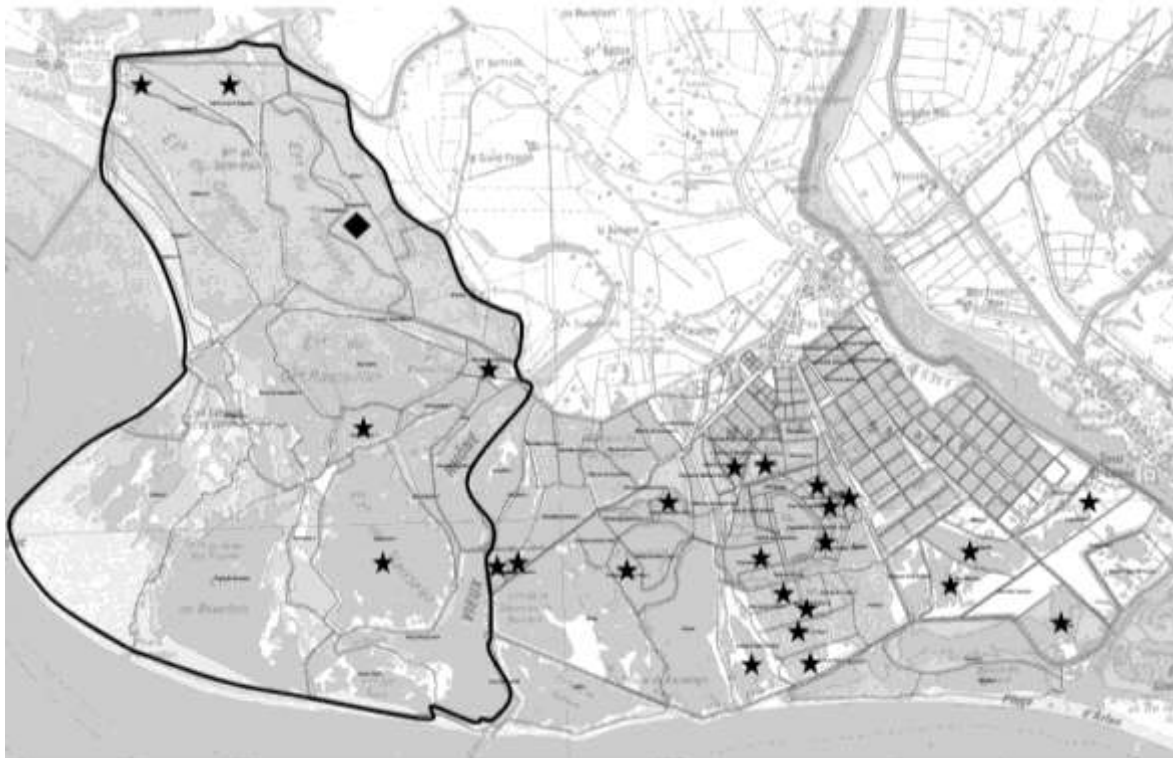
Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

these management changes can have consequences on the aquatic invertebrate communities in the saltpans and thus on food availability and quality for flamingos.

Understanding the possible impacts of these changes on flamingo dynamics is essential to adapt management in the former saltpans but also to anticipate future changes in the active saltpans. In this paper, we aim at explaining flamingo distribution in the saltpans of Salin-de-Giraud. To this purpose we performed two analyses using two distinct data sets. We first assessed the effects of environmental variables, such as pond salinity, pond morphology, human disturbance and meteorological factors on flamingo distribution in the whole saltpan. Second we assessed the effects of flamingos' main prey densities (i.e. *Artemias* and Chironomid larvae) using invertebrates sampling in a portion of the saltpans.

Figure IV.1. Location and survey ponds in the saltpans of Salin-de-Giraud.

Ponds surrounded in black belong to the salt pan Company and are still active. Ponds surrounded in grey are the former salt pans. Stars show the 25 ponds where invertebrates were sampled. The diamond shows the flamingo breeding site.



Material and Methods

1. Data set 1: effect of pond morphology, meteorological parameters and human disturbance on flamingo distribution in the saltpans of Salin-de-Giraud

Since 1991, the number of flamingos has been counted in May on each of the 84 ponds of the saltpans of Salin-de-Giraud (excluding salt tables too salty to attract birds, salinity >380 g.l⁻¹; Johnson and Béchet, unpublished data, **Fig. IV.1**). May being the peak of egg-laying, it is an important period for the breeding output of the species (Johnson and Cézilly 2007). The data set thus consists in 17 years of exhaustive counts (n=999) made from the ground from 1991 to 2008 (i.e. before the management changes consecutive to the purchase of part of the saltpans by the Conservatoire du Littoral). For each monitoring session, the three following climatic variables were recorded at the Tour du Valat meteorological station, at 15 km from the saltpans of Salin-de-Giraud: wind speed, air temperature and rainfall (**Table IV.1**). As ponds salinity is controlled and readjusted each day for salt production, rainfall considered was those fell the day of the flamingos count and not the rainfall accumulated some days before. Each pond salinity class was provided directly by the salt company as]2; 80],]80; 150],]150; 200],]200; 280] or]280; 350] g.l⁻¹. As we studied flamingos' distribution when the saltpans management was controlled for salt harvesting, we assumed that each pond had the same salinity during all the study period.

Pond area, and the distance of the pond from the flamingo's breeding site were determined using GIS tools. Pond morphological surface index (MSI) was chosen to represent the morphology of ponds. The nearest this index is from 1 the more regular is the shape of the pond. We did not incorporate water depth due to the extreme variability of this parameter in the saltpans of Salin-de-Giraud. Moreover, water depth is not a limited factor for flamingos foraging in the saltpans of Salin-de-Giraud as the mean maximum depth is ~45 cm (Salin-de-Giraud salt company, pers. comm.) and flamingos can also dive to feed (even if this is not their most common foraging behaviour, Johnson and Cézilly 2007).

Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

We considered two potential sources of disturbance. First, the disturbance caused by the proximity to the village of Salin-de-Giraud. For that we defined a 'disturbance index' characterized by the distance from the center of the pond to the center of the village. Second, we considered the disturbance due to dykes surrounding ponds frequently used by motor vehicles. The disturbance impact of traffic was taken into account by considering a 50 meters buffer area around the dykes, corresponding to a hypothetical escape distance for flamingos. Then, assuming that flamingos should not use this 50 meters strip along these dykes, we calculated the 'usable area' of each pond as the total area of the pond minus the area of the buffer zone. All environmental variables were calculated using the ArcGis software (Environmental Systems Research Institute, 2008, ArcGis Version 9.3).

Table IV.1. Predictor environmental variables included in models to explain the number of flamingos in the saltpans of Salin-de-Giraud.

Parameters group	Parameter	Name in models	Description
Meteorological parameters	Rainfall	rain	
	Temperature	temp	
	Wind speed	wind	
Disturbance	Disturbance index	dist.SdG	Distance to the Salin-de-Giraud village
	Usable area	usable.area	The disturbance due to frequently used dykes along ponds was defined considering a 50 meters buffer area around these roads, corresponding to a hypothetical escape distance for flamingos. Then, assuming that flamingos should not use this 50 meters strip along these dykes, the 'usable area' of each pond was calculated as the total area of the pond minus the area of the buffer zone.
Pond morphology	Pond shape	MSI	The complexity of the pond shape was determined by calculated the Mean Shape Index. The nearer from 1 is this index the more regular is the pond.
	Area	area	
Salinity	Salinity	salt	Salinity class
Ponds distance to the colony	Distance from pond to the breeding site	dist.colony	

Table IV.2. Interactions included in the Generalized Lineal Mixed Models to explain the number of flamingos in the saltpans of Salin-de-Giraud.

Interaction	Description
area:salinity	Interaction tested for two reasons. First because of a bias due the mode of saltpans management: the biggest ponds are also the less salty because closer to the sea and at the beginning of the salt concentration process. To the opposite, the smaller ponds are also the saltiest ones because the last ones within the salt concentration process.
area:MSI	Are the biggest ponds the more complex ones?
area:wind.speed	Do flamingos prefer smaller sized pond when it is windy to protect from the wind?
area:distance.colony	Is the pond area less important for flamingos when they are closer to the breeding pond?
MSI:wind.speed	Do flamingos prefer complex shaped ponds when it is windy to protect from the wind?
rain:salinity	Does salinity decrease with rain?

2. Data set 2: effect of *Artemias* and Chironomid larvae densities on flamingos distribution in the salt pans of Salin-de-Giraud

Artemias and Chironomid larvae were sampled in 25 ponds of the salt pans in July 2011 and 2012 (**Fig. IV.1**). These ponds were chosen to be representative of the five salinity classes ([2; 80],]80; 150],]150; 200],]200; 280] and]280; 350] g.l⁻¹). Two of these ponds were located in the former salt pans. July correspond to the middle of the salt production period (which runs from March to September) when environmental conditions are stable (Britton and Johnson 1987). At this date invertebrates communities are well developed and are likely to be essential food resources for breeding flamingos feeding their chick (Johnson and Cézilly 2007).

The number of flamingos in the sampled ponds was counted before each invertebrates sampling. For each pond, we selected four points distant from 34 to 882 meters (depending of the pond area) distributed along a transect. On each point, we collected zooplankton by filtering water (between 10 l L and 100 L, depending on the water level) using a five litres beaker and a mesh sieve (65 µm). Benthic invertebrates were sampled using a core sampler (Ø 7cm, depth: 5 cm). All invertebrates samples were then stored in ethanol (70%) before determination. Salinity (in g.l⁻¹) was measured on two points out of the four, one in the periphery and another in the center of the pond. A previous study carried on six ponds showed no significant variation of salinity within each pond (Wilcox test, $p > 0.07$).

We counted the number of *Artemias* and Chironomid larvae using a binocular magnifying glass after sieving the sediment sample on a 0.5 millimetres sieve (corresponding to the majority of prey size eaten by flamingos; Jenkin, 1957). For Chironomids, whenever too much inorganic material remained, or the sample was too large, subsampling was implementing following the procedures developed by Cuffney et al (1993). In the same way, when the number of *Artemias* per sample was higher than 200 individuals, they were counted by sub-sampling using a grid of 8x8 lines and counting 30% of the grid. Densities were expressed in number of individuals per litre. For *Artemias*, only adults and juveniles were considered as most nauplii measured between

0.2 and 0.5 mm (Léger et al. 1987; Rullmann et al. in prep). Adult *Artemias* accounted for ~50% of the total adult and juvenile *Artemias* number in samples. As *Artemias* and Chironomid larvae biomass are similar (**Table IV.3**), we chose to consider the number of prey per liter and not their biomass.

Table IV.3. Dry weight of adult and juvenile *Artemias* and of Chironomid larvae based on length-dry mass relationship.

	Prey type	Mean length (mm)	Dry weight (mg)	Reference
<i>Artemias</i>	Adult	9.50	0.95	Léger et al. 1986
	Juvenile	6.00	0.10	Dhert et al. 1993
	Mean Adult & juveniles		0.53	
Chironomid larvae		8.4	0.54	Mackey 1977 Cummins and Wuycheck 1971

3. Statistical analyses

Data set 1: effect of pond morphology, meteorological parameters and human disturbance on flamingo distribution in the saltpans of Salin-de-Giraud (n=999)

To account for the hierarchical structure of our data, with overabundance of zeros in counts and the potential for spatial autocorrelation, we used Generalized Linear Mixed Effects Modeling with a zero-inflated negative binomial distribution family (GLMM, package glmmADMB in R statistical software, R Development Core Team, 2012). GLMM accounts for the simultaneous dependencies within hierarchical groups (i.e. here ponds) through the introduction of random effects and the overabundance of zeros in counts (i.e. zero inflation`, Pinheiro and Bates 2000,

McCulloch et al. 2001, Zuur et al. 2009). The lack of temporal and spatial independence between ponds (i.e. autocorrelation) was accounted by including ponds and dates as random effects (with 'ponds' nested in 'date'; Zuur et al., 2009). We modeled flamingo numbers as a function of the nine fixed variables (**Table IV.1**) and tested six biologically relevant interactions (**Table IV.2**).

As a first step, we performed a multiple linear regression analysis to test colinearity between the nine variables (**Table IV.1**). A colinearity was detected only for the variables 'usable area' and 'pond area' ($R= 0.99$ between both variables and $R<0.5$ for all others linear regressions). They were thus considered independently in the models.

We used the Automatic Differentiation Model Builder (glmmADMB) package in R (Lang et al. 2010) which accounts for over-dispersed data with an excess of zeros (McCulloch et al. 2001). The global model consisted of all predictor variables and the six biologically relevant interactions. We used the Akaike Information Criterion (Burnham and Anderson, 2002) as a relative comparable measure of goodness of fit among models. Due to the numerous possible combinations of models and the computational time required, we did not fit all possible models but did a backward stepwise model selection. We started with the global model and excluded each predictor when the AIC of the simpler model was better. If necessary, a model averaging approach using AIC to estimate weights was also investigated for models with a $\Delta AIC < 2$ (Johnson and Omland 2004). We removed all counts from the breeding pond as its attractiveness for flamingos is clearly due to the presence of the breeding island. The fixed effects retained from the best model were plotted using the package `coefplot2` in R, adapted for GLMMadmb fits (following Bolker et al. 2009).

Counts from 2008 were kept apart for cross validating the best model. Cross validation was based on a comparison between predictions from the best model and flamingos counts from 2008. The quality of the cross validation was determined examining the regression's statistic parameter R^2 .

Data set 2: effect of Artemias and Chironomid larvae densities on flamingos distribution in the saltpans of Salin-de-Giraud (n=47)

In a second step, we fitted GLMMs on counts of flamingos in the 25 sampled ponds and considered *Artemias* and Chironomid larvae densities as fixed effects in addition to all significant variables from the previous analysis. We used a Poisson distribution for the error term and considered ponds and date as random effects. Models were selected based on Akaike Information Criterion with adjustment for small sample sizes (Burnham and Anderson, 2002). Model selection was based on a backward stepwise procedure. If necessary, a model averaging approach using AIC to estimate weights was also investigated for models with a $\Delta AIC < 2$.

Results

Data set 1: effect of pond morphology, meteorological parameters and human disturbance

Flamingos counts in our study ranged from 0 at several ponds up to 2,200 with an average of 90 ± 211 (SE). Three models were equivalent to describe the data (models 1, 2 and 3: $\Delta AIC < 2$; all others models $\Delta AIC > 2$; **Table IV.4**). These models retained the effects of pond area, salinity, MSI and the interaction between pond area and salinity. Model 1 considered also an additional effect of rain and model 3 considered two additional effects: rain and wind speed. However, model averaging methods showed a low support for the effects of rain and wind speed ($p > 0.05$, see **Table IV.5**).

We did not detect any effect of human disturbance (proximity to frequently used dykes or to the Salin-de-Giraud village) or distance to the colony. MSI negatively affected the number of flamingos ($\beta = -0.21 \pm 0.096$, **Fig. IV.2** and **IV.3B**), indicating that flamingos prefer ponds with simple shapes. Pond salinity affected flamingo numbers in a non linear way (**Fig. IV.2** and **IV.3A**). Flamingos are more numerous ($49.6 \pm 23.1\%$) in ponds of salinity class ranging from 80

to 150 g.l⁻¹ and in a lesser extent in ponds of salinity ranging from 2 to 80 g.l⁻¹ (34.9 ±17.2%). To the contrary, they are nearly absent in ponds with a high salinity ranging from 200 to 350 g.l⁻¹.

The significant interaction between salinity class and pond area showed that the increase in flamingos number with pond area depended on the pond salinity class. Indeed, the number of flamingos always increased with pond area whatever the salinity classes, except for the extreme one ([280;350[g.l⁻¹, however, the standard error is quite high: $\beta = -8.00 \pm 5.63$, **Fig. IV.2**). The increase of flamingos with pond area was higher in ponds with salinity classes corresponding to those where we found the lowest number of flamingos ([150;200[and [200;250[g.l⁻¹; **Fig. IV.2** and **IV.3A**). To the contrary, in the two favorite salinity classes ([2;80[and [80;150[g.l⁻¹), pond area influences little if any the number of flamingos.

Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

Table IV.4. Forward step-wise models selection obtained from Generalized Lineal Mixed Models to explain the number of flamingos in the saltpans of Salin-de-Giraud.

The model in bold is the best model. K corresponds to the number of parameters. All environmental variables are explained in Table IV.1. (n=999)

Model number	Model	K	Deviance	AIC	ΔAIC	AIC weight (%)
1	salinity+rain+MSI+area+area:salinity	16	7 253.27	7285.82	0	0.28
2	salinity+MSI+area+area:salinity	15	7 255.49	7285.98	0.16	0.26
3	salinity+rain+wind.speed+MSI+area+area:salinity	17	7 252.96	7287.58	1.76	0.12
4	salinity+area+area:salinity	14	7 260.31	7288.74	2.92	0.07
5	salinity+rain+MSI+usable.area+usable.area:salinity	16	7 256.95	7289.5	3.68	0.05
6	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+MSI+area+area:salinity	18	7 252.84	7289.54	3.72	0.04
7	salinity+MSI+usable.area+usable.area:salinity	15	7 259.17	7289.66	3.84	0.04
8	salinity+rain+wind.speed+MSI+usable.area+usable.area:salinity	17	7 256.64	7291.26	5.44	0.02
9	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+MSI+area+area:salinity	19	7 252.52	7291.3	5.48	0.02
10	salinity+usable.area+usable.area:salinity	14	7 263.47	7291.9	6.08	0.01
11	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+MSI+area+temp+area:salinity	20	7 251.12	7291.98	6.16	0.01
12	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+MSI+area+temp+area:salinity+MSI:wind.speed	21	7 249.23	7292.18	6.36	0.01
13	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+area+area:salinity	18	7 256.00	7292.7	6.88	0.01
14	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+MSI+usable.area+usable.area:salinity	18	7 256.52	7293.22	7.4	0.01
15	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+MSI+area+temp+area:salinity+wind.speed:area+MSI:wind.speed	22	7 248.36	7293.4	7.58	0.01
16	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+MSI+area+temp+area:salinity+wind.speed:area	21	7 250.75	7293.7	7.88	0.01
17	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+MSI+area+temp+area:MSI+area:salinity+wind.speed:area+MSI:wind.speed	23	7 246.69	7293.82	8	0.01
18	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist.SdG+MSI+area+temp+area:MSI+area:salinity+MSI:wind.speed+area:dist.colony	23	7 247.19	7294.32	8.5	0.00

**Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux
sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud**

19	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+area+temp+area:salinity+ wind.speed:area+MSI:wind.speed+ area:dist.colony	23	7 247.59	7294.72	8.9	0.00
20	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+area+area:MSI+area:salinity +wind.speed:area+MSI:wind.speed+ area:dist.colony	23	7 247.73	7294.86	9.04	0.00
21	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+usable.area+ usable.area:salinity	19	7 256.16	7294.94	9.12	0.00
22	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+area+temp+area:MSI+ area:salinity+wind.speed:area+MSI:wind.sp eed+area:dist.colony	24	7 246.31	7295.54	9.72	0.00
23	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:salinity	20	7 254.78	7295.64	9.82	0.00
24	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+usable.area+ usable.area:salinity	18	7 259.20	7295.9	10.08	0.00
25	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist. SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:salinity+MSI:wind.speed	21	7 253.01	7295.96	10.14	0.00
26	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist. SdG+MSI+area+temp+area:MSI+ area:salinity+wind.speed:area+ area:dist.colony	23	7 248.85	7295.98	10.16	0.00
27	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:salinity+ wind.speed:usable.area+MSI:wind.speed	22	7 252.02	7297.06	11.24	0.00
28	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:salinity+wind.speed:usable.a rea	21	7 254.31	7297.26	11.44	0.00
29	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist. SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:MSI+usable.area:salinity+wi nd.speed:usable.area+MSI:wind.speed	23	7 250.63	7297.76	11.94	0.00
30	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist. SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:MSI+usable.area:salinity+MS I:wind.speed+usable.area:dist.colony	23	7 251.21	7298.34	12.52	0.00
31	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist. SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:salinity+wind.speed:usable.a rea+MSI:wind.speed+ usable.area:dist.colony	23	7 251.25	7298.38	12.56	0.00
32	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist. SdG+MSI+usable.area+usable.area:MSI+ usable.area:salinity+ wind.speed:usable.area+MSI:wind.speed+ usable.area:dist.colony	23	7 251.61	7298.74	12.92	0.00
33 <i>(glo</i>	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+usable.area+temp+	24	7 250.23	7299.46	13.64	0.00

**Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux
sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud**

<i>bal</i>	usable.area:MSI+usable.area:salinity+					
<i>mo</i>	wind.speed:usable.area+MSI:wind.speed+					
<i>del</i>	usable.area:dist.colony					
34	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG +MSI+area+temp	16	7 267.11	7299.66	13.84	0.00
35	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:MSI+usable.area:salinity+ wind.speed:usable.area+ usable.area:dist.colony	23	7 252.65	7299.78	13.96	0.00
36	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+dist. SdG +MSI+usable.area+temp	16	7 271.11	7303.66	17.84	0.00
37	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+area+temp+area:MSI+ wind.speed:area+MSI:wind.speed+ area:dist.colony	20	7 263.34	7304.2	18.38	0.00
38	salinity+rain+wind.speed+dist.colony+ dist.SdG+MSI+usable.area+temp+ usable.area:MSI+wind.speed:usable.area +MSI:wind.speed+ usable.area:dist.colony	20	7 267.40	7308.26	22.44	0.00
39	null model	3	7 362.36	7368.38	82.56	0.00

Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux
sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

Table IV.5. Model averaging on the three best models obtained from Generalized Lineal Mixed Models to explain the number of flamingos in the saltpans of Salin-de-Giraud.

Effect	Estimate	SE	<i>p</i>
Intercept	4.3	0.54	<0.05
salinity [150;200[-0.64	0.54	0.36
salinity [200;280[-2.05	0.7	<0.05
salinity [280;350[0.031	0.51	0.98
salinity [80;150[0.011	2.22	0.97
Rain	-0.05	0.35	0.11
MSI	-0.21	0.09	0.029
pond area	0.32	0.08	<0.05
salinity [150;200[: pond area	0.96	0.88	0.28
salinity [200;280[: pond area	2.63	0.81	0.0012
salinity [280;350[: pond area	-8.00	5.63	0.16
salinity [80;150[: pond area	0.30	0.16	0.063
wind speed	-0.08	0.15	0.62

Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

Figure IV.2. Estimates (\pm SE and \pm 95% confidence interval) of the effects retained in the best model in the 84 ponds of the saltpans of Salin-de-Giraud saltpans in the Camargue from 1991 to 2007.

(May 2008 was kept apart for cross-validation)

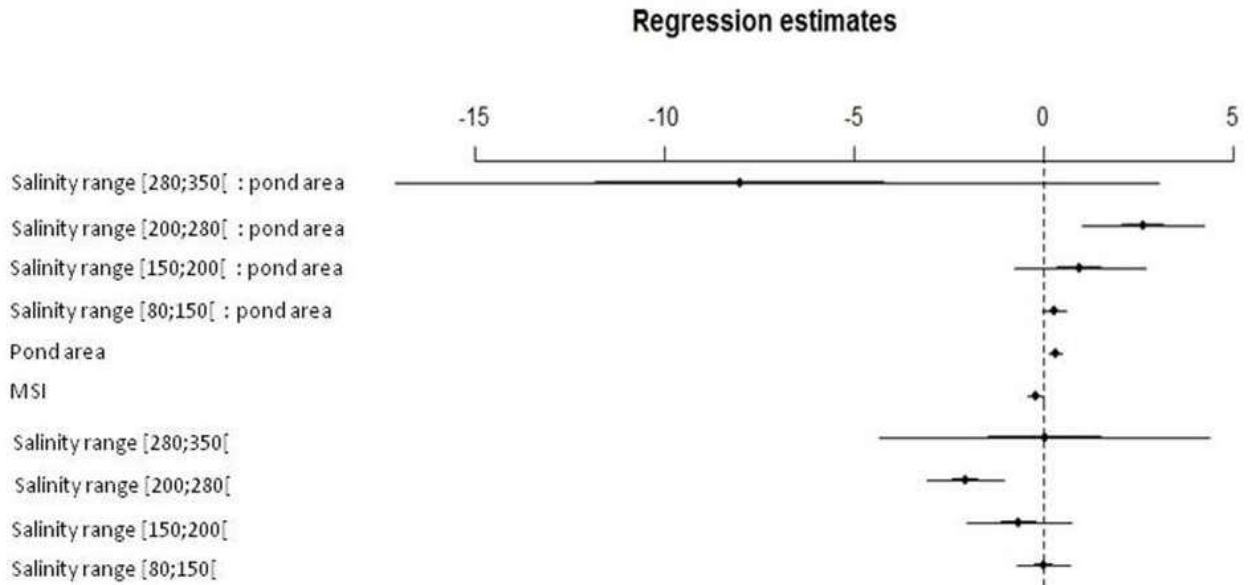
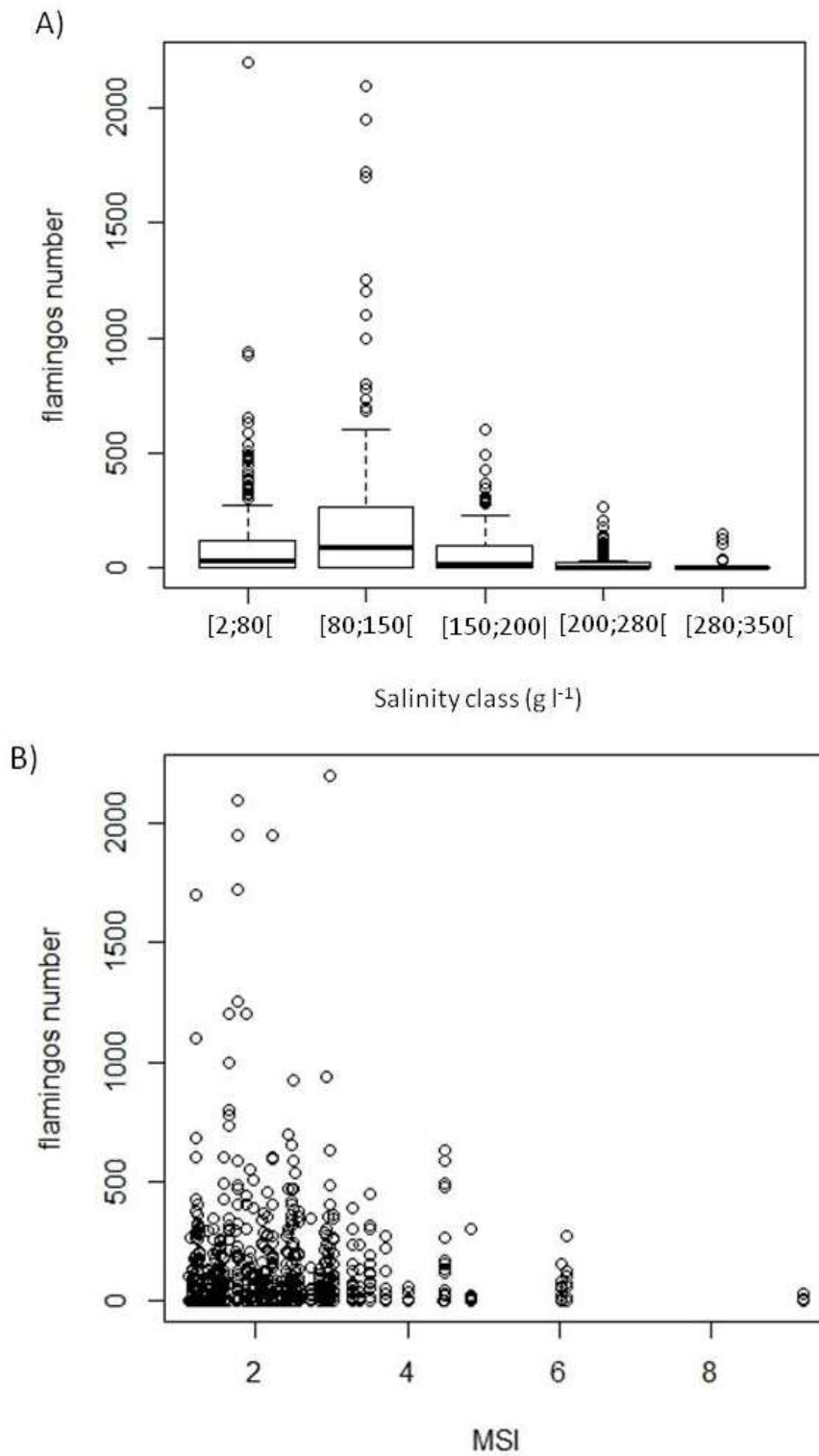


Figure IV.3. Flamings number in function of the salinity class (A) and the MSI (B).

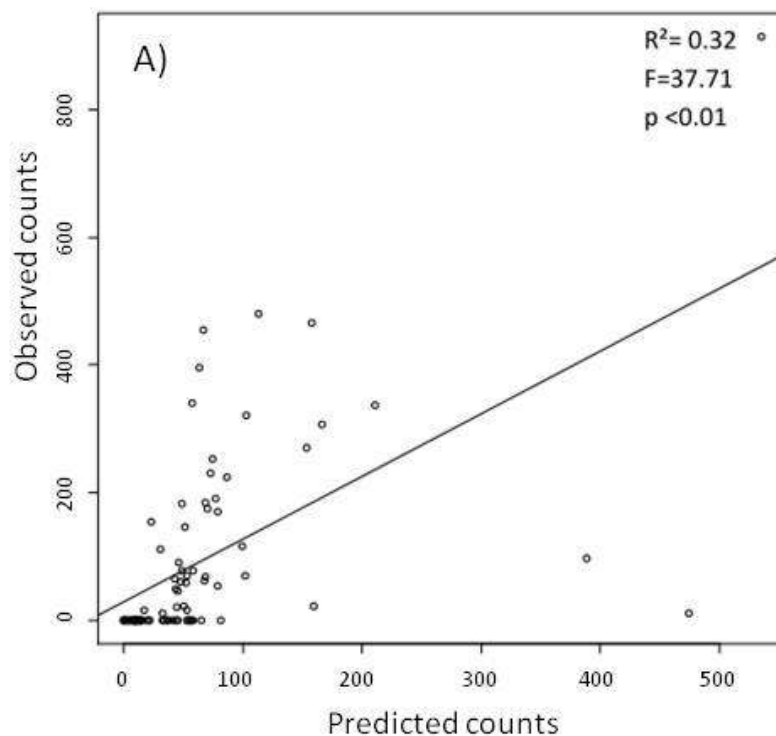


Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

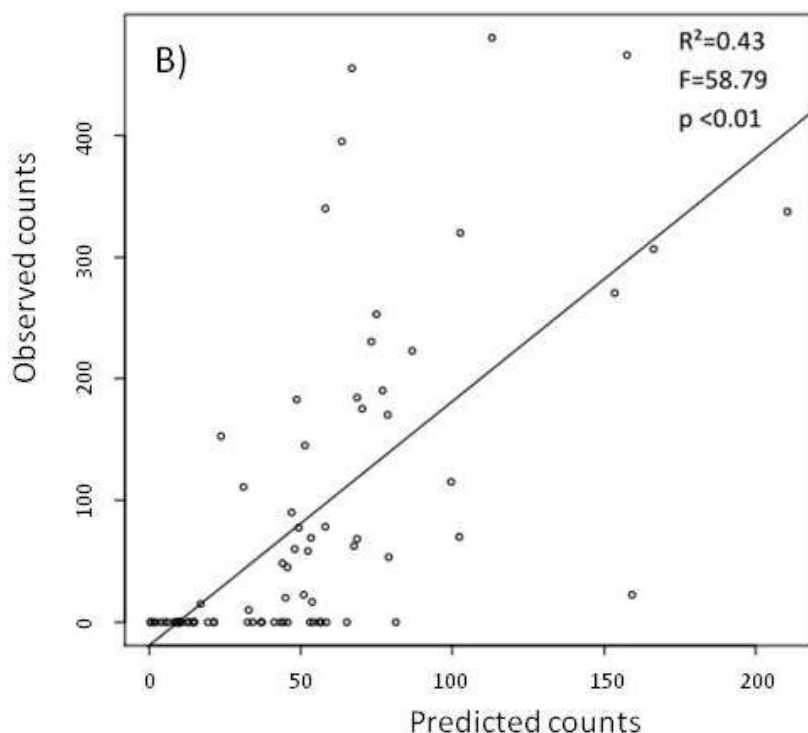
Model 2 was used for the model cross-validation procedure as it did not retain the rain effect. The regression's statistic parameter R^2 was equal to 0.32 ($p < 0.01$, **Fig. IV.4A**). As we observed an increase of the dispersion for counts over 250, removing predicted data for flamingos counts superior to 250 individuals increased the R^2 to 0.43 ($p < 0.01$, **Fig. IV.4B**).

Considering the strong positive relationship between the number of flamingos and pond area, we repeated the same analysis for flamingos density instead of flamingos counts and removed pond area from the fixed effects. The same variables were retained in the best model. However, the cross validation was not as successful as for the model with flamingos counts and pond area in fixed effect. Therefore, all following analyses were done on the number of flamingos per pond rather than on their density.

Figure IV.4. Model cross-validation using counts data from May 2008.



Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud



Plots represent the observed number of flamingos in 2008 against the predicted number by the best model. A) for all the predicted counts ($n=84$), B) for the predicted counts under 250 flamingos ($n=81$).

Data set 2: effect of Artemias and Chironomid larvae densities

We considered model 2 for this second analysis. When *Artemias* and Chironomid larvae densities were added to the best model from the previous analysis, only *Artemias* density and pond area were conserved in the best model ($AICc > 2$; **Table IV.6**). Hence, the number of flamingos was positively related to the density of *Artemia* ($\beta=0.000612 \pm 0.00$) and by pond area ($\beta=1.49 \pm 0.23$). The best model explained 11% of the variance.

Chapitre 4: Effets des paramètres environnementaux
sur la distribution des flamants dans les salins de Giraud

Table IV.6. Model selection assessing the effect of *Artemias* and Chironomid larvae densities, pond shape, pond salinity and the interaction between pond area and pond salinity on the distribution of Greater flamingos in 25 ponds in the salt pans of Salin-de-Giraud.

(n=47). The model in bold is the more parsimonious. K corresponds to the number of parameters.

Model	K	Deviance	AICc	ΔAICc	AICc weight (%)
area+<i>Artemia</i> density	5	333.49	344.96	0.00	0.74
area+ <i>Artemia</i> density+Chironome density	6	333.17	347.27	2.31	0.23
salinity+area+ <i>Artemia</i> density+Chironome density	11	323.74	353.28	8.32	0.01
salinity+MSI+area+ <i>Artemia</i> density+Chironome density	12	321.44	354.62	9.66	0.01
Area	4	347.80	356.75	11.79	0.00
salinity+MSI+area+ <i>Artemia</i> density+Chironome density + area:salinity	16	308.10	358.23	13.27	0.00
<i>Artemia</i> density + Chironome density	5	347.38	358.84	13.89	0.00
area+Chironomes density	5	347.53	358.99	14.04	0.00
<i>Artemia</i> density	4	353.25	362.21	17.25	0.00
Chironomes density	4	356.39	365.34	20.39	0.00
null model	2	368.91	373.18	28.23	0.00

Discussion

Our study provides new insights into the use of commercial salt pans by flamingos. Owing to our results, flamingos prefer large and simple shaped ponds with low and intermediate salinities (from 2 to 150 g.l⁻¹). Larger ponds tend to be used more than smaller ones by flamingos. This result was also observed in numerous studies for most waterbirds species for instance, in the the Odiel salt pans (Sanchez et al. 2006b) and in the mid-atlantic region (Erwin et al. 1991). Simple shaped and large ponds may facilitate take off and vigilance (Takekawa et al. 2006).

The maximum number of flamingos was found for salinities ranging from 80 to 150 g.l⁻¹ and in a lesser extent from 2 to 80 g.l⁻¹. The maximum density of *Artemias* is found in salinities in the range of 80 to 150 g.l⁻¹ (Rullmann et al. in prep), suggesting that flamingos distribution match variations of *Artemias* density. This is corroborated by the results from our second analysis, where only *Artemias* density and pond area were retained in the best model. A similar result was also found between feeding waders and biomass of invertebrates in the Odiel salt pans (Spain, Sanchez et al. 2006b). Moreover, as Chironomid larvae density was not retained in the best model, *Artemias* are certainly a more important prey for flamingos feeding in the salt pans than Chironomids, at least in summer. This result is in accordance with another study showing that flamingos are more efficient and get higher energy when feeding on prey in the water column such as *Artemias* than on prey in the sediment such as Chironomid larvae (Deville et al. 2013). Furthermore, the maximum density of *Artemias* is found in the salinity class where we also found the maximum number of flamingos (i.e. salinity ranged from 80 to 150 g.l⁻¹, Rullmann et al. in prep). *Artemias* density could thus be a good predictor of flamingo distribution and numbers in the salt pans of Salin-de-Giraud in summer and salinity can be used as a relative good proxy of flamingo main food resource in summer (i.e. *Artemias*) for future analyses.

However, there are statistical limits to this last analysis since we used only 25 observations repeated two months (July 2011 and 2012). This could also be a reason for the

absence of the other significant effects in the first analysis (salinity, MSI and the interaction between salinity and pond area). Therefore, *Artemias* density was probably not the only variable affecting the number of flamingos in the salt pans. Pond area and to a lesser extent MSI are also important factors.

Two non exclusive factors can explain the significant interaction found between salinity and pond area on the number of flamingos. First, this interaction could be explained by a flamingos active choice. The increase of flamingos with the area of ponds was less important for the optimum class of salinity [80;150[g.l⁻¹ compared to the classes [150;200[g.l⁻¹ and [200;280[g.l⁻¹, suggesting that flamingos would be less influenced by area when salinities are optimal for *Artemias* (**Fig. IV.2**). To the contrary, flamingos number is higher in large ponds with non optimal salinity (i.e. [150;200[g.l⁻¹ and [200;280[g.l⁻¹). Hence, pond area could have a more important impact than salinity when this latter is not optimal. However, for the highest salinity range ([280;300] g.l⁻¹, the number of flamingos did not increase with pond area (**Fig. IV.2**) because of the absence of invertebrates (i.e. invertebrates, even *Artemias*, are rare in salinity ranged from 280 to 350 g.l⁻¹) cumulated to their avoidance for small ponds. Moreover, too salty ponds can represent a physiological constraint for flamingos as their capacity to eliminate the excess salt out through salt glands in the nostril (Johnson and Cézilly 2007) may be limited above a threshold salinity value. A maximum secretory capacity has been shown on experimentally infused Mallards (*Anas platyrhynchos*) with a sodium chloride infusion of 0.30 ml. min⁻¹ (Butler 2002). Flamingos preference for middle size ponds with optimal salinities for *Artemias*, were also observed in previous studies (Britton and Johnson 1987; Takekawa et al. 2006), confirming the existence of a relationship between flamingos and their main prey.

An alternative explanation for this pattern is that it results from the salt pans management method. Indeed, larger ponds (generally called pre-concentration ponds) are the nearest from the sea and the less salty, whereas the smaller ones are located at the end of the evaporation system and are the saltiest ones (Britton and Johnson 1987).

The variables selected in the first analysis excluding the main prey densities explained a small part of the variance (1.5%). However, this explained variance is good in comparison to the confidence interval of the mean variances usually explained by models in ecological studies (1.99-7.05%, Moller and Jennions 2002). Furthermore, we can suppose that prey densities, which are not included in this analysis, would explain a larger amount of the variance. Indeed, in the second analysis, the best model explained a larger part of the variance (11%). Therefore, *Artemias* density would explain an important amount of the variance in the distribution of flamingos among the ponds of the salt pans of Salin-de-Giraud.

Human disturbance had no impact on the number of flamingos in ponds. This is probably explained by the fact that ponds used by flamingos have no limitation on their carrying capacity, making them insensitive to disturbances (Cayford 1993). Flamingos number in a pond is not related either to the distance to the breeding site. In the studied salt pans, the maximum distance is only 15km which is a short distance for flamingos compared to the foraging range of this species (70km) during the breeding period (Béchet et al. 2009).

However, several flamingos counts within the same month could be necessary to confirm our results. Indeed, flamingos can have important effects on aquatic invertebrates communities in shallow ponds (Rodriguez-Perez and Green 2012) as many other waterbirds in salt pans (Sanchez et al. 2006a) and the American Flamingos (*Phoenicopterus ruber ruber*) in the Celestún Estuary (Yucatán, Mexico, Arengo and Baldassarre 1995). Hence, although little is known about the renewal of aquatic invertebrates (i.e. natural mortality and fecundity rates) in artificial habitats such as salt pans, if a flamingos depletion effect exists, it could have consequences on flamingos distribution among ponds along the breeding season.

Furthermore, we studied only a part of the year and salt pans use by flamingos could vary at different times of the annual cycle. Hence, studying the annual use of the salt pans by flamingos would provide more information including a better understanding of the relationship between flamingos and *Artemias* density, out of the breeding period. In fact, as *Artemias*

densities are lower in winter mainly due to lower temperatures (Britton and Johnson 1987, Rullmann et al. in prep), flamingos could have a seasonal variation in their diets which could be important to study to efficiently manage the saltpans. Finally, further research must include the effect of different management practices on flamingos presence in ponds such as pond reflooding after having dried.

There is a growing trend in the Mediterranean Basin for the abandonment of saltpans, involving abandonment or potential changes in land use (e.g. algal production or hunting). In general, these changes are concomitant with lower salinities than those previously reached in commercial saltpans. This would probably lead to the disappearance of the high quantities of *Artemias* (Takekawa et al. 2006). If so, our findings show that it would involve an important loss of food supply for flamingos and probably for other breeding waterbirds such as the slender billed gull (*Chroicocephalus genei*) also feeding on *Artemias* (Ramirez et al. 2012). But flamingos are opportunistic birds taking advantage of the high quantities of *Artemias* during summer. They are also able to search for food on long distances from their nest and they can also feed on invertebrates in fresh water ponds and brackish lagoons (Johnson and Cézilly 2007). Hence, other ponds located outside the saltpans of Salin-de-Giraud could be more exploited in the future.

The current mutations in the saltpans of Salin-de-Giraud will probably led to a restructuration of the invertebrates and waterbirds communities. Hence, if our study shows that potential impacts could be expected, further studies are still needed to quantify the consequences on waterbirds. For instance, predictive modelling, which are being increasingly used to predict the responses of animal populations to environmental change (Pettifor et al. 2000, Kearney and Porter 2009, Kearney et al. 2009a, Stillman and Goss-Custard 2010), could be used for this purpose. Predictive modelling could quantify the impacts of the saltpans loss on foraging flamingos, find the surface of saltpans required to fulfil their energetic needs and assess

the potential foraging role of the other ponds located outside to replace the possible loss of salt pans.

Although being helpful for the study case of the salt pans of Salin-de-Giraud, this analyse can give material support for others salt pans reconversion cases in the Mediterranean basin. Extending this study to other colonial waterbirds is also important, since some of them also nest in salt pans and have the same diet, as the Slender billed Gull (Isenmann, 1976). Indeed, effects of salt pans mutation varied greatly by species and the decrease in salinity will have non linear effects according to waterbirds species (Erwin et al. 1991, Takekawa et al. 2001, Warnock et al. 2002).

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

Chapitre 5

I. Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations



Etangs inférieurs des salins de Giraud (hiver 2010)

(Crédit : M. Gauthier-Clerc/Tour du Valat)

1. Brefs rappels sur les changements de gestion dans les salins de Giraud et objectifs du chapitre

En 2008, près de la moitié des salins de Giraud a été achetée par le Conservatoire du Littoral (soit environ 5 500 ha, cette surface sera par la suite nommée « anciens salins », voir aussi **Carte 2** de l'introduction). Dans cette partie se trouve l'îlot de reproduction du flamant (le Fangassier). La gestion des anciens salins a été confiée au Parc Naturel Régional de Camargue en coordination avec la Réserve Nationale de Camargue et la Tour du Valat. Par ailleurs, la partie restante des salins, toujours en activité pour le moment, pourrait à moyen terme être utilisée à d'autres fins industrielles (culture de microalgues ou ferme photovoltaïque par exemple). Pour le moment, les changements sur cette zone restent faibles, la Compagnie ayant légèrement revu l'exploitation de son site pour s'adapter à la réduction de surface. Les changements ne concernent quasiment que des modifications dans la salinité de certains étangs.

Les changements de gestion opérés depuis 2008 concernent principalement les anciens salins, dorénavant déconnectés de la circulation des eaux pour la production de sel. La mise en eau des étangs se fait maintenant soit naturellement via de l'eau de pluie et des entrées maritimes, soit plus artificiellement de manière gravitaire via une connexion avec deux canaux situés en amont (les canaux du Versadou ou du Japon). Ainsi depuis 2009, les étangs peuvent être secs ou en eau avec des profondeurs variables en fonction de leur localisation dans les salins, au gré de la météo et des différents choix de gestion.

Les discussions actuelles sur la gestion des anciens salins concernent les choix d'aménagement et de gestion hydraulique (comme le décroisement des étangs afin de favoriser les échanges hydrauliques ou la reconnexion avec la mer et l'étang du Vaccarès situé au nord-ouest). Ces changements dans la gestion hydraulique vont entraîner des modifications importantes des conditions environnementales (dont principalement les niveaux d'eau et les

salinités) et donc des modifications en cascade sur les invertébrés consommés par l'avifaune, dont le flamant rose.

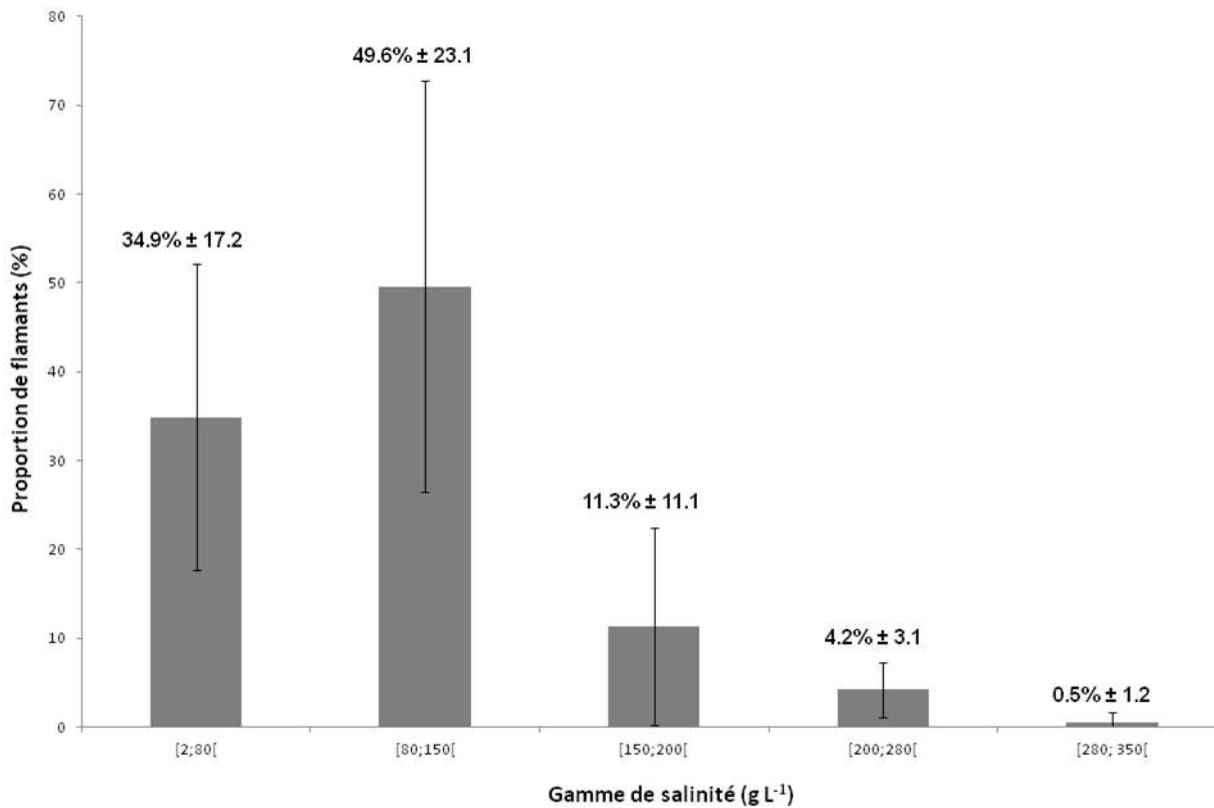
Notre objectif ici est d'apporter des éléments de réflexion et un appui technique aux décisions d'aménagement en quantifiant la surface de salins nécessaire pour assurer les besoins énergétiques des 7 000 flamants dénombrés en moyenne en mai dans les salins (moyenne calculée sur 18 mois de mai de 1991 à 2008). Nous faisons l'hypothèse que ces 7 000 flamants sont tous reproducteurs et représentent donc environ un tiers des couples nicheurs dénombrés en moyenne sur l'étang du Fangassier (3 500 couples pour un total de 10 500 couples en moyenne sur la même période, Béchet et al. 2008). Cette étude pourra également constituer un soutien technique aux gestionnaires actuels et futurs des salins toujours en activité.

2. Distribution et effectifs des flamants dans les étangs des salins de Giraud avant et après changements de gestion

Depuis 1991, chaque mois de mai, le nombre de flamants dans chacun des 84 étangs des salins de Giraud est compté depuis les digues (sauf dans les tables de cristallisation de sel dont la salinité excède les 380 g.l⁻¹, trop salées pour accueillir des oiseaux, Johnson et Béchet, données non publiées). Dans le chapitre précédent nous avons vu que la salinité est l'un des facteurs clé pour expliquer la distribution des flamants dans les salins. La **Figure V.1** utilise les données brutes de comptages des flamants dans les salins avant les changements de gestion pour présenter leur répartition en fonction de la salinité de l'étang. La répartition moyenne des flamants sur les 18 mois de mai avant changements de gestion était la suivante :

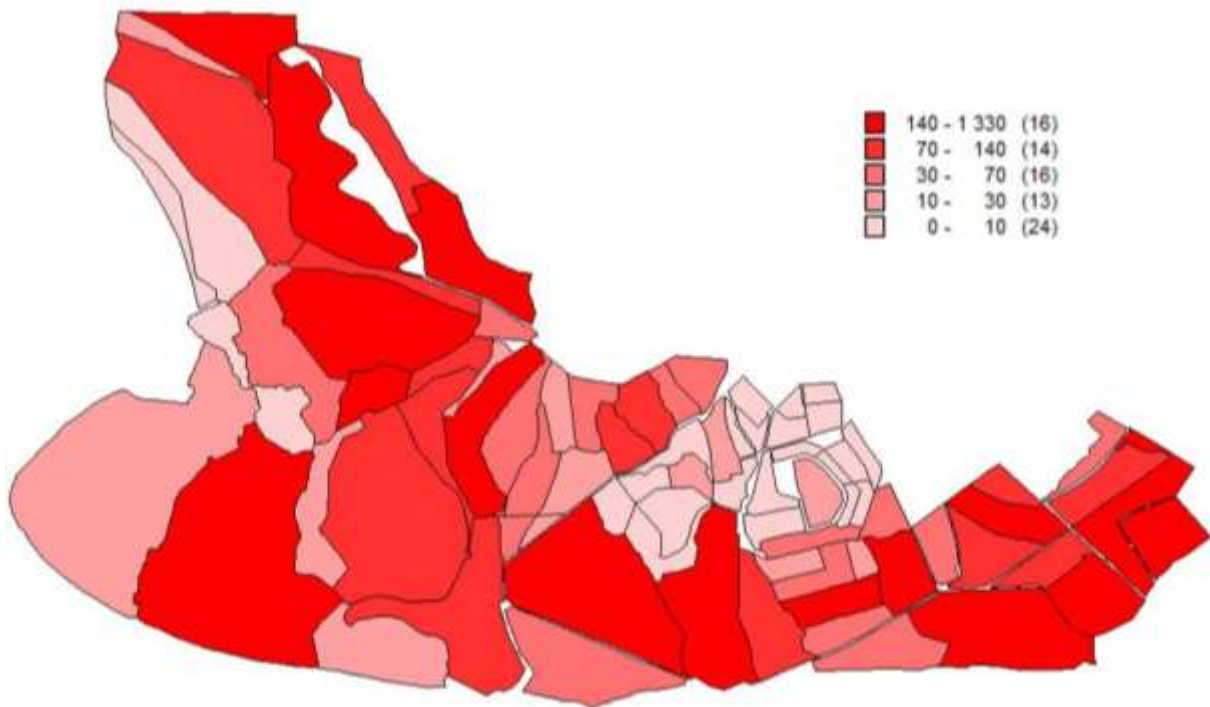
- près de la moitié se trouvait dans les étangs de salinité [80;150[g.l⁻¹
- environ 1/3 dans les étangs de salinité [2;80[g.l⁻¹
- 1/10^{ème} dans les étangs de salinité [150;200[g.l⁻¹.
- 1/20^{ème} dans les étangs de salinité [200;280[g.l⁻¹
- et moins d'1/150^{ème} seulement dans les étangs de salinité [280;350[g.l⁻¹.

Figure V.1. Proportion de flamants avant changements de gestion dans les salins de Giraud en fonction de la salinité des étangs (proportions calculées sur 18 mois de mai de 1991 à 2008).



Même si nous ne disposons pas encore du recul nécessaire (seulement cinq années se sont écoulées depuis le début des changements de gestion), il n'existe pas pour le moment de différence significative de la distribution des flamants utilisant les salins avant et après changements de gestion, que ce soit dans les anciens salins (test de Wilcoxon : $W=200$, $p=0.58$), ou dans les salins toujours actifs (test de Wilcoxon : $W=1940$, $p=0.93$). Le **Carte 4** représente la répartition des effectifs de flamants dans les salins de Giraud avant changements de gestion (i.e. avant 2009).

Carte 4. Répartition des effectifs de flamants dans les salins de Giraud avant changements de gestion.



Moyennes calculées par étang à partir des données de comptages historiques en mai, de 1991 à 2008 inclus. Le nombre entre parenthèse indique le nombre d'étangs correspondants à chaque gamme d'effectif de flamants. L'étang du Fangassier, en blanc, abritant l'îlot de reproduction n'est pas inclus dans cette analyse.

3. Le modèle mécaniste MORPH : fonctionnement général

Le principe des modèles mécanistes a été décrit dans le **[Chapitre 1]**. Ici nous décrivons plus spécifiquement les particularités du modèle MORPH (Stillman, 2008). MORPH est un modèle mécaniste individu-centré qui prédit comment les individus d'une population naturelle se déplacent sur des sites d'alimentation pour satisfaire leurs besoins énergétiques journaliers dans un environnement donné. Le modèle peut donc prédire les impacts de changements environnementaux sur les choix des zones d'alimentation et/ou des proies des individus ainsi que sur leur temps passé à se nourrir.

Historiquement, MORPH a été paramétré pour prédire l'impact des changements environnementaux dans les estuaires sur des limicoles hivernants, dont le bécasseau variable

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

(*Calidris alpina*), le chevalier gambette (*Tringa totanus*), la barge à queue noire (*Limosa limosa*), l'huître pie (*Haematopus ostralegus*) et le courlis cendré (*Numenius arquata*) (voir par exemple Durell et al. 2006, et West et al. 2011).

MORPH s'appuie sur cinq modules interconnectés (voir aussi **Fig. V.2**).

- *L'environnement global* (i.e. le site d'étude) caractérisé par des variables d'état (e.g. la température de l'air, la longueur du jour et de la nuit) et s'appliquant dans tout le système et pendant toute la durée de la simulation,
- Les *patches* (i.e. les différents sites d'alimentation, ici les étangs des salins de Giraud) caractérisés par des variables environnementales : ressources alimentaires contenues et individus de la population présents,
- La *ressource alimentaire* consommée par les individus de la population. Les individus peuvent consommer une seule ressource ou bien plusieurs simultanément. Lorsque c'est le cas, l'ensemble des ressources est regroupé sous le terme de « régime »,
- Le *composant de la ressource* assimilé par les individus de la population. Il peut s'agir de la biomasse ou de la valeur énergétique des proies,
- Les *individus de la population*. Ceux-ci se déplacent dans le système afin de maximiser leur condition corporelle et leur survie. Il est possible de faire varier les compétences relatives des individus à s'alimenter ainsi que leur niveau de compétitivité respectif.

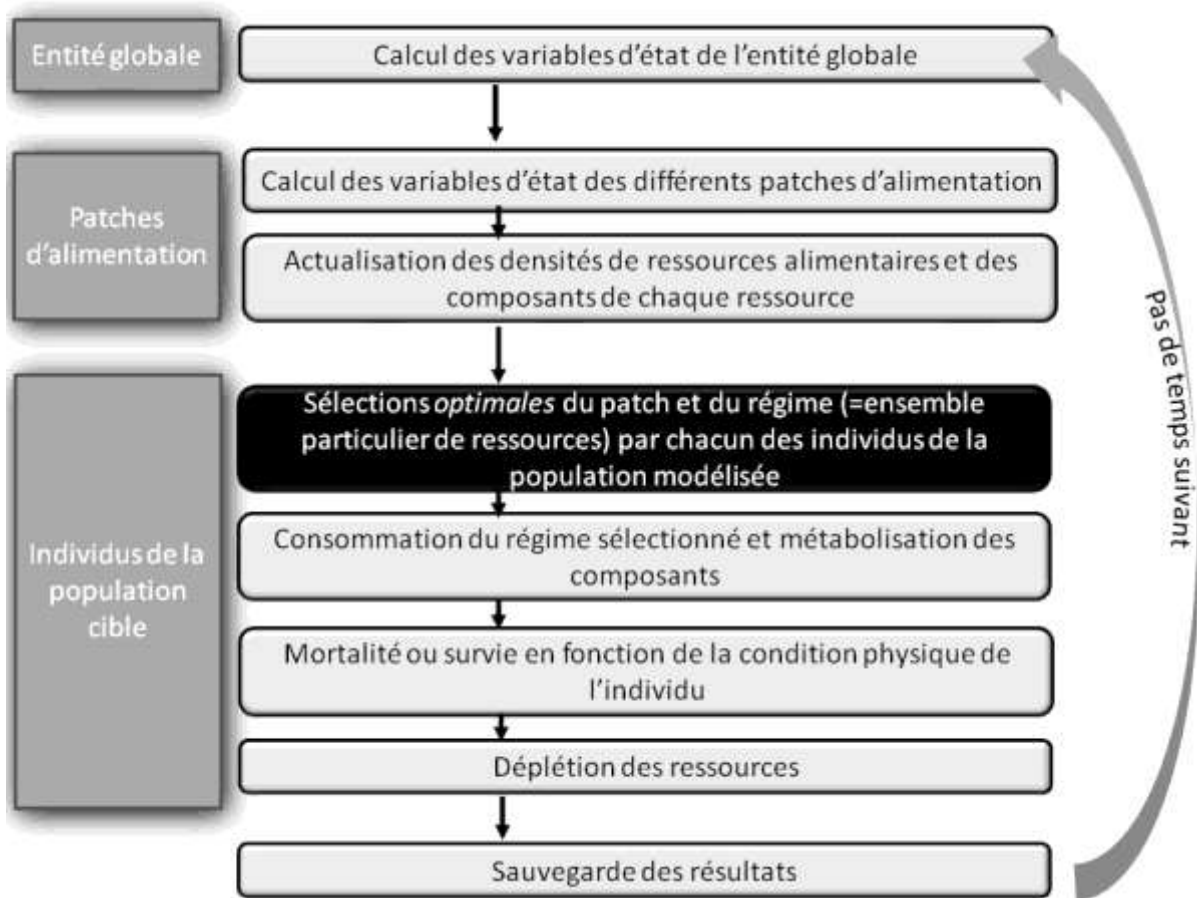
Les simulations ensuite menées par MORPH s'appuient sur les six principes suivants :

- Le temps progresse en pas de temps fixes et discrets,
- L'espace est divisé en patches, avec une localisation et une surface fixes,
- Les patches contiennent des ressources alimentaires (par exemple des proies) pouvant être consommées par les individus de la population,

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

- La ressource alimentaire est caractérisée par des composants (par exemple la valeur énergétique ou la biomasse) métabolisés par les individus lorsqu'ils consomment la ressource,
- Les individus restent sur un même patch pendant un même pas de temps (en général une heure) mais peuvent changer de patch entre chaque pas de temps,
- Les individus ont un effet sur le patch où ils se trouvent et sur la ressource qu'ils consomment (par exemple via la déplétion de la ressource, la compétition ou l'interférence). Chacun se comporte de façon à maximiser sa valeur sélective (*fitness*) perçue. Cependant, la valeur sélective perçue n'est pas toujours la valeur sélective optimale.

Figure V.2. Séquence des évènements durant chaque pas de temps.



Les rectangles en gris indiquent l'entité dans laquelle l'évènement a lieu. Le rectangle en noir indique l'étape durant laquelle les individus de la population font le choix du patch dans lequel ils vont se nourrir et sur quelle proie ou quelle régime (adapté de Stillman et al., 2008).

4. Adaptation au système flamant rose/salins de Giraud

MORPH incluant les besoins énergétiques et la disponibilité en nourriture comme paramètres d'entrée, son utilisation est particulièrement adaptée au contexte de la mutation des zones d'alimentation du flamant dans les salins de Giraud. MORPH est un modèle flexible qui permet d'inclure d'autres paramètres relatifs au comportement ou à la configuration du site d'étude. Nous avons vu dans le chapitre précédent que les facteurs déterminant la distribution des flamants dans les salins étaient la forme de l'étang et sa surface en fonction de la salinité de

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

celui-ci. Nous avons cependant choisi dans un premier temps de n'inclure que la ressource alimentaire et d'inclure ces autres paramètres dans un second temps si besoin (c'est-à-dire si les sorties du modèles ne correspondent pas aux observations et que ces paramètres peuvent améliorer les prédictions). MORPH a donc été initialement paramétré pour simuler la distribution de 7 000 reproducteurs (3 500 mâles et 3 500 femelles) depuis la ponte (date moyenne = 1^{er} mai) jusqu'à l'envol des jeunes (date moyenne = 15 août, voir aussi **Fig. V.4**)

Les patches

Deux variables, susceptibles de changer chaque mois, caractérisaient chaque patch des salins (i.e. chaque étang) : la profondeur d'eau et la disponibilité (un étang sec sera indisponible pour les flamants).

Les proies

Les densités de proies disponibles dans chaque étang ont été estimées par des échantillonnages réalisés dans une portion des étangs des salins en 2012 (10 étangs échantillonnés sur un cycle annuel, thèse Jean-Paul Rullmann). Toutes les proies dont la taille était supérieure à 0,5 mm ont été considérées (selon Jenkins, 1957, 80% des proies ingérées par les flamants présente une taille supérieure à 0,5 mm). Les proies appartenant à un même groupe et ayant une taille similaire ont ensuite été regroupées. Au total 15 types de proies, dont les larves de chironomes et les artémies, ont été identifiés dans la colonne d'eau et/ou le sédiment. Des moyennes de densités d'invertébrés par classe de salinité dans les étangs échantillonnés ont ensuite été calculées pour inférer la densité de proies présentes dans les autres étangs selon leur salinité (voir **Table IV.1 [Article 5]**). Bien que la relation entre la salinité et la diversité des invertébrés dans les salins soit déjà établie (voir par exemple Britton et Johnson 1987 et Rullmann et al. en prep), la relation entre la salinité et la biomasse quant à elle est en cours

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

d'étude (thèse J.P. Rullmann). Utiliser des moyennes de densités d'invertébrés par classe de salinité semble donc la solution la plus appropriée, au vu des données actuellement disponibles.

Nous avons réparti les proies au sein de deux compartiments constituant les deux régimes disponibles pour les flamants : la colonne d'eau et le sédiment. Ne disposant pas de données sur le renouvellement naturel des proies (taux de mortalité et de fécondité), nous avons fait l'hypothèse d'un renouvellement total des proies dans les étangs à chaque début de mois et de leur diminution par déplétion du fait de la seule prédation par les flamants au cours du mois. A chaque type de proie était associée une valeur énergétique déterminée d'après la bibliographie en fonction de relations connues entre la longueur et la masse sèche (**Table V.2 [Article 5]**).

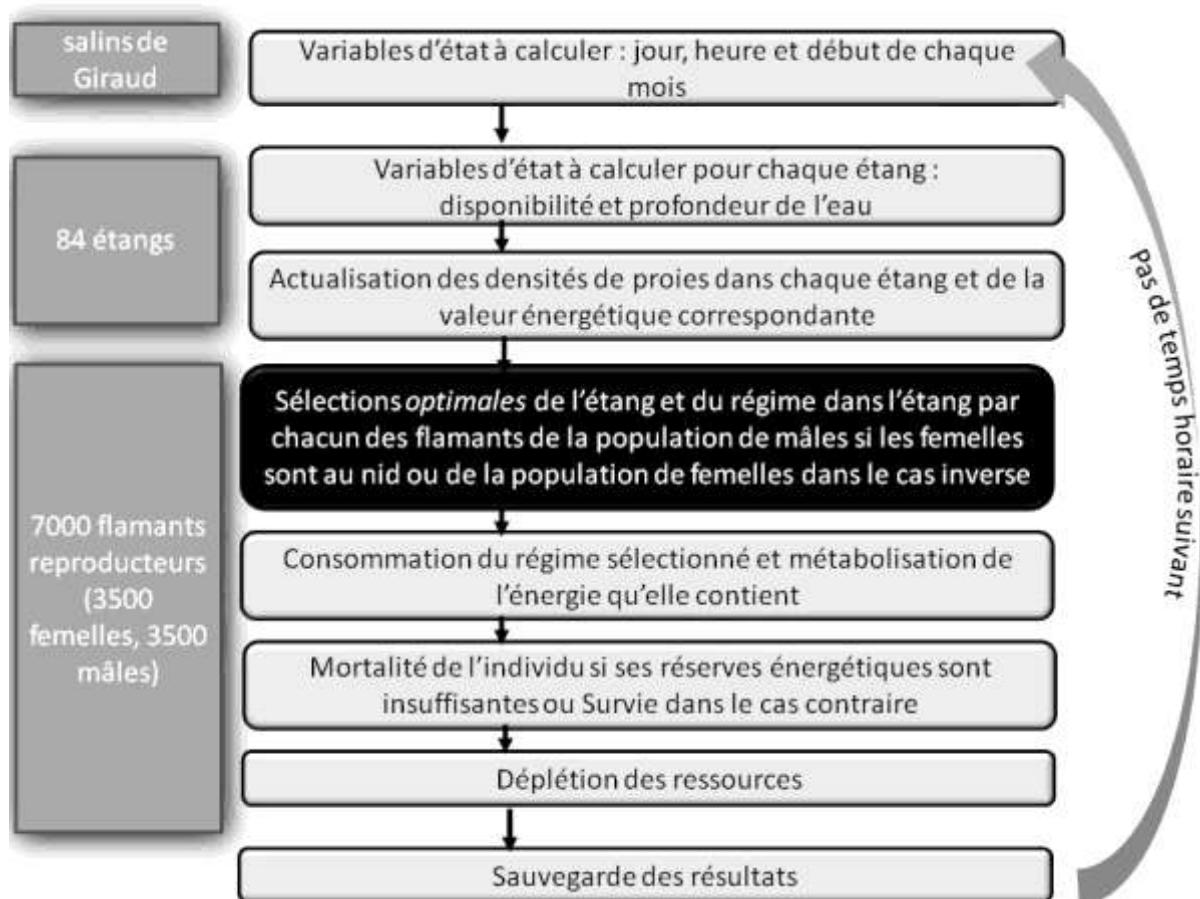
Les individus de la population

Les besoins énergétiques des flamants (en kJ) sont des moyennes pour les mois de mai à août inclus obtenues grâce au modèle NicheMapper™ (**[Chapitre 3]**). Un coût énergétique supplémentaire a été affecté aux parents à partir de l'éclosion jusqu'à l'envol du poussin. Cette donnée n'étant pas connue chez le flamant, nous avons considéré le gain journalier de masse corporelle du poussin comme équivalent du surplus énergétique pour les parents (**Fig. V.7 [Article 5] et Annexes 2.4 à 2.6**). Par ailleurs, le taux d'ingestion des flamants, différent pour chacun des régimes (colonne d'eau et sédiment), était déterminé grâce aux paramètres de la réponse fonctionnelle mesurés dans le **[Chapitre 2]**.

Chez le flamant, les deux parents couvent et nourrissent le poussin. En Camargue, ils se relaient tous les trois jours en moyenne (Johnson 1989, 2000). Dans le modèle, nous avons contraint chacun des partenaires d'un couple à revenir au nid tous les trois jours après s'être nourri trois jours durant dans les étangs des salins (i.e. toutes les femelles étaient au nid durant les mêmes trois jours puis tous les mâles durant les mêmes trois jours suivants, **Fig. V.4**). Ainsi, à chaque pas de temps (égal à 1heure), l'oiseau qui n'est pas au nid, peut choisir de rester là où il est ou d'aller se nourrir sur un autre patch. La seule source de mortalité dans le modèle était

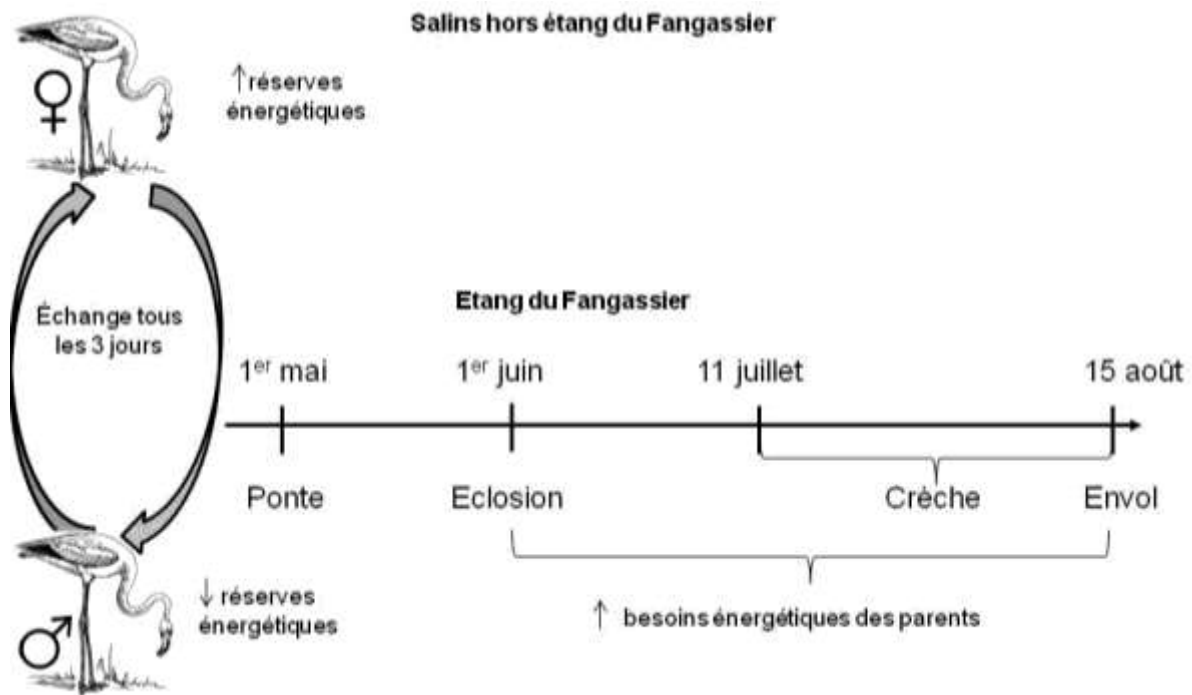
l'épuisement des réserves énergétiques. La **Figure V.3** synthétise les différents évènements se déroulant lors d'une simulation.

Figure V.3. Séquence des évènements durant chaque pas de temps (=1h). Adaptation de la Figure V.2 pour le cas du système flamant rose/salins de Giraud.



Les rectangles en gris indiquent l'entité dans laquelle l'évènement a lieu. Le rectangle en noir indique l'étape durant laquelle les flamants font un choix de patch et de régime (adapté de Stillman et al. 2008).

Figure V.4. Les différentes étapes de la reproduction du flamant lors d'une simulation MORPH.



5. Calibration/validation du modèle MORPH

Une première étape de ce travail, avant de quantifier la surface nécessaire pour subvenir aux besoins des 3 500 couples, a consisté à valider et si besoin à calibrer le modèle en comparant les prédictions de MORPH avec des observations sur le terrain (suivant les études de Caldwor et al. 2007, Coss-Custard and Stillman 2008, West et al. 2011). Nous avons pour cela utilisé les données historiques de comptages des flamants dans les salins au mois de mai (de mai 1991 à mai 2008). MORPH a donc été paramétré sur un seul mois en utilisant les paramètres environnementaux (salinités et profondeurs) en mai avant changements de gestion. Nous avons considéré lors de cette étape des flamants non reproducteurs (les besoins énergétiques n'incluaient donc pas le surplus énergétique dû au nourrissage du poussin). Dans un premier temps, MORPH a été paramétré de façon simple, sans interférence et en ne considérant que les

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

artémies et les larves de chironomes comme proies disponibles. Différents paramètres (expliqués dans la partie *Résultats*) ont ensuite été calibrés en fonction de l'adéquation entre les prédictions de MORPH et les observations.

Une fois la calibration et la validation faites, le modèle a été paramétré en utilisant les paramètres environnementaux après changements de gestion pour quantifier la surface nécessaire aux mâles d'une part et aux femelles d'autre part, pour subvenir à leurs besoins énergétiques en période de reproduction.

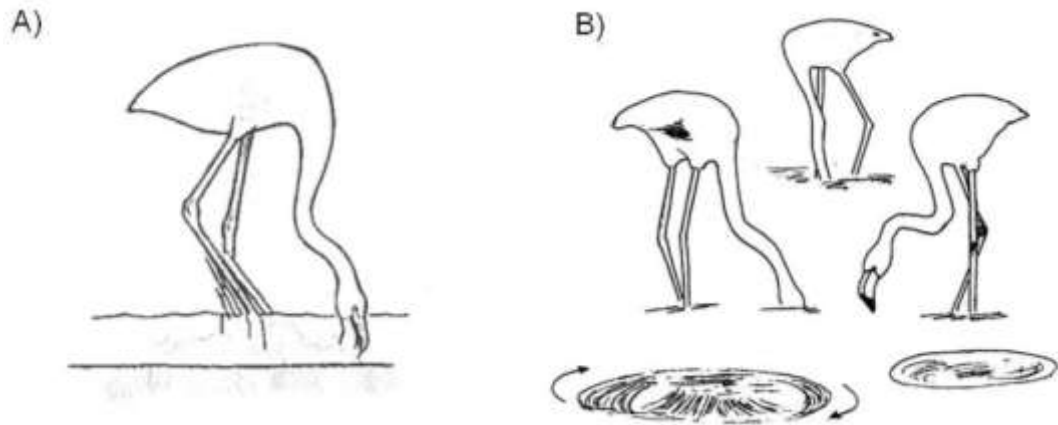
6. Résultats

La phase de calibration/validation a été une étape importante pour ajuster les sorties du modèle aux observations. Nous avons entre autres ajouté de l'interférence entre individus, rendu les patches de salinité [200;280[et [280;350[g.l⁻¹ indisponibles (en effet, très peu de flamants y sont observés, voir **Fig. V.1**), ajouté l'ensemble des 15 proies et adapté l'un des paramètres de la réponse fonctionnelle lorsque les flamants se nourrissaient dans le sédiment. L'interférence a été ajoutée suivant Stillman et al. (1996) et Durell et al. (2006). Nous supposons que les oiseaux n'occupait qu'1/10^{ème} de l'étang et qu'une réduction du taux d'ingestion commençait au-delà de 25 oiseaux par hectare. Les compétences relatives des individus à s'alimenter ainsi que leur niveau de compétitivité respectif étaient cependant considérés identiques pour tous.

Le temps de manipulation (*handling time*) des flamants se nourrissant dans le sédiment a en effet été diminué. En considérant la valeur mesurée en zoo (9,59 secondes), les flamants ne se nourrissaient jamais de proies contenues dans le sédiment. Cependant deux méthodes d'alimentation, souvent utilisées en milieu naturel, n'ont pu être utilisées par les flamants lors de l'expérience en zoo : l'utilisation des pattes pour agiter le sédiment (Image A page ci-après) et la méthode où les flamants tournent autour de leur bec plongé dans la boue décrivant ainsi des

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

formations concentriques dans le sédiment pour faire remonter les proies dans la colonne d'eau (Image B ci-dessous). Ces deux méthodes augmentent certainement le taux d'ingestion des proies en diminuant leur temps de capture et de manipulation.



Une fois ces ajustements faits, les effectifs de flamants prédits par MORPH n'étaient pas significativement différents des effectifs observés pour 64% des étangs considérés ($p > 0.05$). Le modèle prédit alors que les mâles et les femelles nécessitent ensemble 5 500 hectares d'étangs de salinité comprise entre 2 et 180 g.l⁻¹ pour couvrir leurs besoins énergétiques en cours de reproduction. Les mâles, de par leurs besoins énergétiques 21% supérieurs à ceux des femelles, nécessitent 4 200 ha à eux seuls. Ainsi, à partir d'une diminution de 56% de la surface totale des étangs des salins tels que gérés en 2012, la condition corporelle des reproducteurs pourrait être diminuée.

7. Discussion

Bien que les résultats de ce chapitre restent préliminaires, il apparaît que les mâles souffriraient plus rapidement d'une diminution de la surface des salins que les femelles, essentiellement du fait de leur plus importante demande énergétique (supérieure de 21,6% à celle des femelles). Notre estimation de la surface requise pourrait cependant être surestimée. En effet, dans le modèle, les flamants peuvent passer jusqu'à 100% de leur temps à se nourrir (alors qu'ils se nourrissent environ 70% de leur temps en période de reproduction, Johnson et

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

Cézilly 2007). Cela s'explique certainement par le fait que le modèle les contraint à rester trois jours consécutifs au nid sans se nourrir (les trois jours suivants ils doivent donc manger une forte proportion de leur temps pour combler leurs besoins énergétiques). Il serait plus intéressant de ne faire revenir les parents au nid que lorsqu'ils ont atteints leur objectif énergétique. Cela permettrait également de valider en partie le modèle, en s'assurant que les flamants reviennent assez souvent pour assurer la survie de leur poussin. Ceci nécessiterait d'inclure un troisième type d'individu dans le modèle, le poussin, pour lequel la condition corporelle et la survie seraient suivies.

Rappelons que pour prédire la distribution spatiale des individus d'une population, MORPH repose essentiellement sur trois paramètres clés qui doivent donc être déterminés précisément : i) la réponse fonctionnelle de l'espèce, ii) ses besoins énergétiques et iii) la disponibilité des ressources alimentaires dans les différents patches.

i) La réponse fonctionnelle a été mesurée dans le **[Chapitre 2]** et est maintenant un paramètre connu pour le flamant.

ii) Pour ce qui est des besoins énergétiques, ceux de flamants non reproducteurs ont été estimés de manière fine dans le **[Chapitre 3]** grâce au modèle thermodynamique, NicheMapper™. Par contre, les besoins énergétiques additionnels dus au nourrissage du poussin pourraient être sur-estimés. Affecter l'équivalent en énergie du gain de masse journalier du poussin aux reproducteurs constitue peut-être une approche un peu grossière. D'autres approches seraient envisageables mais comportent également des limites. Ainsi, il serait possible d'estimer les besoins énergétiques des poussins grâce à NicheMapper™ mais cela resterait une méthode indirecte. Une méthode plus directe consisterait à utiliser de l'eau doublement marquée sur des adultes capturés plusieurs fois pendant une même saison de reproduction. Ceci est malheureusement difficilement envisageable dans le cas du flamant à l'état sauvage (i.e. des injections d'isotopes stables

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

suivies de dosages afin d'estimer la dépense énergétique, voir par exemple Speakman 1997). Ainsi, les espèces pour lesquelles le surplus énergétique journalier pendant le nourrissage des jeunes a pu être estimé par cette méthode sont des espèces pour lesquelles il est possible de capturer les mêmes individus adultes à plusieurs reprises. Ce paramètre est ainsi connu par exemple pour des espèces de passereaux comme la mésange charbonnière (*Parus major*, Tinbergen and Dietz 1994) ou le Gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*, Moreno et al. 1995). La seule alternative serait de mesurer ce paramètre dans un zoo en conditions contrôlées sur des flamants reproducteurs en période de nourrissage.

Nous avons vérifié l'adéquation du surplus énergétique des reproducteurs pendant le nourrissage calculé dans cette étude avec le surplus énergétique obtenu via des équations allométriques chez des oiseaux reproducteurs (principalement des passereaux, Nagy 2005), d'après l'équation :

$$\text{besoins énergétiques journaliers (kJ j}^{-1}\text{)} = 13,8 (\text{masse})^{0,65}$$

Nous obtenons 2817,2 kJ pour les mâles et 2245,7 kJ pour les femelles. Or, avec la méthode employée ici (avec prise en compte du gain de masse journalier du poussin traduit en kilojoules), les flamants mâles avaient des besoins énergétiques allant de 2070,3 kJ (au premier jour du poussin) à 2604,6 kJ (moment de son envol). Les besoins énergétiques des femelles allaient de 1614,8 kJ à 2168,9 kJ. Les besoins des reproducteurs estimés ici sont donc plus faibles que ceux estimés à partir de l'équation allométrique mais raisonnablement proches. A priori, nous n'aurions donc pas surestimé les besoins énergétiques des reproducteurs.

iii) La disponibilité de la ressource alimentaire pourrait ne pas être correctement estimée pour deux raisons principales. Tout d'abord, car les classes de salinité utilisées pourraient être trop larges pour inférer précisément la densité de proies dans chaque étang (nous obtenons en effet des écarts-types importants des densités d'invertébrés par

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

classe de salinité, voir **Table V.1 [Article 5]**). Rappelons que celle-ci est basée sur les résultats d'une autre étude (thèse JP Rullmann) ayant réalisé des inventaires dans une partie des étangs des salins. Cette étude a différencié l'ensemble des étangs selon cinq classes de salinité pour couvrir la gamme entière allant de 2 à 350 g.l⁻¹. Nous avons ensuite affecté des moyennes de densités de proies aux étangs non échantillonnés en fonction de leur salinité.

Il serait plus intéressant de pouvoir prédire les densités d'invertébrés en fonction de variables environnementales d'un étang telle que la salinité mais aussi d'autres variables importantes comme la température de l'air ainsi que d'autres facteurs physico-chimiques (au lieu d'utiliser des moyennes de densités par gamme de salinité). Une étude est actuellement en cours sur les variables environnementales affectant la densité d'invertébrés dans les salins (Thèse de J.P. Rullmann).

Enfin, la proportion anormalement élevée de temps passé à se nourrir pourrait être (en partie) due à une sous-estimation de la ressource disponible. En effet, les proies dont la taille était inférieure à 0,5 mm ont volontairement été retirées des inventaires (d'après Jenkins 1957, 80% des proies ingérées sont d'une taille supérieure). Ces invertébrés sont pourtant certainement absorbés de manière passive par le flamant (Jenkins, 1957). On sous-estime aussi peut-être la participation de la matière organique décomposée présente dans le sédiment comme source d'énergie. Les flamants pourraient en effet manger de la boue pour en extraire la matière organique (Johnson et Cézilly 2007). Enfin, nous n'avons pas non plus tenu compte des graines de plantes aquatiques (Johnson 1983). Ainsi, les flamants filtrant l'eau et le sédiment, la densité de kilojoules disponibles dans ces deux compartiments est certainement supérieure à la seule addition des valeurs énergétiques des proies dont la taille est supérieure à 0,5 mm.

8. Conclusion

C'est l'une des premières fois que MORPH est paramétré pour des oiseaux reproducteurs et sur une surface aussi grande (10 000 ha en ne comptant que les étangs alors que l'étude de Durell et al (2006) par exemple décrit la distribution de limicoles sur 1 500 ha de marais et Durell et al (2005) sur 1 050 ha).

L'essentiel du travail permettant l'adaptation du modèle au système flamants/salins de Giraud a été réalisé. De prochaines études seront cependant nécessaires pour parfaire le modèle et donner des prédictions fines quant aux impacts des changements de gestion dans les salins sur la population nicheuse de flamants. L'adaptation de MORPH à un modèle biologique tel que le flamant, reste plus compliqué que pour d'autres types d'oiseaux pour lesquels le comportement alimentaire est beaucoup plus visible (comme par exemple de nombreux oiseaux côtiers tels que l'huitrier pie ou la barge à queue noire) et pour lesquels les études physiologiques sont plus aisées (Schekkerman and Visser 2001).

II. [Article 5] Modeling the effects of land-use changes on wild populations: The case of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Camargue saltpans

Anne-Sophie Deville^{1,2}, Richard A. Stillman³, Jean-Paul Rullmann¹, Olivier Boutron¹, David Grémillet^{2,4}, Michel Gauthier-Clerc^{1,5}, Sylvain Maillard¹ & Arnaud Béchet¹

¹Centre de recherche de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

²Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE-CNRS), 1919 route de Mende, 34090 Montpellier, France

³School of Conservation Sciences, Bournemouth University, Talbot Campus, Poole, Dorset BH12 5BB, UK

⁴FitzPatrick Institute, DST/NRF Centre of Excellence, University of Cape Town, Rondebosch 7701, South Africa

⁵Département Chrono-Environnement, UMR UFC/CNRS 6249 USC INRA, Université de Franche-Comté, Besançon, France

Abstract

Anthropogenic land-use is a major cause of biodiversity loss. It is therefore essential to anticipate the impacts of land-use changes on wild populations to adjust management practices and design appropriate conservation measures. Ecological models can be useful tools within this process. Here we employed MORPH, an individual-based model, to assess the impacts of management changes within the saltpans of Salin-de-Giraud (southern France) on the local

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*) population. The saltpans of Salin-de-Giraud hold one of the most important breeding sites of Greater flamingos in the Mediterranean basin. Flamingos also use the saltpans to forage. Around 7,000 individuals are permanently found in this habitat in spring. Recently, economic difficulties led the salt company which manages the saltpans of Salin-de-Giraud to stop salt production on half of the exploited surface. The remaining production area may also be used for other industrial activities in the near future. In order to anticipate the impact of such changes on flamingos, our objective was to determine the surface of saltpans required to fulfill the energy requirements of 7,000 breeding flamingos. The simulation was conducted from egg laying to chick fledging. For this purpose, we first calibrated and validated the model using empirical data. We then progressively decreased the surface of the saltpans available to the birds for foraging, until they started dying of starvation. According to MORPH predictions, 5,500 ha of saltpans (corresponding to 56% of the total surface of saltpans) are necessary to fulfill the energy requirements of 7,000 breeding flamingos. Moreover, males alone need 4,200 ha whereas only 1,300 ha would be sufficient for females due to their lower energy requirements. The male population could thus be more sensitive to the closure of saltpans than females. Our study provides a flexible tool for the management of saltpans at Salin-de-Giraud, contributing to Greater Flamingos conservation. We also propose model improvements to refine MORPH predictions. Overall, this study shows how mechanistic models can efficiently assess the effects of land-use changes on wild animal populations.

Key words

Animal conservation, foraging ecology, individual-based mechanistic model, MORPH, wetland management.

Introduction

Land-use changes are among the major causes of biodiversity loss (Turner et al. 1990, Vitousek et al. 1997, Lambin et al. 1999). Understanding the likely effects of these changes on species dynamics is thus essential to anticipate management changes and contribute to efficient species conservation. To achieve this goal, knowing the viability of affected populations is essential. Accurate 'population viability analyses' (i.e. the probability that a population of specified size will persist for a specified length of time, White 2000) depend on the quantification of the impacts of land use changes upon species. This quantification can rely on different metrics, such as the size of the impacted population, the number of breeders required to ensure the viability of the population, individual body condition, species survival probability and the sensitivity of different life stages. Individual-based mechanistic models developed to predict species distributions in the context of environmental change (see for instance Pettifor et al. 2000; Kearney and Porter 2009; Kearney et al. 2009a; Stillman and Goss-Custard 2010) allow an assessment of such metrics in wild populations. These models establish causal relationships between species distributions and environmental variables and were shown to deliver accurate distribution predictions (Yates et al. 2000). In individual-based mechanistic models, individuals within a population use optimal decision rules to make choices (e.g. habitat to forage, prey to feed on), which mean that they are likely to respond to environmental changes in the same way as 'real' organisms. These models are therefore expected to provide a reliable mean of predicting how animal populations will be influenced by environmental change. These models could be very useful in the context of human land-use as they provide quantitative predictions on the effects of management changes on biodiversity.

Commercial saltpans are anthropogenic habitats of high ecological value (Masero and Pérez-Hurtado, 2001). Confinement, hydrological regime and salinity are the three main factors explaining the particular biological richness of salt pans (Sadoul et al. 1998). The development of aquatic invertebrates in ponds over almost the entire salinity range (from 35 g.l⁻¹ up to 250 g.l⁻¹

1) provides abundant food resources for many waterbirds (Masero and Pérez-Hurtado 2001). Moreover, as saltpans are always filled with water at the same period, they buffer the loss of natural wetlands (Masero 2003, Grau and Aide 2008). In the Mediterranean region, a surface equivalent to the one of Sicily was covered by saltpans in 1998 (Sadoul et al. 1998). However, more than 50% of saltpans have been abandoned or transformed over the last 50 years (López et al. 2010). The consequences of saltpan reconversion on biodiversity remains poorly documented, yet, one rare study showed that the discontinuation of artificial impoundment in abandoned saltpans in southeastern Spain led to the increase in diving duck numbers and a decline of specialist birds such as the emblematic Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*; Paracuellos et al. 2002).

In the Mediterranean basin, five of the nine major breeding sites of the Greater flamingo (hereafter 'Flamingo') are located in commercial saltpans (Johnson and Cézilly 2007). In France, the only breeding site is located in the saltpans of Salin-de-Giraud (Camargue, southern France, **Fig. V.5**). With an average of 10,500 pairs which bred each year since 1969 (Johnson and Cézilly 2007), these saltpans hold one of the most important and regular breeding site for flamingos in the Mediterranean basin. Flamingos also extensively use these saltpans to forage. Counts show that around 40% of the French population (corresponding to approximately 7,000 individuals) is found permanently in this habitat in spring (Tour du Valat, unpublished data). Depending on the year, 18 to 60% of the breeders use salt pans to forage (Béchet et al. 2009).

Until 2009, the saltpans of Salin-de-Giraud used to be the most extensive saltpans in Europe, covering 11,000 ha with an annual production of up to 1,400,000 tons of salt (900,000 tons/year on average, Béchet et al. 2009). Yet economical reasons recently led the salt Company to sell around half of the surface to the Conservatoire du Littoral (the French coastal protection agency). The remaining production area might also be used for other industrial activities in the near future (e.g. solar panel or fish farms, algae production; Béchet et al. 2009, 2012). The surface sold to the Conservatoire du Littoral now undergoes more natural water impoundments thanks to natural sea water entrances and rainfall. Hence, ponds located in this part of the

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

saltpans undergo varying water levels and can also fall dry. Aquatic invertebrate communities can change due to the modifications in water quality, such as salinity. This can have consequences for the availability of food resources to flamingos. The most sensitive period for the dynamic of the species is the breeding season when breeders need to feed the chick.

Here we aimed at quantifying the surface of saltpans required to fulfill the energy requirements of 7,000 breeders from the egg-laying to chick fledging. We used an individual-based mechanistic model, MORPH, to evaluate how individuals attempt to meet their daily energy requirements in this changing environment (Stillman, 2008). As MORPH includes energy requirements and food availability as key input values, this model is particularly relevant in the context of foraging habitat loss of the saltpans of Salin-de-Giraud.

Two steps were followed. We first validated and if necessary calibrated the model (following Caldow et al. 2007, Coss-Custard and Stillman 2008, West et al. 2011). Second, we searched for the threshold surface required to fulfill the energy requirements of the 7,000 breeders (3,500 males and 3,500 females). For this purpose, the surface of ponds used by flamingos was progressively decreased until all modeled birds died of starvation.

Figure V.5. The salt pans of Salin-de-Giraud (Camargue, southern France).



The surface sold to the Conservatoire du Littoral is surrounded in red. The breeding island is represented by a star.

Methods

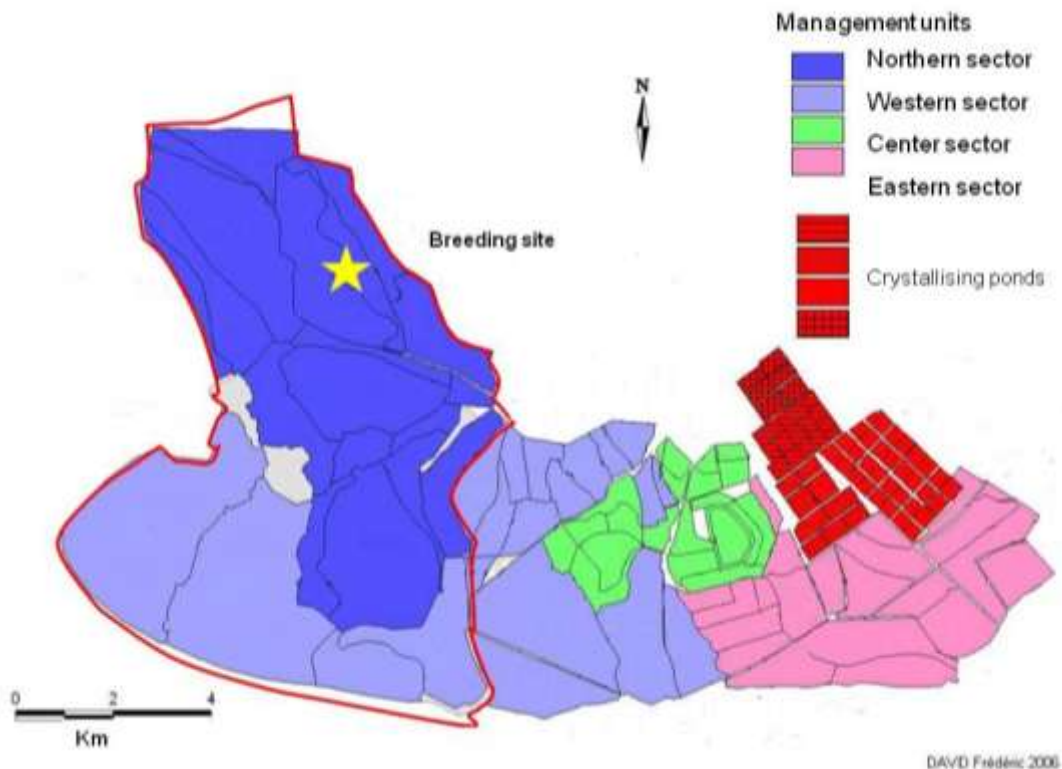
1. Breeding ecology of the Greater flamingo in the Camargue

The breeding island used by the greater flamingos is located in a pond belonging to the area sold to the Conservatoire du Littoral (the *Fangassier 2*, **Fig.V.5** and **V.6**). In the Camargue, this island is totally occupied by breeders by mid April (calculated on 36 breeding seasons from 1977 to 2012, unpublished data). The mean start of laying is the 13 April and the mean end of

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

laying the 21 May (unpublished data). Incubation lasts around 29 days and thus chicks hatch at the end of May. Both parents commute to incubate and attend the nest during the entire breeding season. The partners leave the nest to forage for a period lasting, in the Camargue, from one to four day(s) (Johnson 1989, 2000). Breeding birds after being deprived of food during this period, probably spend until 70% of their time feeding before returning to the nest (whereas non breeding birds spend around 40% of their day feeding, Johnson and Cézilly 2007). At the age of 10-12 days, chicks gather in a crèche, close to the island. Parents continue to commute about every three days to feed their chick, usually at dusk and during the night. Hence, most chicks fast during 1 to 3 days before being fed by their parents (Johnson and Cézilly 2007). Chicks are able to fly at an average age of 80 days (Johnson and Cézilly 2007).

Figure V.6. The different ponds of the salt pans of Salin-de-Giraud.



2. The model

MORPH predicts how individuals within a population will respond to environmental change by altering their feeding location, consuming different food types or by adjusting the amount of time they spend feeding (see also Stillman 2008 for description in greater detail). Its key assumptions are that each individual behaves in order to maximise its perceived fitness, but that perceived fitness may not always be positively related to the actual chances of survival and reproduction (Stillman 2008).

MORPH consists of five entities: i) the global environment where state variables apply throughout the modelling system (e.g. time), ii) patches, with local patch variables, containing food resources and foragers, iii) the food resources consumed by foragers. Foragers can simultaneously consume one or more resources from a patch. Such collections of resources are termed diets, iv) resources component (e.g. energy) which foragers assimilate into their bodies and v) foragers which move within the system attempting to maximise their survival and body condition. Foragers can vary in their foraging and competitive abilities.

MORPH relies on the following six basic assumptions:

1. Time progresses in discrete, fixed duration, time steps
2. Space is divided into a number of habitat patches, with fixed location and area
3. Habitat patches contain a number of food resources which can be consumed by foragers
4. Food resources contain components (e.g. energy) which are assimilated into foragers when resources are consumed
5. Foragers remain at the same location during a time step but can move between time steps.
6. Foragers alter their location and the food that they consume in order to maximise their chances of survival.

Time period

The model simulated the flamingo's breeding period in the Camargue from egg laying to the fledging of chicks. For practical reasons, we set the start of laying at the 1st of May for all birds so that hatching is the 1st of June and chick fledging by mid August for a simulation lasting 107 days (from the 1st May to the 15th August). Individuals cannot exit the saltpans so that they die when resource get depleted. We used discrete time steps of one hour, during which environmental conditions and individuals' location remain constant.

The Global Environment

We allowed environmental conditions to change each month (i.e. pond salinity, pond depth and food resources). Depletion of invertebrate prey species occurred by flamingo consumption only along the month and resources density were renewed at the beginning of each month. The variable *FemaleOnNest* was included to make the adults commute between the breeding ponds and the foraging ones every three days (Johnson and Cézilly 2007). Global variables included in the saltpans model are shown in **Annex 2.1**.

Patches

85 patches were defined, with patches 1 to 84 being foraging ponds and the 85th patch the breeding pond (*the Fangassier 2*) where we considered no food resources because of the likely high depletion due to the important number of birds. Salinity before management changes was given by the salt company for each of the 84 foraging ponds. Salinity after management changes was recorded every month in 2012 using a numeric refractometer (Atago Pal-RI). Water management in the part sold to the Conservatoire du Littoral changed from 2009 to 2012 (i.e.

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

salinity could differ between years for a given pond and a given month). As invertebrates were sampled in 2012, we thus decided to consider 2012 as the reference year and used salinities recorded at this period. Five salinity classes (in grams per litre water) were defined: [2;80[, [80;150[, [150;200[, [200;280[and [280;350]. We could have started the first salinity class at 35 g.l⁻¹ (e.i. corresponding to the sea salinity entering in the saltpans system) but after management changes, one pond connected with a fresh water channel, sometimes leading to salinities of 2 g.l⁻¹.

An *Availability* variable making ponds available or not was included. Ponds could be unavailable either by lack of environmental data, or because they fell dry. Pond availability could change every month (**Annex 2.2**).

Food resources

Ten ponds, chosen to be representative of the five salinity classes, were sampled each month from March 2012 to September 2012 to assess invertebrate diversity and biomass. The average of density of prey for each salinity class was then determined. According to the tight correlation between salinity and invertebrate diversity/biomass (*Rullmann et al. unpublished data*), we used salinity as a proxy to infer invertebrate biomass in the others ponds. Only prey with a body length superior or equal to 0.5 mm were considered (Jenkins, 1975). Prey species which belonged to the same family and had a similar size were grouped. For *Artemias spp.* (hereafter '*Artemias*'), the main invertebrate species in terms of biomass (Rullman et al. unpublished data), three different types of prey were defined according to their development stage: adult ([8; 12[mm), juveniles ([1.7; 8[mm) and nauplii ([0.5; 1.7[mm). Among the 15 prey types included, five lived in the pelagos, three in the benthos and seven were found in both compartments (**Table V.1**).

Table V.1. Prey density as a function of salinity class.

Salinity range (g.l ⁻¹)	[2;80[[80;150[[150;200[[200;280[[280;350]
	<i>pelagos (prey/m³)</i>				
<i>Artemias</i> Adults	5±15	1110±2145	712±1245	765±899	370±542
<i>Artemias</i> Juveniles	8±12	4710±6216	4370±4408	4046±3176	1494±2457
<i>Artemias</i> Nauplii	9±23	6268±7431	6596±4637	3053±3168	1215±2603
Chironomid larvae	24±46	41±103	10±14	4±10	0±0
Copepods	4347.5±7593	290±714	3±6	0±1	0±0
Long annelids	0±0	7±39	0±0	0±	0±0
Small annelids	10315±23794	19±64	0±0	1±4	0±0
<i>Mysis</i>	1±2	0±0	0±0	0±0	0±0
Other crustacean	10060±18082	491±1066	9±18	1±3	0±2
Turbellaria	42±108	42±170	0±0	0±0	0±0
<i>Ephydrae</i>	0±0	2±5	9±16	0±0	0±0
<i>Hydrobia</i>	3±8	1±4	0±0	0±0	0±0
<i>Berosus</i> adult	1±2	1±4	0±0	0±0	0±0
<i>Oligochaeta</i>	1±2	2±12	2±9	0±0	0±0
	<i>benthos (prey/m²)</i>				
Chironomid larvae	1291±2383	1178±1290	289±830	1±6	2±7
Long annelids	1017±1812	383±2039	347±1469	0±0	0±0
Small annelids	45±147	0±0	0±0	0±0	0±0
<i>Berosus</i> juvenile	23±43	11±33	0±0	0±0	0±0
Long bivalve*	127±270	40±174	27±69	0±0	0±0
Small bivalve*	127±	40±174	27±69	0±0	0±0
Other crustacean	16±27	0±0	1±5	0±0	0±0
Other diptera	12±27	34±60	5±12	20±67	0±0
<i>Ephydrae</i>	20±54	15±65	60±60	74±114	28±47
<i>Hydrobia</i>	753	617	641±2272	52±174	0±0
Nereis	90	8	0±0	0±0	0±0

*long and small bivalves had the same densities, as all bivalves were counted together during samples identification. Then, a subsample showed that half of bivalves had a mean size of 15 mm and half a mean size of 5 mm. Hence, the number of individuals in each size category was divided by two.

Components

We used prey energetic value as the only resource component (**Table V.2**). Energetic value was determined from the prey dry mass (mg) using published relationships linking length and dry mass. Prey length was measured using a binocular on a sample size of ten individuals per prey type. The energetic value of each prey type was then determined using prey dry mass and its energetic equivalent taken from the literature.

Table V.2. Prey component density in kJ/prey.

Prey type	Mean length (mm)	Dry weight (mg)	Reference	Energetic value (kJ/prey)	Reference
Nereis	20.00	143.05	Mendez et al. 1997	0.6970	Cummins and Wuycheck 1971
<i>Oligochaeta</i>	6.00	4.88	Collins 1992 Nalepa and Robertson 1981	0.0715	Davies 1964
<i>Berosus</i> adult	5.00	3.06	Smock 1980	0.0612	Cummins and Wuycheck 1971
Long bivalve	15.00	1260.86	Gilbert 1973	0.0288	Cummins and Wuycheck 1971, Leger et al. 1986; Léger et al. 1987
<i>Artemias</i> Adult	9.50	0.95	Léger et al. 1986	0.0217	Caudell and Conover 2006
Long Annelids	5.50	3.82	Mendez et al. 1997	0.0187	Cummins and Wuycheck 1971
Chironomid larvae	0.84	0.54	Mackey 1977 Cummins and Wuycheck 1971	0.0119	Cummins and Wuycheck 1971
<i>Hydrobia</i>	2.50	0.39	Siegismund 1982	0.0097	Cummins and Wuycheck 1971
<i>Ephydrae</i>	5.50	0.15	Smock 1980	0.0032	Cummins and Wuycheck 1971
<i>Turbellaria</i>	2.00	1.11	Folsom and Clifford 1978	0.0028	Calow and Jenggins 1974
Other crustacean	2.70	0.091	Harding et al. 2009	0.0018	Harding et al. 2009
Other diptera	3.00	0.093	Johnston and Cunjak 1999	0.0018	Cummins and Wuycheck 1971
<i>Artemias</i> Juvenile	6.00	0.10	Dhert et al. 1993	0.0016	Léger et al. 1986; 1987; Caudell and Conover 2005
Small bivalve	5.00	44.20	Gilbert 1973	0.0010	Cummins and Wuycheck 1971
<i>Berosus</i> juvenile	3.00	0.036	Smock 1980	0.00088	Cummins and Wuycheck 1971
<i>Mysis</i>	3.00	3.62	Uye 1982	0.00070	Cummins and Wuycheck 1971
Small annelids	0.60	0.010	Mendez et al 1997	0.00012	Cummins and Wuycheck 1971

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

Copepods	0.75	0.10	Bottrel et al. 1976	0.000094	Bamstedt and Tande 1985
<i>Artemias</i> Nauplii	0.50	0.0024	Léger et al. 1986	0.000051	Léger et al. 1986; 1987; Caudell and Conover 2005

Foragers

Female breeders and *Male breeders* were the two types of foragers included in the model (**Annex 2.3**). All birds were present at the beginning of the simulation. We set forager numbers at 3,500 pairs (with 3,500 females and 3,500 males). Forager characteristics were *Sex*, *Pair* and *Dominance*. *Sex* was included to define males and females and *Pair* such that each female was associated with a male during the entire simulation. As little is known about flamingos dominance (Johnston and Cézilly 2007), the dominance score for each individual was drawn from a uniform distribution between zero and one so that all individuals were considered to have a similar value of dominance.

The energy assimilated by foragers depended on the availability of prey in a patch, the energy content of prey and assimilation efficiency (assumed to be 0.85, Durell et al. 2006). Intake rate efficiency was initially calculated from the feeding functional response equations measured in captive flamingos (Deville et al. 2013, see also Chap 2) .

$$\text{Intake rate} = a \times \text{prey density} / (1 + a \times h \times \text{prey density})$$

where *a* was the attack rate (i.e. the mean instantaneous number of prey encountered per unit time) and *h* was the handling time (i.e. the time needed for handling prey, process it with the bill and ingest it). Feeding functional response parameters were different depending whether flamingos fed pelagically or benthically (Deville et al. 2013).

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

$$\text{Pelagos Intake rate} = 0.021 \times \text{prey density} / (1 + 0.021 \times 0.35 \times \text{prey density})$$

$$\text{Benthos Intake rate} = 0.0064 \times \text{prey density} / (1 + 0.0064 \times 9.59 \times \text{prey density})$$

Flamingos are thus more efficient when filtering prey in the water column than in the sediment. Foragers' body-stores levels were conditioned by fat reserves (Durell et al. 2006). At the start of the model, birds were assumed to be in good condition. As the energy reserves of flamingos in good condition are not known, we inferred flamingos body-store levels from studies of Mallards (*Anas platyrhynchos*) corrected by flamingos weights (Boos et al. 2005). At the start of the simulation, the initial body-stores level of each individual in the model was set at 15459.03 kJ for males and 9695.21 kJ for females.

Supplementary energetic costs due to reproduction

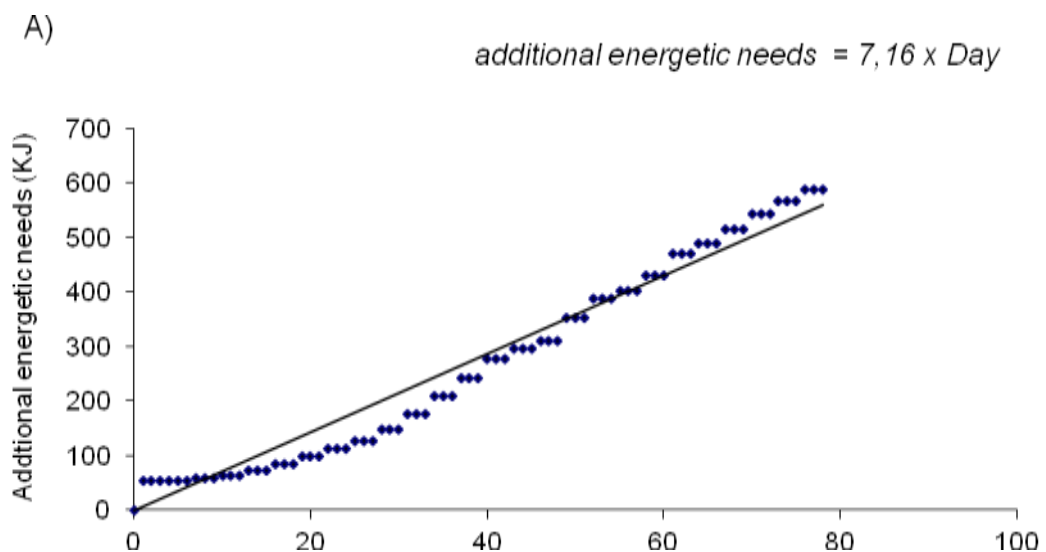
Relatively little is known about the cost of breeding in flamingos. Being a biparental species, their total energetic demands during incubation may be far less than for uniparental species (Williams 1996). Moreover, we can consider that they have reduced, or even negligible, egg rewarming costs because the nest is rarely left unattended (Vleck 1981, Biebach 1986). For instance, no supplementary energetic cost was found in the Laysan Albatross (*Phoebastria immutabilis*), a biparental species laying a single egg (Pettit et al. 1988). Therefore, no supplementary energetic cost was considered for flamingos during incubation.

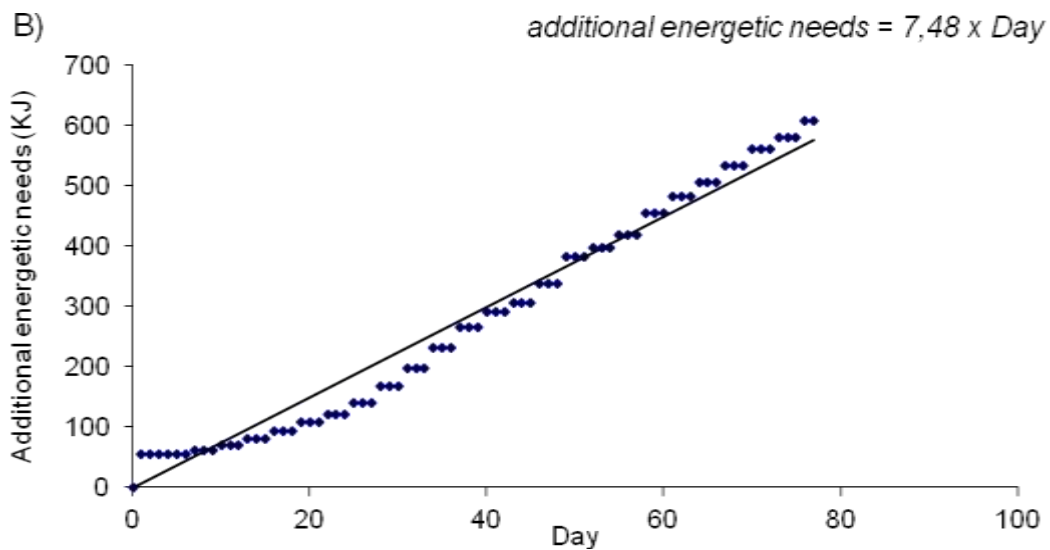
Hence, we set breeders energy requirements to increase after hatching, until the end of the simulation (the 15th august, the mean date for chicks fledging). As the specific energetic costs of chick provisioning are not known, we added the energy requirements of the chick to those of breeders, to reflect overall chick/parent energy requirements. To infer the increase in chick energy demand we used a growth curve of greater flamingo chicks measured in captivity (Berry

and Berry 1976) and determined the corresponding increase in weight each day (**Annex 2.4**). Then, knowing that the milk of one meal found in the chick crop is 18% of the total chick weight (Rendon et al. 2012) and that crop milk composition is (15% of lipid, 8.5% of protein and 0.15% of carbohydrates, Studer-Thiersch 1975), we calculated the corresponding value in energy per day (knowing that there is 33.4 kJ in 1g of lipid, 17kJ in 1 g of protein and 17kJ in 1 g of carbohydrates). This value was thus considered to be the energy needed daily by the chick for its maintenance and growth (**Annex 2.5**).

As both partners commute approximately every three days to feed the chick, the total value of chick energy requirements per day was thus added to those of breeders sequentially: once for the male spread over three days and once for the female spread over the three following days (Johnston and Cézilly 2007; **Annex 2.6**). We then measured the corresponding increase in energy for breeders (**Fig. V.7**). This corresponded to a 7.16 and 7.48 fold increase for males and females, respectively. We thus considered an average 7.32 fold increase in the energy requirements of breeders, from chick hatching to chick fledging. In the model, parents had to come back every three days (see **Annex 2.6**) to feed the chick.

Figure V.7. Additional energy requirements of parents associated to chick provisioning.





3. Model calibration and validation

The first step after model parameterisation was to validate, and if necessary adjust, the model on non breeding birds using observed flamingo distribution in the saltpans (following Caldow et al. 2007, Coss-Custard and Stillman 2008, West et al. 2011). Such a validation procedure is the only way to establish whether, using the best estimates of parameter values and the best available knowledge concerning flamingos biology, the model accurately mimics reality.

To assess model predictions, we compared model outputs with empirical bird distributions using historical flamingos counts in the saltpans from 1991 to 2008. This corresponds to a period before the sell to the Conservatoire du Littoral (i.e. before management changes). Since 1991, the number of flamingos has been counted in May on each of the 85 ponds of the saltpans of Salin-de-Giraud. The data set thus consists in 18 years of exhaustive counts made from the ground from 1991 to 2008. MORPH was parameterized to simulate the saltpan environment as experienced by the birds during each month of May during this period (i.e. with salinity and depth before the sell to the Conservatoire du Littoral). We first ran the model under 'baseline' conditions. No interference effect between birds was considered and *Artemias* and

chironomid larvae were the only prey included, as they are known to be the main food resources for flamingos during the breeding period (Britton and Johnson 1987; Britton et al. 1986; Johnson and Cézilly 2007 and Béchet and Johnson 2008). We then assessed model predictions by comparing model outputs with empirical bird distributions and known foraging time budgets. Indeed, a key test of the model is whether it mimics the amount of time that birds devote to foraging each day in order to survive. Once the calibration process was satisfactory, we used Wilcoxon tests to statistically compare distributions in each pond between predicted outputs and observed data. Ponds were ordered by salinity class in this analysis, to test which salinity classes were the most attractive for flamingos.

Observed flamingo distributions used were historical mid-May counts of the saltpans before management changes (from May 1991 to May 2008). Predicted data used were flamingos abundances predicted by MORPH during 15 days around the 15th of May (from the 8th to the 22th). If *Artemias* and Chironomid larvae alone were not sufficient to fulfill flamingos energy requirements, all the others prey presented in **Tables V.1** and **V.2** were added.

4. Model running for breeders and minimum surface of saltpans needed to fulfill their energy requirements

We used model adjustments from the validation/calibration step and environmental parameters as experienced by flamingos in 2012 (pond salinity and depths) from May to mid August. We first ran MORPH without removing pond surface to check model outputs. We then searched for the minimum threshold surface required to fulfill the energy requirements of 7,000 breeders (3,500 males and 3,500 females). For this, the surface of the ponds of salinity classes found to be the most attractive for flamingos in the validation analysis were progressively decreased until all birds died of starvation. The ponds with salinity classes least attractive to flamingos were not available for these simulations. Simulations were performed for males and

females separately (MORPH was first ran with males alone and then with females alone, so that only one sex was feeding at a given time).

Results

1. Model calibration and validation

Historical counts showed that $34.9\% \pm 17.2$ of flamingos are observed in the salinity class of $[2;80[\text{ g.l}^{-1}$, $49.6\% \pm 23.1$ in the salinity class of $[80;150[$, $11.3\% \pm 11.1$ in the salinity class of $[150;200[$; $4.2\% \pm 3.1$ in the salinity class of $[200;280[\text{ g.l}^{-1}$ and $0.5\% \pm 1.2$ in the salinity class of $[280;350[\text{ g.l}^{-1}$. Hence, ponds with a salinity comprised between 0 and 150 g.l^{-1} are favoured by flamingos. But under baseline conditions and without model calibration, we detected five problems. i) 33% of the modelled flamingos foraged in ponds with the two highest salinity classes ($[200;280[$ and $[280;350[\text{ g.l}^{-1}$). ii) Without interference all modeled flamingos were concentrated in one single patch. This means that there was no interference effect and that a patch could contain an unlimited number of birds. iii) Flamingos foraging effort was only 20% during a day (whereas they normally spend around 40% of their time per day feeding, Johnson and Cézilly 2007). iv) Modeled foragers only fed in the pelagos and never in the benthic compartment. v) Finally, whereas empirical counts showed that ponds of $[2;80[\text{ g.l}^{-1}$ supported around 35.1% of the total flamingos counted in the salt pans, MORPH predicted no flamingo occurrence in these ponds.

Concerning the first point, the fact that wild flamingos could rarely be seen foraging in the most salty ponds is likely due to a physiological constraint linked to salt excretion above a certain salt density. Flamingos excrete excess salt through salt glands in the nostril which allow them to forage in salty water (Johnson and Cézilly 2007). However, flamingos capacity to eliminate the excess salt out could be limited in ponds with a salinity above 200 g.l^{-1} . We thus decided to make patches at $[200;280[$ and $[280;350[\text{ g.l}^{-1}$ unavailable to foragers.

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

Little is known about interference or intraspecific competition in foraging Greater flamingos (Johnson and Cézilly 2007). We added an interference effect to prevent all birds from foraging in the same pond. Interference was considered following Stillman et al. (1996) and Durell et al. (2006), but without competition between birds:

$$\begin{aligned} IR &= IFIR \times [(g \times D + 1) / (D_0 + 1)] && \text{if } D \geq D_0 \\ IR &= IFIR && \text{if } D < D_0 \end{aligned}$$

Where IR= intake rate (kJ s^{-1}), IFIR= interference-free intake rate, D= conspecific competitor density in patch (ha^{-1}), D_0 = conspecific competitor density above which interference reduces intake rate, g= aggregation factor. The aggregation factor accounts for the fact that birds will usually be aggregated in a patch, rather than spread uniformly. The default aggregation factor was assumed to be 10, meaning that birds occupy 1/10th of the habitat in a patch (West et al. 2003). D_0 was set to 25 birds ha^{-1} . Flamingos foraging effort then increased to 39% (average for males and females)

The fact that flamingos did not feed in the benthos was probably due to the high value set for handling time in the feeding functional response equation for prey in the sediment ($h=9.59$ whereas $h=0.35$ for the pelagos). These values were taken from Deville et al (2013, see also Chap 2), whereby the feeding functional response of captive flamingos preying upon *Artemias* in the water column and Chironomid larvae in the sediment was measured under controlled conditions. However, in this experiment birds feeding on Chironomid larvae could not use two foraging methods commonly used in the wild when birds feed in the mud: Indeed, wild flamingos often gradually turn in a circle around their bill, normally describing at least one complete circle ('Stamping' behaviour. Johnson and Cézily. 2007). Also, flamingos often stamp with their feet, lifting one leg and then the other in rather rapid succession ('Stamping/marking time' behaviour, Johnson and Cézilly 2007). This method allows flamingos to suspend prey from the sediment into the water column. where it is likely easier for them to catch and handle

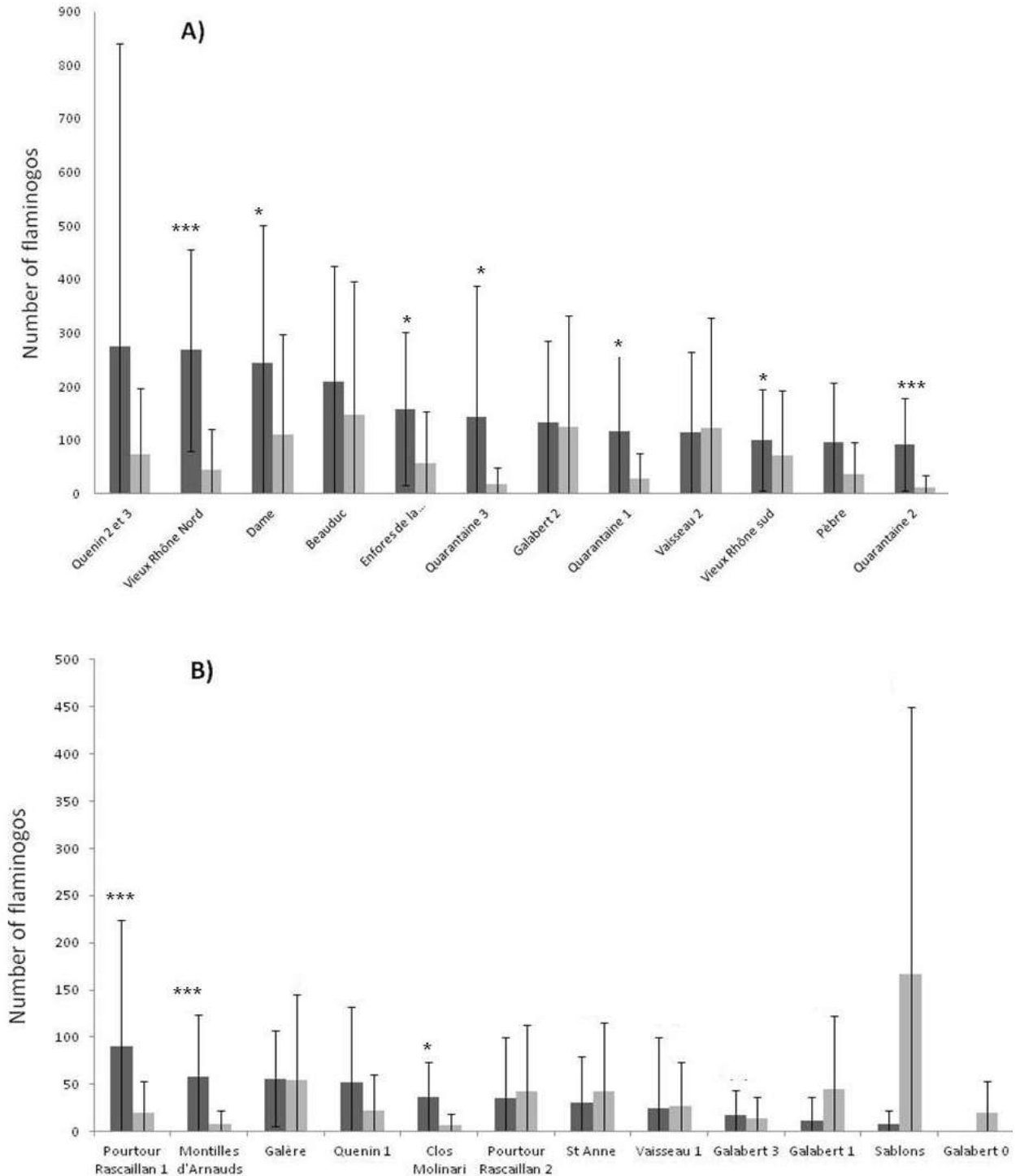
(Deville et al. 2013). In the experimental setup, letting birds using these feeding methods could have compromised the measure of the functional parameters as they would have spilled food outside the tray with their feet. The handling time measured for the benthos is thus a correct value but it does not reflect the whole panel of flamingo foraging methods used to maximise their energetic intake. We thus decided to progressively decrease handling time for benthic prey, until some birds started to occupy ponds with the lowest salinity classes. Handling time was thus decreased to 0.5 seconds nonetheless remaining 14 times higher than when they feed on pelagic prey.

Nevertheless, with interference and ponds of high salinity not accessible, flamingo survival fell to zero before the end of the simulation. We thus added all other potential prey types. Using this calibration procedure, males fed 47.1% and females 39.1% of time during an entire circadian cycle, which fits much better with field observations. During this simulation, 61.7% of flamingos foraged in the pelagos and 38.3% in the benthos (averaged values for both males and females).

We then used the improved MORPH parametrization from the calibration process to statistically assess model predictions for each pond between predicted and observed distributions using Wilcoxon tests in R (R 2012) . As the predictions of the model vary slightly each time it is run due to the particular characteristics of the individuals in each model run, we ran five simulations and presented the mean prediction for each pond (**Fig. V.8**). **Figure V.9** shows the Wilcoxon tests results with ponds grouped by salinity class. Predicted flamingo distributions were similar to observed distributions for 34 ponds among the 53 studied ($p>0.05$). For the other ponds, the difference can be explained by the high variance among observed distributions. Overall model outputs were thus satisfactory.

Figure V.8. Wilcoxon test results between predicted and observed distributions in each pond of the saltpans of Salin-de-Giraud.

A) and B) for ponds with salinity [2;80[g.l⁻¹, C) for ponds with salinity [80;150[g.l⁻¹ and D) for ponds with salinity [150;200[g.l⁻¹. Three stars mean that there is a significant difference between observed and predicted distributions in the pond ($p < 0.05$), one star means there is a small significant difference between observed and predicted distributions in the pond ($0.01 < p < 0.05$) and no star means there is no difference between both distributions ($p > 0.05$).



Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

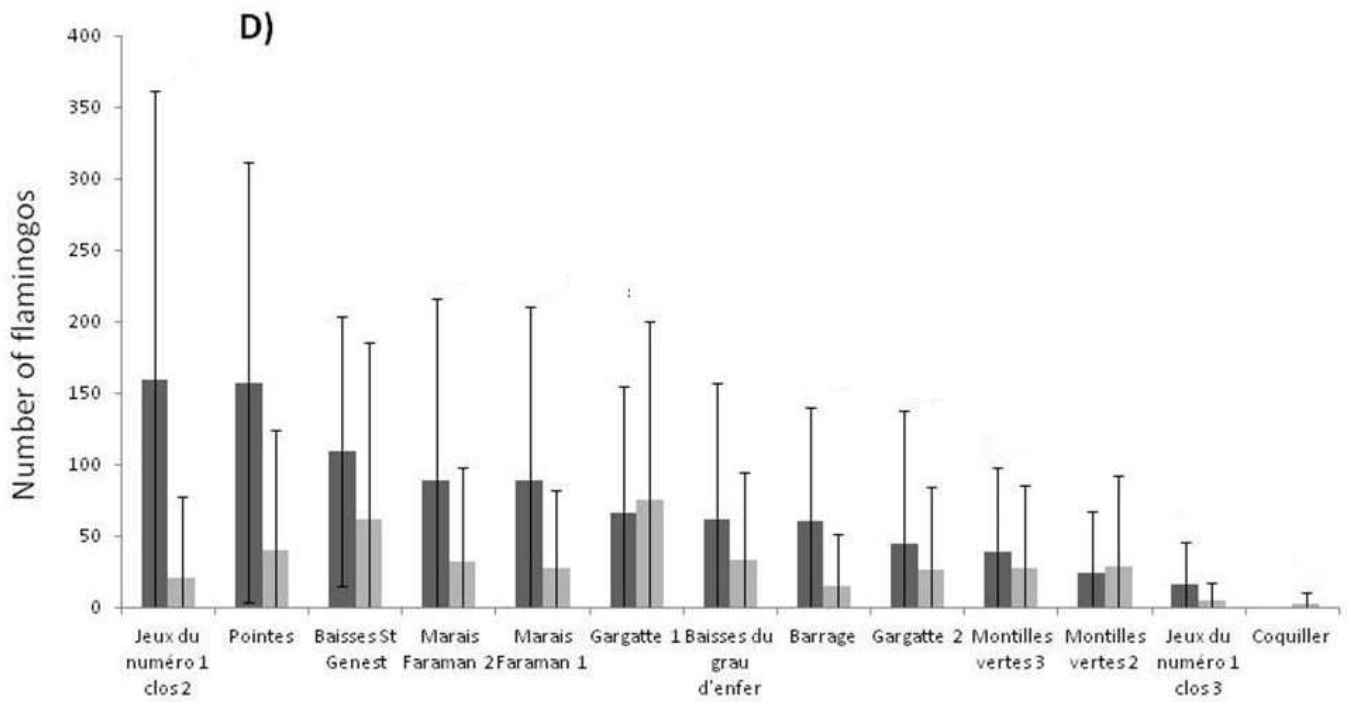
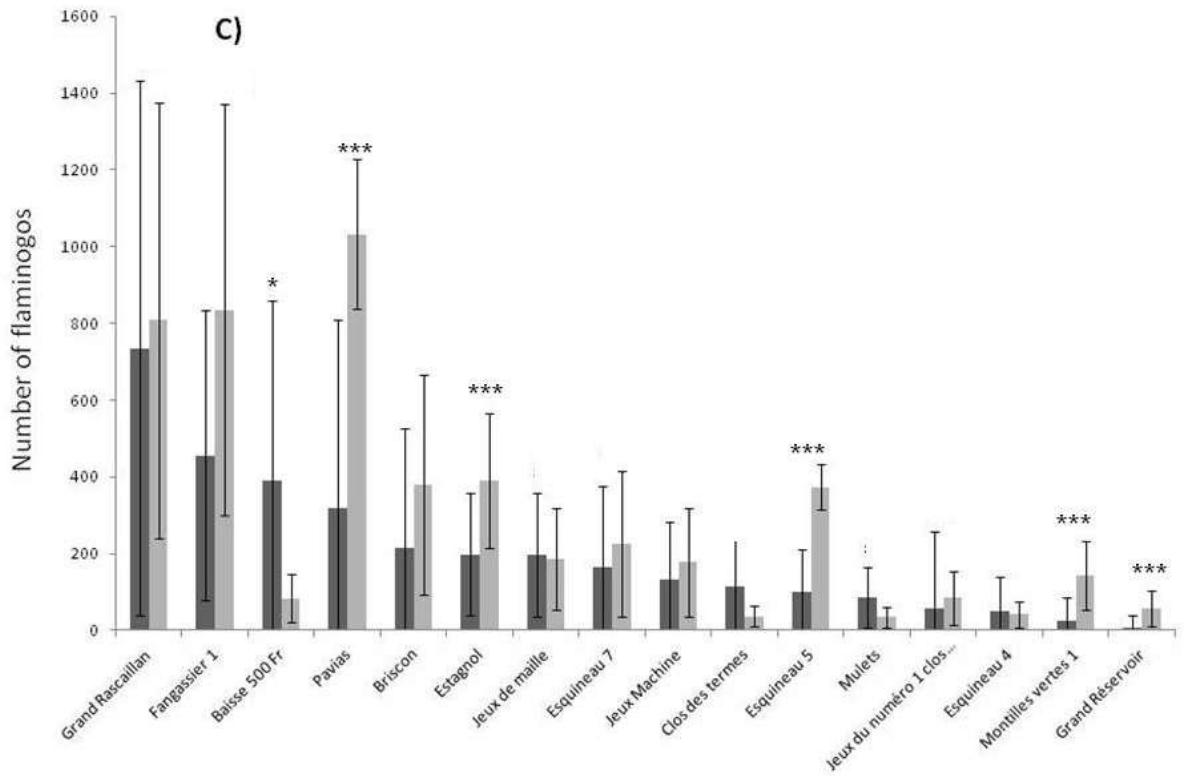
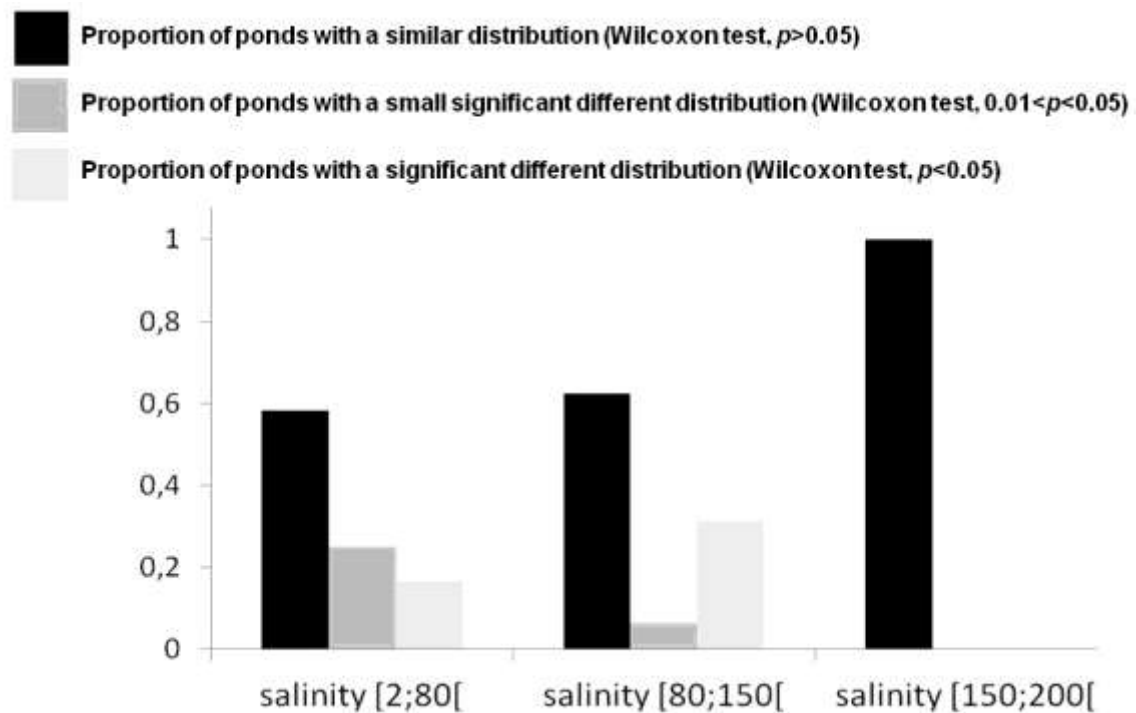


Figure V.9. Wilcoxon tests results for predicted versus observed flamingo distributions at ponds of the saltpans of Salin-de-Giraud grouped by salinity class.

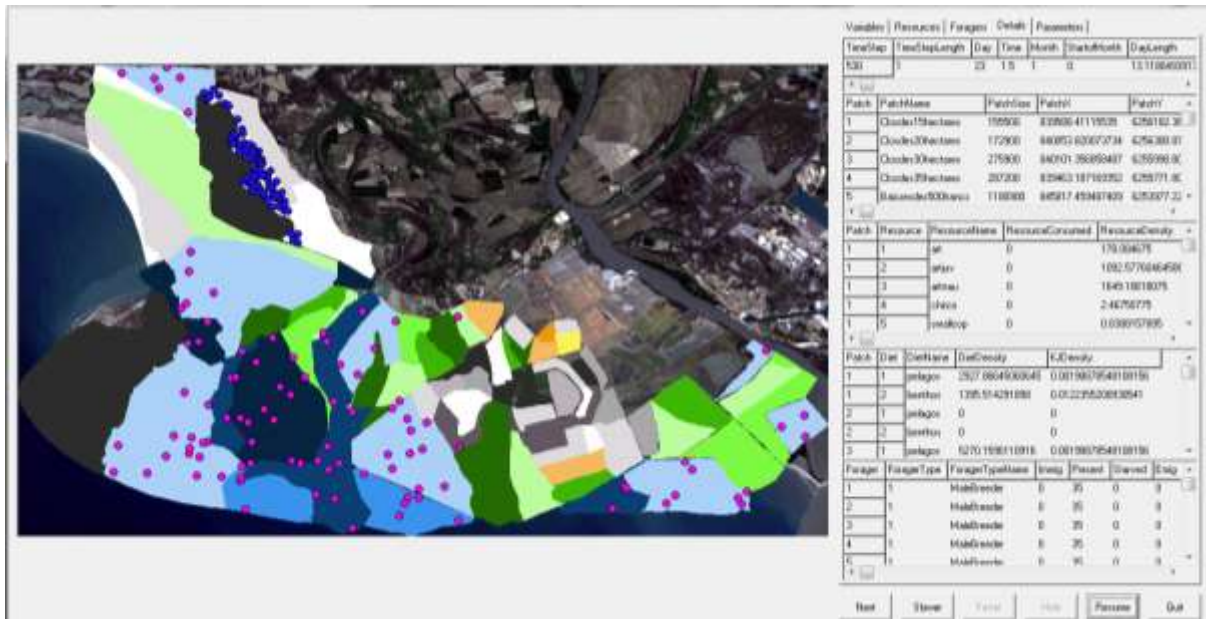


2. Model runs for breeders and minimum surface of saltpans needed to fulfill populational flamingo energy requirements

Using adjustments from the validation/calibration step, we first ran MORPH with environmental parameters as experienced by breeding flamingos in 2012 (Fig V.10). Survival probability was 100% and thus breeders managed to fulfill their own energy requirements and those of the chick. However, their daily time spent foraging reached 100% and their daily energy consumption reached 4980.28 kJ and 4930.66 kJ for males and females, respectively (Fig.V.11 and V.12). This is explained first, by the fact that the model required breeders to stay three consecutive days at the nest without feeding, which resulted in a rapid decrease of their body reserves, and second, by the additional energy requirements due to chick provisioning. Hence, when birds left the nest, their foraging time reached the maximum during the three following days to balance energetic loss.

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

Figure V.10. MORPH simulations on the saltpans of Salin-de-Giraud.



Female breeders are represented by the pink circles and male breeders by the blue ones. Both partners commute every 3 days between feeding and nesting site. On this representation, only females forage, while males are on incubation duty at the nest.

Figure V.11. Proportion of time spent feeding (%), A) for males, B) for females (average across 50 birds)

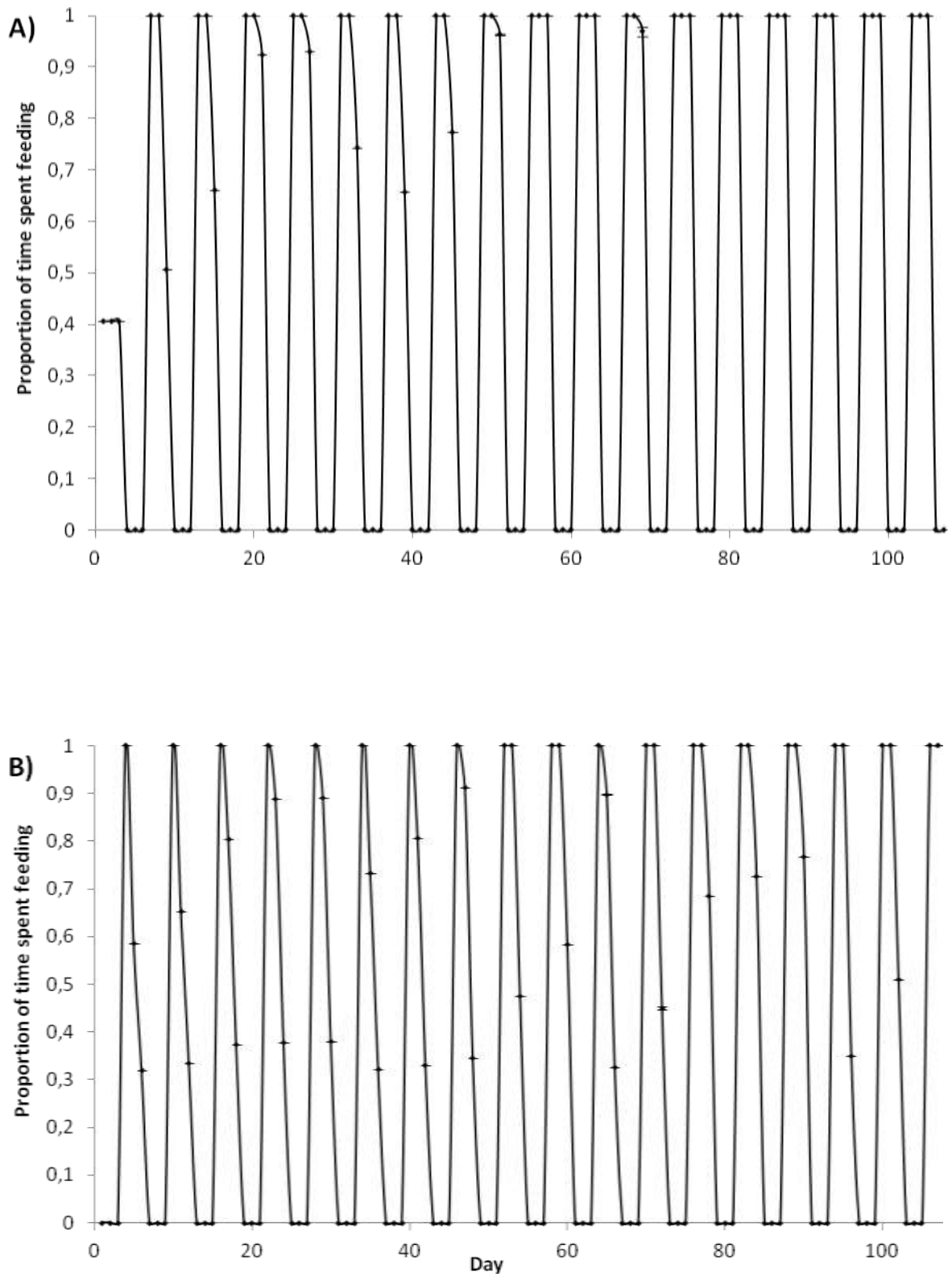
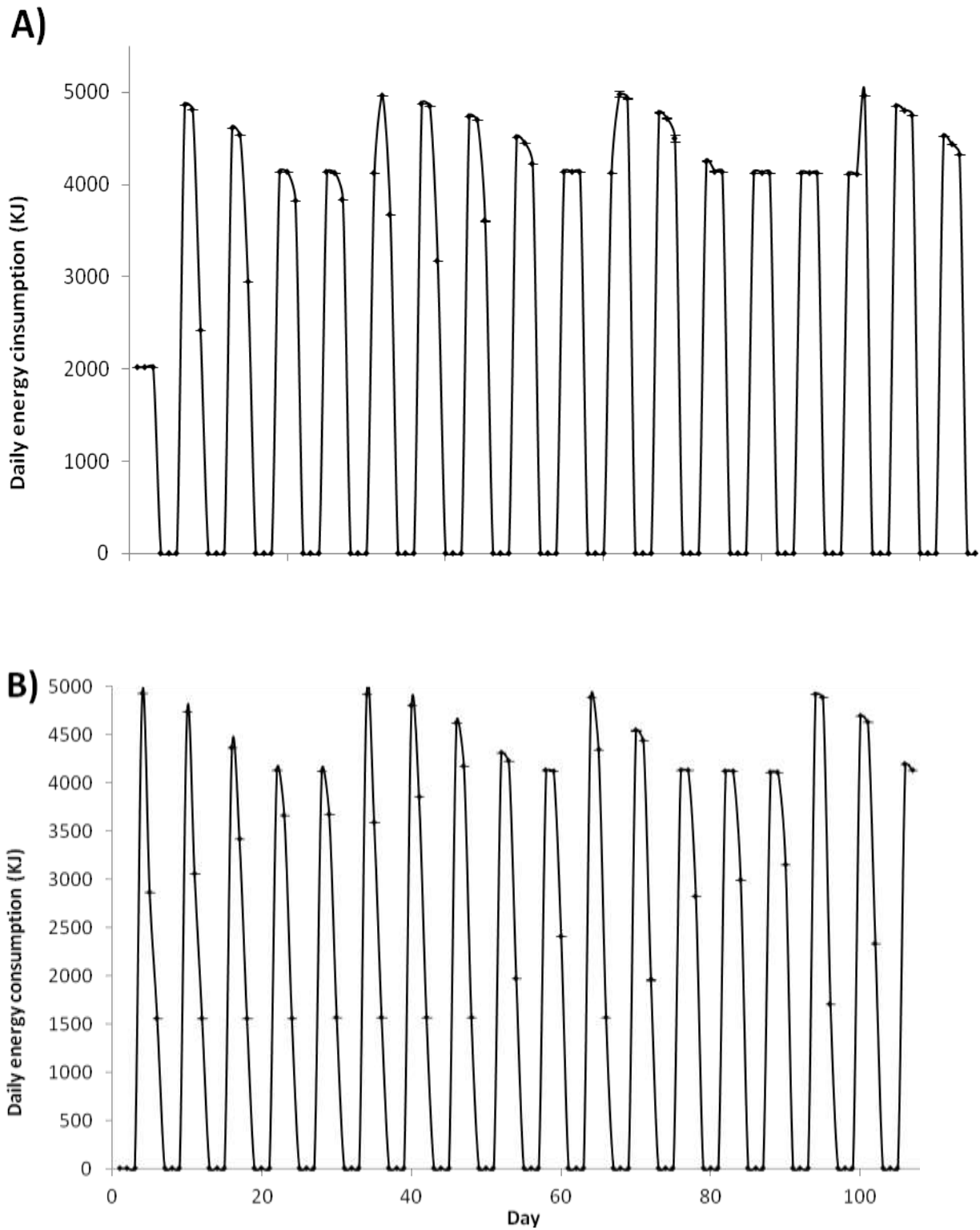


Figure V.12. Daily energy consumption rate (kJ) A) for males, B) for females (averaged across 50 birds).

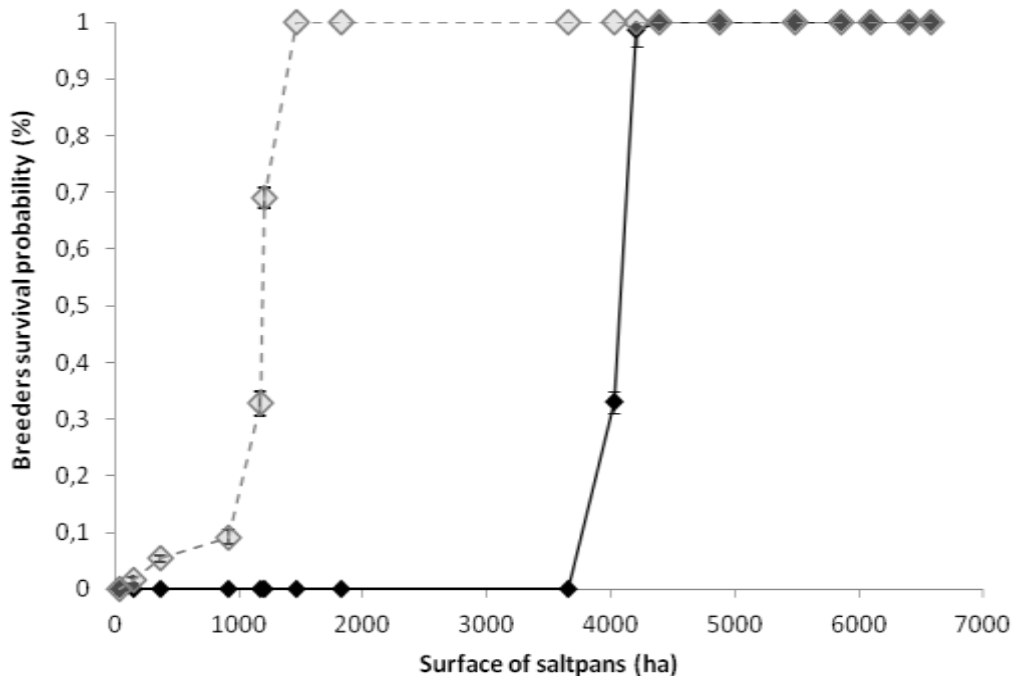


Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ; impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

In 2012, the total surface of the ponds the most used by flamingos (with a salinity between 2 and 150 g.l⁻¹) was 7,311.82 ha. When this surface was progressively decreased, male survival probability started to decrease below 1, for a surface of 4,200 ha, and became nil for a surface beyond 4,000 ha (which corresponds to a 45.29% reduction in saltpan surface area, **Fig. V.13**).

For female breeders, the survival probability started to decrease when the available saltpan surface was around 1,300 ha (**Fig. V.13**). Their survival probability reached zero for a surface below 900 ha (which correspond to a 87.70% reduction of available saltpan area). Hence flamingo breeders (both females and males) need 5,500 ha of ponds with a salinity between 2 and 150 g.l⁻¹ to fulfill their own energy requirements in addition to those of their chick.

Figure V.13. Saltpans surface and breeding adult flamingos survival probability.



In black for males, in grey for females

Discussion

Following MORPH's predictions, future management should consider to conserve approximately 5,500 ha of ponds (corresponding to 57% of the total surface of the saltpans) with a salinity comprised between 2 and 150 g.l⁻¹ to fulfill the energy requirements of the local population of 7,000 breeding flamingos, and those of their chicks. Beyond food availability and salinity, flamingos may prefer the largest ponds and those with a simple shape (Deville et al. unpublished data). Due to constraints for salt production, ponds with a salinity of [2;150[g.l⁻¹ are also the largest ones and most of time those with the simplest shape. These ponds characteristics are particularly appreciated by flamingos, certainly because they allow a better vigilance. Our results also suggest that breeding males could be more affected than breeding females by a decrease of the surface of the saltpans at Salin-de-Giraud. Indeed, as males being approximately 20% heavier than females (Johnson and Cézilly 2007), they need about 1.30 times more energy (Deville et al. in prep).

However, the estimated 4, 900 ha of critical flamingo saltpan habitat could be overestimated. Indeed, in our model breeders spend a very high proportion of their time foraging during a day (up to 100%) whereas direct observations suggest that they usually do not spend > 70% of their daily time foraging. Such discrepancy explains elevated modeled daily energy consumption, and could result from an overestimation of the additional cost due to chick provisioning.

Overall, flamingos preferentially use ponds with a salinity of [80;150[g.l⁻¹. This is probably explained by two main factors. First, *Artemias* represent the bulk of invertebrates in saltpans (e.g. 95.5 % of the biomass in the Odiel saltpans, Sanchez et al. 2006b) and they are much more abundant in ponds with a salinity between 80 and 150 g.l⁻¹ (Britton and Johnson 1987 and Rullmann et al. in prep). Second, flamingos have higher intake rates when foraging on invertebrates in the water column (Deville et al. 2013), where *Artemias* live. However, the

importance of ponds with a salinity between [80;150[g.l⁻¹ could be lower in winter, when *Artemias* are less abundant due to lower temperatures (Britton and Johnson 1987).

In our study area, the management of saltpans sold to the Conservatoire du Littoral will partially depend on the management of adjacent, active, sections of the commercial saltpans. At the moment (if we consider 2012, the year used in this study, as a reference of the current conditions in the saltpans), MORPH predicts that hydrological conditions allow 7,000 breeders to fulfill their energy requirements and those of their chick. Currently, the surface of ponds preferred by flamingos is similar across the two zones of Salin-de-Giraud (Conservatoire du Littoral: 3859.07 ha and commercially exploited saltpans: 3679.80 ha). Yet, anticipating the likely future management changes of the saltpans still active according to different economic and land use scenarios is an important issue. MORPH can be used to this end by quantifying how the former saltpans sold to the Conservatoire du Littoral could be used to balance potential losses of the saltpans still active.

Nevertheless, a more global approach about the conservation of flamingos facing human land use changes in the Camargue must include the numerous others foraging areas available to this species in the region. For instance, another important saltpan of 10 000 ha located about 40 km from the saltpans of Salin-de-Giraud is still active and economically viable. Moreover, in the Camargue flamingos are often observed foraging in brackish lagoons located outside of the saltpans and with salinities around 15 g.l⁻¹. Hence, even if the salt water of the saltpans at Salin-de-Giraud is really attractive for flamingos (because of abundant *Artemias*), flamingos can also rely on other foraging ponds. However, many invertebrates in brackish lagoons live in the sediment (Rullmann et al. in prep) where flamingos have a lower instantaneous feeding intake rate. Moreover, invertebrate densities are probably inferior to those of *Artemias* in saltpans (Sanchez et al. 2006b). Hence, the closure of the saltpans of Salin-de-Giraud will probably have negative effects on flamingo energetic gains.

*Proposed areas for improvement of MORPH applied to the system saltpans / flamingos in
Salin-de-Giraud*

MORPH has been globally well parameterized to study the effect of management changes in the saltpans of Salin-de-Giraud on the Greater flamingo. However, some adjustments could improve predictions. Here are five suggestions.

i) Salinity classes (Rullmann J. P. PhD thesis). These were chosen in accordance with another study performed at the same time as ours, on the distribution of aquatic invertebrates in the saltpans of Salin-de-Giraud. Inferring aquatic invertebrate diversity and biomass on the 12,000 ha of this saltpans is a huge work. This explains the necessity to divide ponds in five salinity classes. However, define only five salinity classes from 2 to 350 g.l⁻¹ might be too large to infer precisely food availability for flamingos (see for instance the high standard deviations of invertebrate densities on **Table V.1**). A next step would be to further refine food availability within smaller and more accurate salinity classes. Specifically, the link between salinity and invertebrates should be more detailed for the lowest salinity classes (Davis 2000). Indeed, invertebrate diversity and biomass vary most strongly within the salinity range of [2;80[g.l⁻¹ than within higher classes, containing more homogeneous invertebrate communities (Britton and Johnson 1987).

ii) Searching for a surface threshold before breeders die. In our case, as the same pond could belong to different salinity classes according to the month, we chose to consider together all ponds with a salinity comprised between 1 and 150 g.l⁻¹, in search for the threshold in available surface area needed to balance flamingo energy budgets. However, to narrow our search results, a more accurate approach would be to make finer distinctions within these two salinity classes, using improvements from the first proposal. This will give us more precise information on which ponds to preserve for flamingos.

Chapitre 5: Modélisation des changements de gestion dans les salins de Giraud ;
impacts sur la population nicheuse de flamants roses et recommandations

iii) Additional energy requirements due to chick provisioning. An important issue for this study is to improve our assessment of the energetic costs related to breeding. To infer the energy requirements of the chick without binding manipulations, an indirect method such as thermodynamic models could be used. These models, such as NicheMapper™ (Porter and Mitchell 2006) are based on the fundamental principles of thermodynamics to assess theoretical energy requirements (Kearney and Porter 2004, Kearney et al. 2008). Such thermodynamic equations have the advantage to be species-specific, and to allow assessing energy expenditure with limited manipulations (Fort et al. 2009, Fort et al. 2010). However, are the energy requirements of parents and chick always additional? Moreover, in our study chick energy requirements were assessed from growth curves of chicks raised in captivity, whose parents have unlimited access to food. This is obviously not always the case in the natural environment.

iv) Parents change-over every three days at the nest. Flamingos are long-lived birds favoring their long-term survival and avoiding excessive reproduction costs (Johnson and Cézilly 2007). Hence, a breeder which has not fulfilled his own energy requirements, will probably delay its return to the colony to feed the chick. At the Fangassier colony, successful breeders can leave the nest for four days and excessively long period of attendance at the nest have been recorded (up to nine days, Johnson and Cézilly 2007). In Fuente de Piedra, the most important Spanish colony, foraging areas are much further from the colony than in Salin-de-Giraud. In this colony, individual adults visit the breeding site every five days on average to feed their chicks, so twice longer than the average foraging trip duration at Salin-de-Giraud (Amat et al. 2005b). Hence, a better MORPH parameterization could be to let parents come back to the colony only when they have reached their targeted nutritional status.

v) Breeding phenology. Although we do not regard it as crucial, it might be beneficial to incorporate some level of stochasticity concerning the key dates of the breeding season (laying

date, hatching date and fledging date), in order to access how far it may diversify individual trajectories.

To conclude, this study shows how mechanistic models can efficiently quantify wild population viability facing land-use changes and bring objective metrics to advise land managers. In most regions of the world, land-use change due to economical activities must be accompanied by ecological compensation. The objective of compensation is to reach an 'no net loss' of biodiversity (Slootweg et al. 2010). Most of compensation measures rely on offset ratios. For example, a ratio of 3:1 means that 3 ha of wetland must be restored for each ha of natural wetland impacted or lost. However, offset ratios methods rarely pay attention to the dynamic character of natural areas and their role for far-ranging species (i.e. as foraging area, breeding site or resting place, Robb 2002). Only the surface is considered. Mechanistic models can be used to anticipate the impacts of land use changes on wild population dynamics and quantify the surface and its quality needed to compensate. For instance, Durell et al (2004) used MORPH to quantify the effects of an extension of the port at Le Havre (France) on the three main shorebird species that overwinter in the estuary of the river Seine, France. Specifically, the authors demonstrated an important negative effect of the forthcoming harbor extensions on the mortality rates and body condition of dunlins (*Calidris alpina*) and oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) from this area, and the necessity to create a buffer area to avoid disturbance to the birds. Here we also show that the effectiveness of the compensating saltpans for the Greater flamingo depends not only on its size but also in its quality.

Discussion et perspectives



En 1974, les chercheurs de la Tour du Valat (entre autres ici Alan Johnson) construisent des nids artificiels pour attirer les flamants sur l'îlot du Fangassier. Les flamants viendront effectivement se reproduire sur l'îlot mais construiront leur propre nid entre les nids artificiels. C'est le début d'une aventure réussie entre l'homme, l'industrie du sel et le flamant rose. Depuis, le flamant s'est reproduit chaque année sur le Fangassier (hormis deux années), l'îlot devenant ainsi l'un des principaux sites de reproduction de l'espèce dans le bassin Méditerranéen.

Discussion et perspectives

Etudier les impacts potentiels des changements de gestion dans les salins de Giraud sur la population de flamants roses a été un travail varié faisant appel à différentes méthodes et champs disciplinaires, tels que l'expérimentation animale, l'écophysiologie et la modélisation prédictive. Cette thèse a permis de montrer en quoi les salins sont des zones d'alimentation particulièrement intéressantes pour le flamant et de quantifier la surface et la qualité de salins nécessaires au maintien de l'effectif actuellement observé. Nos résultats ouvrent également de nouveaux axes de recherche à exploiter. Enfin, nous avançons quelques éléments de réflexion quant aux méthodes employées pour anticiper les impacts des changements d'affectation des terres sur les populations naturelles.

I. Rappel des principaux résultats

Le flamant, une espèce plus sensible qu'attendu à une diminution de la ressource alimentaire

La mesure de la réponse fonctionnelle [**Chapitre 1**] a montré que le flamant n'est pas capable d'ingérer de la nourriture proportionnellement à la densité présente (réponse non linéaire de type II ou III). De plus les densités de proies requises pour que l'espèce atteigne son taux d'ingestion maximal (environ 1 500 artémies par litre et 3 larves de chironomes par cm²) sont rarement présentes dans la nature. Une diminution de la ressource affecterait donc directement les performances alimentaires de l'espèce.

Les paramètres environnementaux importants dans la distribution des flamants dans les salins

- L'importance des proies contenues dans la colonne d'eau, notamment les artémies

Le taux d'ingestion du flamant est meilleur lorsqu'il se nourrit de proies contenues dans la colonne d'eau plutôt que de proies dans le sédiment (temps de manipulation plus faible et

Discussion et perspectives

taux de capture plus élevé comparés aux mêmes paramètres pour les larves de chironomes **[Chapitre 1]**. Ce résultat s'explique possiblement par une obstruction des lamelles par la boue.

- La salinité

Davantage de flamants sont observés dans les étangs de salinité [80;150[g.l⁻¹, certainement en raison de la biomasse maximale d'artémies qu'ils contiennent (Britton et Johnson 1987, Rullmann et al. en prep., **[Chapitre 4]**). La seconde classe la plus appréciée des flamants est la classe [2;80[g.l⁻¹. Dans cette dernière, il est probable que les flamants se nourrissent davantage de proies contenues dans le sédiment, plus riche en biomasse (e.g. plus importantes densités de larves de chironomes) que le sédiment des étangs de salinité [80;150[g.l⁻¹ (Rullmann et al. en prep).

- La forme des étangs

Les flamants sont davantage observés dans les étangs de forme géométrique simple. Ce type d'étang permet certainement une meilleure vigilance ainsi qu'un accès et un envol plus facile pour un oiseau de cette envergure se déplaçant souvent en groupe (Takekawa et al. 2006).

- La surface des étangs

Une augmentation de la surface peut avoir un effet positif sur le nombre de flamants pour les étangs dont la salinité n'est pas la plus appréciée par l'espèce ([150;200[et [200;280[g.l⁻¹). Par contre, aucun individu n'est présent dans les étangs de salinités extrêmes ([280;350[g.l⁻¹) et ce, quelle que soit sa surface. Ceci s'explique sans doute par les limites physiologiques d'extraction du sel mais également par des densités de proies plus faibles.

La détermination des besoins énergétiques des flamants en fonction des variables environnementales

Les flamants nécessitent en moyenne 1977,9 kJ.j⁻¹ [Chapitre 3]. Les mâles ont, quant à eux, besoin d'environ 21% d'énergie en plus que les femelles mais les deux sexes seraient affectés de la même manière par les variables environnementales (i.e. températures de l'air). Il est par ailleurs possible d'évaluer le nombre de proies moyen nécessaire à un flamant pour combler ses besoins énergétiques journaliers. Une artémie adulte valant 0,022 kJ et une larve de chironome 0,012 kJ, un flamant a besoin d'environ 90 000 artémies ou 165 000 larves de chironomes par jour pour combler ses besoins énergétiques (mâles et femelles confondus).

Les mâles seraient plus sensibles que les femelles à une diminution de la ressource alimentaire

D'après MORPH, les mâles nécessiteraient à eux seuls plus de trois fois plus de surface que les femelles pour combler leurs besoins énergétiques. Ils seraient donc plus sensibles à une diminution éventuelle des densités de proies dans les salins, certainement en raison de leurs besoins énergétiques plus élevés.

II. Recommandations et enjeux

1. Recommandations

D'après nos résultats, la gestion des salins de Giraud devra conserver une surface équivalente à environ la moitié des salins actuels (5 500 ha) de salinité comprise entre 2 et 150 g.l⁻¹. Bien qu'ici nous ayons considéré ensemble les deux classes de salinité [2;80[et [80;150[g.l⁻¹, l'idéal sera de privilégier les étangs de salinité [80;150[g.l⁻¹. Par ailleurs, la forme de l'étang semblant avoir un effet sur le nombre de flamants, il sera préférable de préserver les étangs de forme géométrique simple. Par contre leur proximité à des digues fréquentées et au village de

Discussion et perspectives

Salin-de-Giraud n'aura probablement pas d'impact sur le maintien de la population. L'îlot de reproduction se trouvant au cœur des salins, la distance des étangs à celui-ci ne devrait pas non plus affecter les flamants. Cette situation où les zones d'alimentation et la zone de reproduction sont à proximité n'est pas le cas pour l'ensemble des sites de reproduction du flamant dans le bassin méditerranéen. Sur le plus grand site de reproduction espagnol (Fuente de Piedra), les reproducteurs doivent en effet parcourir jusqu'à 150 km pour aller se nourrir (Amat et al. 2005), représentant probablement un coût énergétique non négligeable.

Actuellement, environ 7 000 ha d'étangs de salinité $[2;150[\text{ g.l}^{-1}$ sont à peu près équitablement répartis entre les anciens salins et les salins toujours actifs. Il conviendra donc de distinguer la gestion dans les anciens salins de la gestion dans les salins toujours actifs. Si ces derniers continuent à produire du sel, ils devraient assurer l'existence d'une surface d'environ 3 500 ha d'étangs de salinité appréciée par les flamants ($[2;150[\text{ g.l}^{-1}$). Par contre, en cas d'un changement de gestion important (e.g. culture de micro-algues, construction d'une ferme photovoltaïque ou simple arrêt de la production) entraînant une diminution de la surface des étangs de salinité $[2;150[\text{ g.l}^{-1}$, les anciens salins pourraient servir de surface d'ajustement pour contrecarrer les changements de gestion des salins aujourd'hui actifs. Si un changement d'activité doit avoir lieu, le nouveau gestionnaire des salins toujours actifs devra si possible centrer son activité sur les étangs les plus petits et actuellement les plus salés (i.e. $[200;280[$ et $[280;350[\text{ g.l}^{-1}$), moins attractifs pour l'espèce, afin de minimiser les impacts sur la population.

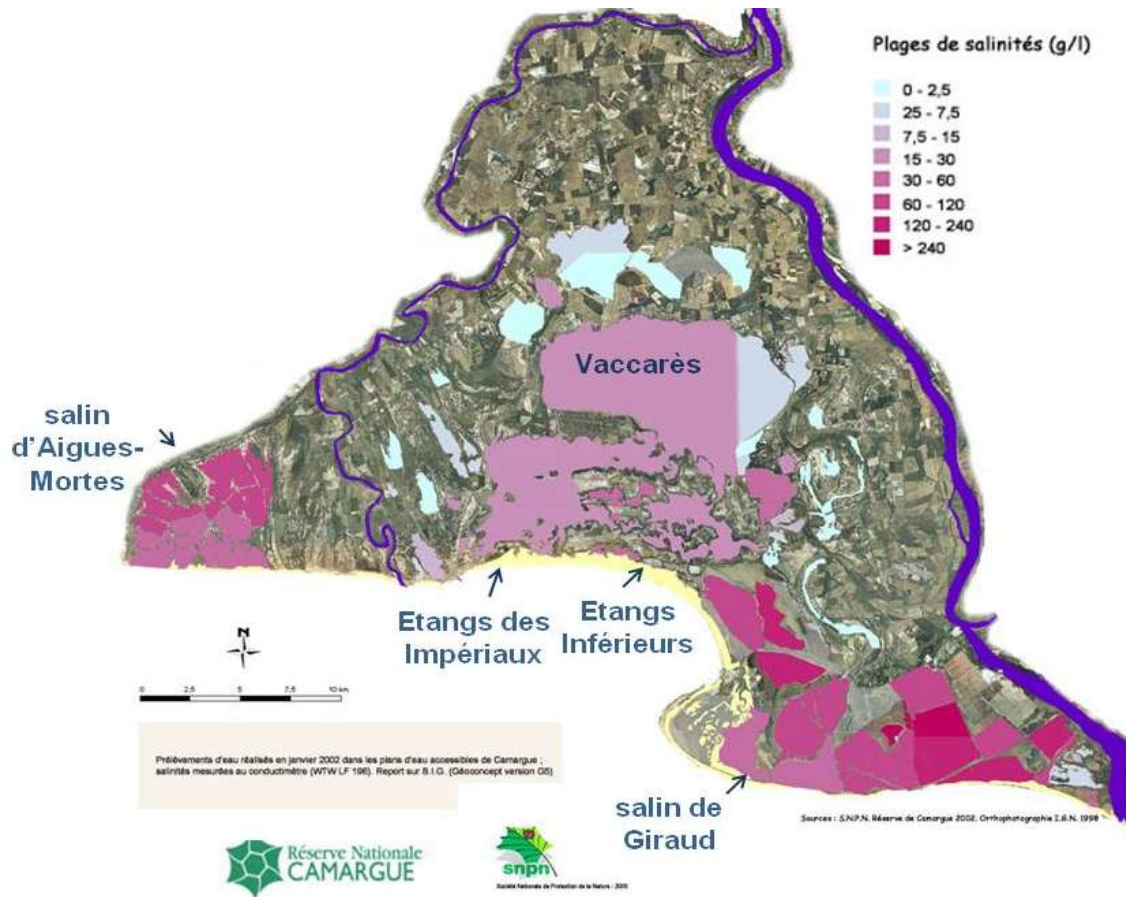
Une gestion même « optimale » des salins pour le flamant, ne pourra cependant être efficace sans considérer les zones d'alimentation situées hors salins, également déterminantes dans le succès reproducteur de l'espèce en Camargue. Par exemple, Béchet et al (2009) ont montré que le nombre de couples reproducteurs sur l'îlot du Fangassier augmente de 1146 ± 1081 suite à une augmentation de 10 cm du niveau d'eau du Vaccarès (plus grand étang de Camargue situé à 5 km au nord-ouest des salins).

Discussion et perspectives

Ceci dit, même si la salinité n'est pas optimale pour le flamant ($[80;150[\text{ g.l}^{-1}$) et qu'elle diminue fortement (surtout dans les anciens salins où l'eau pourrait s'adoucir par une mise en eau via des canaux d'irrigation), cela pourrait ne pas constituer un problème fondamental, les flamants pouvant facilement se nourrir d'autres proies présentes dans des étangs d'eau saumâtre et même d'eau douce (même si cela pourrait réduire leurs performances alimentaires). Le flamant est en effet une espèce opportuniste qui tire partie de l'abondance de ressources alimentaires, comme c'est le cas pour l'artémie dans les salins, particulièrement abondante en période de reproduction. C'est également le cas lorsque le flamant va se nourrir dans les rizières au moment du semis en mai (Tourenq et al. 2001). En hiver, la diminution drastique des artémies (en raison de la chute des températures) conduit les flamants à se nourrir dans des étangs moins salés, y compris hors salins (comme le Vaccarès, les étangs des Impériaux et les étangs « inférieurs » dont la surface totale est d'environ 12 000 ha, Britton et Johnson 1987, voir **Carte 5**). En Camargue, les reproducteurs vont se nourrir dans des étangs situés jusqu'à 70 km de la colonie (Béchet et al. 2009). L'idéal serait donc de paramétrer le modèle MORPH à l'échelle de la Camargue, pour savoir dans quelles mesures les étangs situés hors salins pourraient compenser une perte partielle ou complète des salins de Giraud.

Carte 5. Localisation et salinités de la majorité des étangs en Camargue (salinités de janvier 2002).

(source : Réserve Nationale de Camargue, adaptation)



La gestion des salins de Giraud en étangs artificiellement salés (et donc favorables aux flamants) est relativement récente. Au 19^{ème} siècle, le réseau de digues était embryonnaire et les étangs présentaient sans doute des salinités plus faibles (proches de celle de la mer, autour de 35 g.l⁻¹) et certains, comme Beauduc, St Anne, le Grand Rascaillan et une partie du Vaisseau pouvaient totalement être secs en été (Gourret 1897; Tour du Valat 2012). Même si les inventaires de cette époque sont épars et qu'il est difficile de donner des chiffres exacts, des flamants étaient pourtant bien présents, même si les effectifs étaient probablement plus faibles

Discussion et perspectives

(Gallet 1949). Ainsi, avant d'être gérés en salins commerciaux, les salins de Giraud étaient constitués de lagunes saumâtres mises en eau au grès des pluies et des entrées d'eau marine. Mais cette mise en eau naturelle est rendue plus difficile aujourd'hui en raison du cloisonnement des étangs et des digues présentes sur le front de mer. La nouvelle gestion des salins devra donc composer avec des contraintes issues du temps de la production de sel, tout en essayant de revenir à un système plus naturel (notamment via le décroisonnement de certains étangs et l'utilisation de brèches laissant entrer de l'eau marine).

Enfin, une gestion favorisant le flamant pourra certainement être favorable à d'autres espèces patrimoniales spécialistes des milieux salins parmi lesquels le goéland railleur (*Chroicocephalus genei*). Cette espèce protégée se nourrit en partie d'artémies en période estivale. On constate une récente diminution locale des effectifs en Camargue pour diverses raisons (Tour du Valat, données non publiées), dont possiblement la ressource alimentaire. Au contraire, une gestion favorisant les étangs salés (>35 g.l⁻¹ environ) pourrait probablement diminuer la diversité et l'abondance d'oiseaux plus généralistes comme cela a été observé dans des salins du sud-est de l'Espagne (Paracuellos et al. 2002). De nombreux limicoles et espèces d'oiseaux plongeurs se nourrissent en effet plutôt de larves d'insectes, plus nombreuses dans la vase des étangs saumâtres. Ces espèces ne sont probablement pas non plus adaptées à des concentrations élevées de sel. Dans les salins d'Hyères par exemple (Var, superficie de 900 ha), vendus au Conservatoire du Littoral en 2001, le choix de gestion est de favoriser les faibles salinités (entre 15 et 35 g.l⁻¹) afin d'avantager un plus grand cortège d'espèces (Comité local de gestion des terrains du Conservatoire du Littoral, 2005). Le fonctionnement actuel de ces salins est plus naturel que celui de salins actifs, mais les gestionnaires continuent à assurer la mise en eau par des moyens artificiels (pompes, digues, canaux) directement par de l'eau de mer.

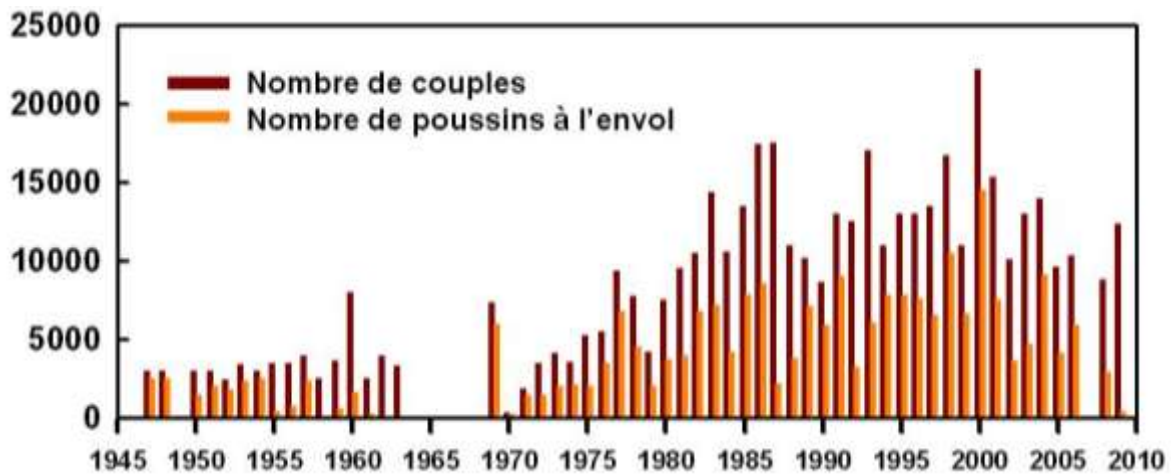
2. Enjeux actuels pour la conservation du flamant

La population méditerranéenne des flamants roses est en expansion, en particulier grâce à la croissance des effectifs de l'ouest du bassin, notamment la Camargue (Johnson et Cézilly 2007). Mais l'espèce ne niche que sur un nombre limité de sites, le principal enjeu aujourd'hui reste la protection des colonies (Johnson et Cézilly 2007).

L'importante chute des effectifs dans la première moitié du 20^{ème} siècle en région méditerranéenne était en effet essentiellement due à la raréfaction d'îlots de reproduction et au dérangement des colonies (dérangements aérien et prédation des œufs et des poussins par les Goélands leucophées *Larus michahellis* notamment, Gallet 1949). Le succès de reproduction était très aléatoire, aucun îlot artificiel permanent et protégé n'existant à l'époque, l'espèce ne bénéficiant à ce moment là d'aucun statut de protection. Depuis les années 70, le statut de protection de l'espèce combiné aux nombreuses actions de conservation de ses habitats de reproduction (suivis détaillés des colonies, accès limité aux îlots de reproduction avec interdiction de survols à proximité) limitent les menaces sur les sites de reproduction. Ces actions, menées tout d'abord en Camargue, puis plus tard en Espagne (depuis 1986) et en Italie (depuis les années 90), ont conduit à une augmentation notable des effectifs (voir **Fig. 2** pour l'augmentation du succès reproducteur en Camargue depuis les années 70). L'espèce a même colonisé de nouveaux habitats dans les années 90 (Johnson et Cézilly 2007) dont certains où elle niche aujourd'hui (Johnson 2000). La population de l'ouest méditerranéen représente aujourd'hui 1/5^{ème} de la population mondiale. Cette situation ne peut se maintenir qu'en raison de la protection et de la surveillance de nombreuses colonies dans tout le bassin méditerranéen.

Figure 2. Evolution du succès de reproduction en Camargue depuis 1945.

(source : Béchet et Johnson, données non publiées)



Mais l'augmentation des effectifs de flamants n'indique en rien que l'espèce bénéficie d'un environnement sain et préservé de toute pression humaine. L'exploitation des ressources naturelles (e.g. projet d'extraction de la soude sur le lac Natron en Tanzanie), la construction de barrages et de retenues colinéaires (e.g. Iriki au Maroc, lacs du centre de la Turquie) ou encore la pollution de sites d'importance majeure pour le flamant (lac Nakuru au Kenya) menacent l'intégrité des habitats et de l'espèce. En Camargue, en 2013, des molécules interdites utilisées en agriculture ont été retrouvées dans des canaux d'irrigation et dans les eaux du Vaccarès (La Provence, janvier 2013).

Enfin, la destruction continue des zones humides, pour l'urbanisation ou la construction d'infrastructures, constitue une menace permanente pour le flamant. Les aménagements portuaires par exemple ont particulièrement affecté le golfe de Fos et l'étang de Berre (Bouches-du-Rhône) ainsi que les estuaires de la Loire et de la Seine où 75% de la superficie en zones humides ont été détruits (eaufrance 2010).

III. Implications

1. Les salins en région méditerranéenne

A la fin des années 90 dans le bassin méditerranéen, sur les quelques 155 salins présents, 64 avaient cessé leur activité et 11 ont été transformés (Sadoul et al. 1998). Beaucoup ont été convertis partiellement ou complètement en piscicultures ou ostréicultures (Amat et al. 2005a, Dias 2009) avec une prise en compte limitée des enjeux de biodiversité (voir **Carte 6** pour la répartition de ces salins à la fin des années 90).

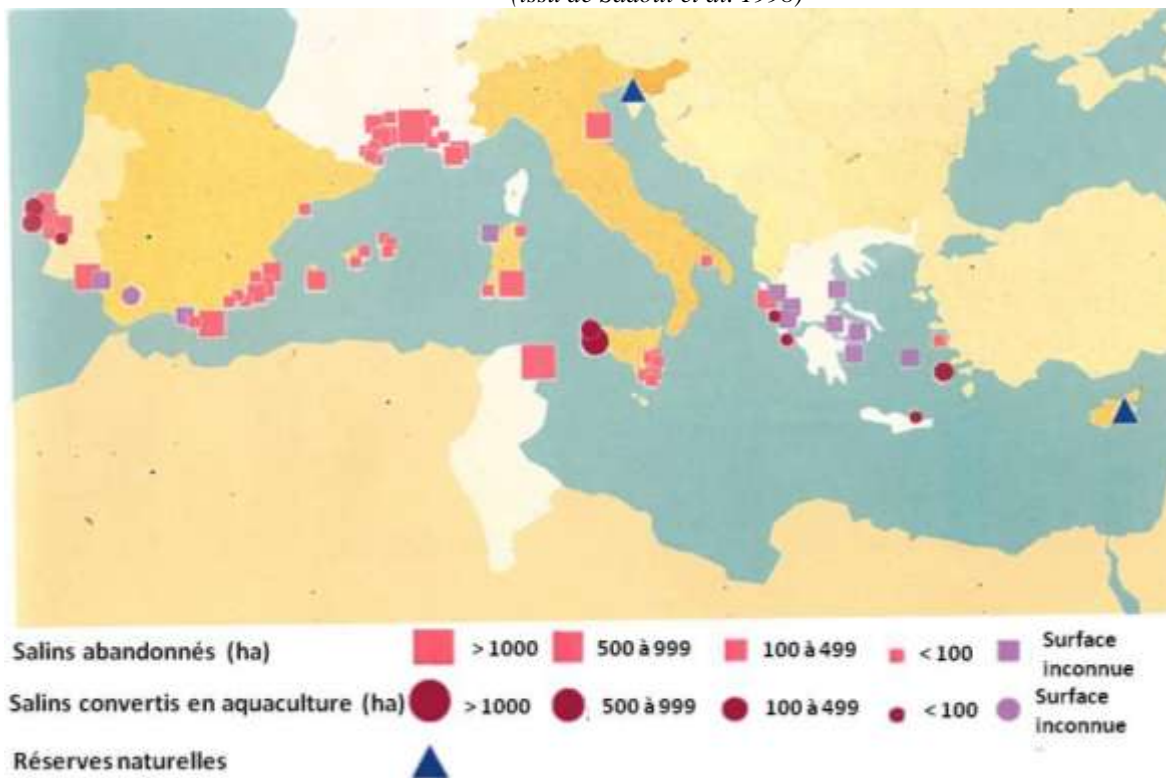
Les études existantes sur les conséquences de la reconversion ou de l'abandon de salins font essentiellement état de l'utilisation de l'habitat par les différents cortèges d'oiseaux (Takekawa et al. 2001, Paracuellos et al. 2002, Warnock et al. 2002, Takekawa et al. 2006). La plupart de ces études mettent en avant les paramètres environnementaux importants pour expliquer la distribution de l'avifaune dans un salin. Les plus déterminants, souvent identiques, sont la salinité, la surface et la profondeur des étangs (Takekawa et al. 2001, Paracuellos et al. 2002, Warnock et al. 2002, Takekawa et al. 2006). Sur cette base, les auteurs ne peuvent faire de recommandations quantifiées. Ils apportent quelques recommandations de gestion très générales, sans s'intéresser à des espèces en particulier. Ils conseillent notamment de maintenir des étangs de salinités et de profondeurs variées pour pérenniser les différentes utilisations des salins par les différents cortèges d'espèces mais sans plus de détails, laissant ainsi les gestionnaires sans données quantifiées et localisées sur le terrain (Takekawa et al. 2006, Dias 2009). A notre connaissance, il n'existe donc pas de modélisation prédictive appliquée à la gestion de salins abandonnés ou en reconversion.

Pourtant, une gestion efficace de ces salins visant à améliorer leur attractivité pour les oiseaux d'eau demande une meilleure compréhension de la réponse des espèces à différents scénarios de gestion. La modélisation mécaniste, s'adaptant à chaque cas d'étude, permet de

Discussion et perspectives

comprendre de manière fine l'utilisation d'un salin par différentes espèces et de conseiller sur cette base la meilleure gestion à adopter en quantifiant la surface et la qualité des étangs requis par espèce ou type d'espèces. De plus, ces modèles sont des outils attractifs permettant un support visuel de discussion avec les gestionnaires en testant notamment les conséquences de différents scénarios. Dans les cas de salins combinant pisciculture et saliculture, une combinaison intelligente de l'utilisation des étangs pour chacune des activités permettrait une meilleure cohabitation entre activités économiques et présence de l'avifaune.

Carte 6. Salins abandonnés et salins convertis en aquaculture dans le bassin méditerranéen à la fin des années 90.
(issu de Sadoul et al. 1998)



2. Intérêts de la modélisation prédictive

La modélisation prédictive, au-delà des données quantifiées apportées sur la dynamique des populations naturelles en fonction de différents scénarios de gestion, est un outil qui présente de nombreux autres avantages et champs d'application.

Cette approche est particulièrement intéressante dans le cadre de la mise en place des mesures compensatoires. En effet, de simples relevés de terrain et des suivis descriptifs ne suffisent pas à être efficaces dans la gestion de la biodiversité (Sutherland 2006). Les bureaux d'études rassemblent en permanence une quantité importante de données de terrain qui constitueront les données sur lesquelles seront décidées les mesures compensatoires. Il serait plus judicieux d'intégrer ces données à des modèles prédictifs pour mieux comprendre les conséquences d'un projet sur la dynamique des populations naturelles et apporter des mesures basées sur des prédictions quantifiées et localisées sur le terrain (Durell et al. 2005).

La modélisation prédictive permet en outre de disposer d'un outil scientifique attractif dans le cadre d'une gestion participative avec les décideurs mais également avec la population locale. La modélisation prédictive peut en effet permettre de faire discuter les acteurs locaux autour des conséquences de différents scénarios socio-économiques sur le milieu. Intégrer les aspects socio-économiques et les acteurs locaux dans la gestion de la biodiversité et la collecte des données peut être déterminant en termes d'impact sur les prises de décision (Danielsen et al. 2010).

Enfin, la modélisation prédictive constitue un support de discussion attractif et pertinent à destination des politiques pour guider au mieux leurs choix. A large échelle, cette approche pourrait aider les décideurs à avoir une action cohérente dans les choix d'affectation des terres, dont l'inscription de sites à protéger dans les textes et les conventions internationales.

Discussion et perspectives

Dans le cas des salins par exemple, la modélisation prédictive, une fois l'ensemble des données rassemblées, pourrait aider à dessiner la liste des salins à protéger prioritairement. En s'appuyant tout d'abord sur de la modélisation corrélative à grande échelle pour cibler les zones géographiques à enjeux en fonction des zones d'importance majeures pour l'avifaune (e.g. haltes migratoires, sites de reproduction, sites d'alimentation). Puis dans un second temps, la modélisation mécaniste permettrait d'affiner le choix des étangs à protéger à une échelle géographique plus fine. Ce travail pourrait constituer un inventaire des salins à protéger en priorité à l'échelle du bassin méditerranéen pour proposer une liste de zones humides prioritaires y compris dans les conventions internationales.

L'IUCN prépare d'ailleurs une liste rouge des écosystèmes. Celle-ci pourrait s'appuyer sur de la modélisation prédictive pour cibler les zones importantes à protéger par type d'espèces sensibles. Il sera toutefois important de ne pas avoir une vision figée des écosystèmes à protéger mais veiller à utiliser la modélisation prédictive comme outil dynamique pour s'adapter aux changements globaux qui conduisent parfois à des modifications plus ou moins importantes de la distribution des espèces (Thomas et al. 2004).

Il faudra cependant arriver à parfaire ces modèles pour qu'ils deviennent des arguments et des outils de gestion essentiels et systématiques. Mais dans un monde globalisé, pour être efficaces et pertinents vis-à-vis des politiques et des industriels, ces outils devront intégrer d'autres variables d'entrée que les seuls paramètres écologiques du milieu.

3. De la modélisation prédictive à la modélisation intégrative pour une meilleure efficacité des choix de gestion

Les modèles prédictifs classiques en écologie (mécanistes et corrélatifs) n'intègrent que des variables environnementales et biologiques propres à l'espèce étudiée. Il est néanmoins peu réaliste de conclure sur des choix de gestion sans intégrer des variables d'entrée autres que

Discussion et perspectives

celles purement écologiques. Un projet de gestion de la biodiversité, quel qu'il soit, ne peut en effet être détaché des facteurs économiques, sociaux ou encore politiques ainsi que des échelles spatio-temporelles auxquelles ces derniers agissent (comme l'échelle d'attribution des enveloppes financières, Berkes 2007). Ainsi, une démarche intégrative prenant en compte l'ensemble de ces composantes (environnementales, sociales, politiques et financières) sera plus à même qu'une démarche écologique seule à répondre aux différents enjeux tout en permettant à la population locale de s'approprier un projet de conservation.

Dans le cas des salins de Giraud par exemple, il sera important de tenir compte d'autres paramètres que les seuls paramètres environnementaux pour la réussite du projet de conservation. En effet, des activités autres que la production de sel y étaient pratiquées avant la vente au Conservatoire du Littoral telles que la chasse ou la pêche. De nombreux habitants du village de Salin-de-Giraud et des environs y avaient un droit de passage pour accéder au front de mer. Aujourd'hui ces activités perdurent mais sont davantage réglementées, pouvant faire l'objet de mécontentements parmi la population locale. D'autres activités pourraient également y avoir leur place comme la création de sentiers nature destinés au grand public. La gestion du site devra également tenir compte de contraintes économiques concernant des travaux à réaliser (e.g. rupture ou construction de digues, acheminement de canaux d'irrigation) et d'éventuels besoins humains (e.g. gardes).

Parmi les différents paramètres autres qu'environnementaux, le paramètre économique est un facteur particulièrement décisif dans la mise en place de projets de conservation. Il est en effet nécessaire de connaître la stratégie optimale d'allocation de la ressource financière à court et long terme en fonction de différents scénarios socio-économiques (McBride et al. 2007). Cette approche permet d'inclure une source d'incertitude qui pourrait compromettre le résultat en termes de conservation. Cette incertitude provient essentiellement d'une économie globalisée, de plus en plus financiarisée qui se projette le plus souvent à court ou moyen terme alors que la conservation de la biodiversité est basée sur une vision à long terme (Arponen et al. 2010).

Discussion et perspectives

Des approches intégratives testant les conséquences de différents scénarios en termes de conservation de la biodiversité ont déjà été testées à large échelle, comme par exemple à l'échelle européenne dans le cadre du consortium EURURALIS (Westhoek et al. 2006). Ce dernier est destiné à fournir aux décideurs européens un outil pour discuter de l'utilisation future des terres en fonction de données scientifiques et de différents scénarios économiques. Les politiques économiques et environnementales, bien qu'en continuel renouvellement, sont en effet très en retard sur les progrès des connaissances en sciences de la conservation (Mooney et Mace *op.cit.*). Ceux-ci ne sont donc que très rarement intégrés dans les prises de décision. Verboom et al (2007) se sont intéressés dans le cadre d'EURURALIS aux conséquences de différentes perspectives socio-économiques en Europe sur la conservation de la biodiversité. Ils ont pour cela combiné des modèles testant les effets des facteurs environnementaux avec des modèles sociaux-économiques pour obtenir des données à destination des politiques et des aménageurs.

IV. Conclusion

Les modèles prédictifs sont des outils pertinents permettant de tester l'impact des modifications des habitats sur les populations naturelles mais qui aujourd'hui encore restent en majorité cantonnés à la seule sphère scientifique. Dans cette étude, un modèle mécaniste individu-centré, MORPH, a été appliqué pour tester les conséquences des changements de gestion dans les salins de Giraud sur la population nicheuse de flamants roses. Un outil flexible, bien que nécessitant quelques améliorations, a ainsi été mis au point. Il pourra tester l'impact de différents scénarios d'utilisation des salins de Giraud sur la population nicheuse de flamants. Il constituera également un outil de réflexion et de gestion à destination des gestionnaires, des politiques, des industriels et des locaux pour la gestion de ce site en pleine mutation. Les changements qui s'opèrent actuellement dans les salins de Giraud devraient toutefois avoir des

Discussion et perspectives

conséquences limitées sur la population de flamants à condition que la gestion garantisse une mise en eau des étangs (du moins en partie) ainsi qu'une unité fonctionnelle et paysagère. Cependant, il existe des choix de gestion qui pourront optimiser le site en tant que zones d'alimentation pour le flamant.

Les salins sont des habitats idéaux pour les flamants et ont eu une influence considérable sur la répartition de l'espèce dans la région méditerranéenne, la moitié des colonies se trouvant aujourd'hui dans ce type d'habitat (Johnson et Cézilly 2007). Face à la dégradation généralisée des zones humides naturelles, le maintien des anciens salins en vaste unité paysagère gérée par des structures de protection de la nature sera d'une importance majeure pour le flamant mais également pour de nombreuses autres espèces patrimoniales. Mais l'avenir des flamants ces 50 prochaines années sera inséparable du maintien de la fonctionnalité de l'ensemble des zones humides (artificielles et naturelles) dont dépend non seulement cette espèce emblématique mais également tout un ensemble de services qu'elles fournissent à l'homme (Zedler and Kercher 2005).

Bibliographie

Bibliographie

- Abraham, K. F., R. L. Jefferies, and R. T. Alisauskas. 2005. The dynamics of landscape change and snow geese in mid-continent North America. *Global Change Biology* **11**:841-855.
- Abrahams, M. V. 1989. Foraging guppies and the ideal free distribution, the influence of information on patch choice. *Ethology* **82**:116-126.
- Agency, U. E. P. 2001. AQUATOX for Windows: A Modular Fate and Effects Model for Aquatic Ecosystems-Volume 3: Model Validation Reports Addendum: Formulation, Calibration, and Validation of a Periphyton Submodel for AQUATOX Release 1.1. EPA-823-R-01-008, Washington, DC.
- Amat, F., F. Hontoria, O. Ruiz, A. J. Green, F. Hortas, J. Figuerola, and F. Hortas. 2005a. The American brine shrimp as an exotic invasive species in the western Mediterranean. *Biological Invasions* **7**:37-47.
- Amat, J. A., M. A. Rendon, M. Rendon-Martos, A. Garrido, and J. M. Ramirez. 2005b. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: Linking connectivity to biological processes. *Biological Conservation* **125**:183-192.
- America, T. N. R. A. o. 2012. Dollars: From Hunters, for Wildlife. hservices.nra.org.
- Analitis, A., K. Katsouyanni, A. Biggeri, M. Baccini, B. Forsberg, L. Bisanti, U. Kirchmayer, F. Ballester, E. Cadum, P. G. Goodman, A. Hojs, J. Sunyer, P. Tiittanen, and P. Michelozzi. 2008. Effects of Cold Weather on Mortality: Results From 15 European Cities Within the PHEWE Project. *American Journal of Epidemiology* **168**:1397-1408.
- Anderson, M. J., and S. A. Williams. 2010. Why Do Flamingos Stand on One Leg? *Zoo Biology* **29**:365-374.
- Anderson, R. P., D. Lew, and A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* **162**:211-232.
- Araujo, M. B., M. Cabeza, W. Thuiller, L. Hannah, and P. H. Williams. 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* **10**:1618-1626.
- Araujo, M. B., and A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* **33**:1677-1688.
- Araujo, M. B., and M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:42-47.
- Araujo, M. B., and A. T. Peterson. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* **93**:1527-1539.
- Arengo, F., and G. A. Baldassarre. 1995. Effects of food density on the behavior and distribution of nonbreeding American Flamingos in Yucatan, Mexico. *Condor* **97**:325-334.
- Arponen, A., M. Cabeza, J. Eklund, H. Kujala, and J. Lehtomaki. 2010. Costs of Integrating Economics and Conservation Planning. *Conservation Biology* **24**:1198-1204.
- Arzel, C., M. Guillemain, D. B. Gurd, J. Elmberg, H. Fritz, A. Arnaud, C. Pin, and F. Bosca. 2007. Experimental functional response and inter-individual variation in foraging rate of teal (*Anas crecca*). *Behavioural Processes* **75**:66-71.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* **200**:1-19.
- Badii, M. H., E. Hernandez-Ortiz, A. E. Flores, and J. Landeros. 2004. Prey stage preference and functional response of *Euseius hibisci* to *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* **34**:263-273.
- Bagnolini, C. 2006. La réintroduction pionnière des vautours en France. *Les actes du BRG* **6**:299-302.
- Bailey, R. M. 1955. Differential Mortality from High Temperature in a Mixed Population of Fishes in Southern Michigan. *Ecology* **36**:526-528.

Bibliographie

- Baldi, G., and J. M. Paruelo. 2008. Land-Use and Land Cover Dynamics in South American Temperate Grasslands. *Ecology and Society* **13**.
- Ballesteros-Mejia, L., I. J. Kitching, and J. Beck. 2011. Projecting the potential invasion of the Pink Spotted Hawkmoth (*Agrius cingulata*) across Africa. *International Journal of Pest Management* **57**:153-159.
- Bamstedt, U., and K. S. Tande. 1985. Respiration and Excretion Rates of *Calanus-Glacialis* in Arctic Waters of the Barents Sea. *Marine Biology* **87**:259-266.
- Barbet-Massin, M., F. Jiguet, C. H. Albert, and W. Thuiller. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution* **3**:327-338.
- Barbraud, C., A. R. Johnson, and G. Bertault. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology* **72**:246-257.
- Barnhisel, D. R., and W. C. Kerfoot. 2004. Fitting into food webs: Behavioral and functional response of young lake trout (*Salvelinus namaycush*) to an introduced prey, the spiny cladoceran (*Bythotrephes cederstroemi*). *Journal of Great Lakes Research* **30**:300-314.
- Bartoldus, C. C. 1999. A comprehensive review of wetland assessment procedures: a guide for wetlands practitioners. Environmental Concern, Inc. St Michaels, MD. 196pp.
- Baselga, A., and M. B. Araujo. 2009. Individualistic vs community modelling of species distributions under climate change. *Ecography* **32**:55-65.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* **18**:1482-1491.
- Beaumont, L. J., R. V. Gallagher, P. O. Downey, W. Thuiller, M. R. Leishman, and L. Hughes. 2009. Modelling the impact of Hieracium spp. on protected areas in Australia under future climates. *Ecography* **32**:757-764.
- Beaumont, L. J., and L. Hughes. 2002. Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Global Change Biology* **8**:954-971.
- Bech, C., K. Johansen, and G. M. O. Maloij. 1979. Ventilation and expired gas composition in the flamingo, *Phoenicopterus ruber* during normal respiration and panting. *Physiological Zoology* **52**:313-328.
- Béchet, A., C. Germain, A. Sandoz, G. J. M. Hirons, R. E. Green, J. G. Walmsley, and A. R. Johnson. 2008. Assessment of the impacts of hydrological fluctuations and salt pans abandonment on Greater flamingos in the Camargue, South of France. *Biodiversity and Conservation* **18**:1575-1588.
- Béchet, A., C. Germain, A. Sandoz, G. J. M. Hirons, R. E. Green, J. G. Walmsley, and A. R. Johnson. 2009. Assessment of the impacts of hydrological fluctuations and salt pans abandonment on Greater flamingos in the Camargue, South of France. *Biodiversity and Conservation* **18**:1575-1588.
- Béchet, A., and A. R. Johnson. 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* breeding numbers and productivity in the Camargue (Rhône delta, southern France). *Ibis* **150**:69-79.
- Béchet, A., M. Rendon-Martos, M. A. Rendon, J. A. Amat, A. R. Johnson, and M. Gauthier-Clerc. 2012. Global economy interacts with climate change to jeopardize species conservation: the case of the greater flamingo in the Mediterranean and West Africa. *Environmental Conservation* **39**:1-3.
- Berling, D. J., B. Huntley, and J. P. Bailey. 1995. Climate and the distribution of *Fallopia japonica*, use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *Journal of Vegetation Science* **6**:269-282.
- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1990. *Ecology—Individuals, Populations and Communities*. second ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford:945 pp.

Bibliographie

- Bell, M. L., and D. L. Davis. 2001. Reassessment of the lethal London fog of 1952: Novel indicators of acute and chronic consequences of acute exposure to air pollution. *Environmental Health Perspectives* **109**:389-394.
- Berkes, F. 2007. Community-based conservation in a globalized world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:15188-15193.
- Berry, H. H., and C. U. Berry. 1976. Hand-rearing abandoned Greater Flamingos *Phoenicopterus ruber L.* in Etosha National Park, South West Africa. *Madoqua* **9**:27-32.
- Biebach, H. 1986. Energetics of rewarming a clutch in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Zool.* **59**.
- Birkhofer, K., J. Henschel, and Y. Lubin. 2012. Effects of extreme climatic events on small-scale spatial patterns: a 20-year study of the distribution of a desert spider. *Oecologia* **170**:651-657.
- Birstein, V. J. 1993. Sturgeons and Paddlefishes - Threatened Fishes in Need of Conservation. *Conservation Biology* **7**:773-787.
- Blanquart, S., and H. Bouscasse. 2009. Améliorations des connaissances sur les fonction et usages des zones humides: évaluations économiques sur des sites tests: le cas des étangs de la grande Brenne
- Boates, J. S., and J. D. Gosscustard. 1989. Foraging behavior of oystercatchers *Haematopus ostralegus* during a diet switch from worms *Nereis diversicolor* to clams *Scrobicularia plana*. *Canadian journal of Zoology* **67**:2225-2231.
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J. S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:127-135.
- Bookbinder, M. P., E. Dinerstein, A. Rijal, H. Cauley, and A. Rajouria. 1998. Ecotourism's support of biodiversity conservation. *Conservation Biology* **12**:1399-1404.
- Boos, M., J.-P. Boidot, and J.-P. Robin. 2005. Body condition in the Eurasian woodcock wintering in the west of France: practical study for wildlife management during cold spells. *Wildlife Biology in Practice* **1**:15-23.
- Boos, M., T. Zorn, G. Delacour, and J. P. Robin. 2007. Weather and body condition in wintering Mallards *Anas platyrhynchos*. *Bird Study* **54**:154-159.
- Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-nicowska, H. Kurosawa, P. Larsson, and T. A. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* **24**:419-156.
- Boyles, J. G., F. Seebacher, B. Smit, and A. E. McKechnie. 2011. Adaptive Thermoregulation in Endotherms May Alter Responses to Climate Change. *Integrative and Comparative Biology* **51**:676-690.
- Bozinovic, F., P. Calosi, and J. I. Spicer. 2012. Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. Pages 155-179 in *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 42. Annual Reviews, Palo Alto.
- Braunisch, V., R. Home, J. Pellet, and R. Arlettaz. 2012. Conservation science relevant to action: A research agenda identified and prioritized by practitioners. *Biological Conservation* **153**:201-210.
- Brito, J. C., A. L. Acosta, F. Alvares, and F. Cuzin. 2009. Biogeography and conservation of taxa from remote regions: An application of ecological-niche based models and GIS to North-African Canids. *Biological Conservation* **142**:3020-3029.
- Britton, J. R., J. Cucherousset, G. D. Davies, M. J. Godard, and G. H. Copp. 2010. Non-native fishes and climate change: predicting species responses to warming temperatures in a temperate region. *Freshwater Biology* **55**:1130-1141.
- Britton, R. H., E. R. de Groot, and A. R. Johnson. 1986. The daily cycle of feeding activity of the greater flamingo in relation to the dispersion of the prey *Artemia*. *Wildfowl* **37**:151-155.
- Britton, R. H., and A. R. Johnson. 1987. An Ecological Account of a Mediterranean Salina - the Salin-De-Giraud, Camargue (S. France). *Biological Conservation* **42**:185-230.

Bibliographie

- Broom, M., and G. D. Ruxton. 1998. Evolutionarily stable stealing: game theory applied to kleptoparasitism. *Behavioral Ecology* **9**:397-403.
- Brown, C. R., and M. B. Brown. 1998. Intense natural selection on body size and wing and tail asymmetry in cliff swallows during severe weather. *Evolution* **52**:1461-1475.
- Bruderer, B., and A. Boldt. 2001. Flight characteristics of birds: I. radar measurements of speeds. *Ibis* **143**:178-204.
- Buckley, L. B., M. C. Urban, M. J. Angilletta, L. G. Crozier, L. J. Rissler, and M. W. Sears. 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecology Letters* **13**:1041-1054.
- Burgin, S. 2008. BioBanking: an environmental scientist's view of the role of biodiversity banking offsets in conservation. *Biodiversity and Conservation* **17**:807-816.
- Burgin, S. 2010. 'Mitigation banks' for wetland conservation: a major success or an unmitigated disaster? *Wetlands Ecology and Management* **18**:49-55.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference, A practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer-Verlag, New-York.
- Butler, D. G. 2002. Hypertonic fluids are secreted by medial and lateral segments in duck (*Anas platyrhynchos*) nasal salt glands. *Journal of Physiology-London* **540**:1039-1046.
- Cabello, J., N. Fernandez, D. Alcaraz-Segura, C. Oyonarte, G. Pineiro, A. Altesor, M. Delibes, and J. M. Paruelo. 2012. The ecosystem functioning dimension in conservation: insights from remote sensing. *Biodiversity and Conservation* **21**:3287-3305.
- Caldow, R. W. G., R. Stillman, and A. D. West. 2007. Modelling study to determine the capacity of The Wash shellfish stocks to support eider *Somateria mollissima*. *Nature Research Reports*.
- Calow, P., and J. B. Jennings. 1974. Calorific values in the phylum Platyhelminthes: the relationship between potential energy, mode of life and the evolution of entoparasitism. *The Biological Bulletin* **147**:81-94.
- Calsbeek, R., and B. Sinervo. 2002. An experimental test of the ideal despotic distribution. *Journal of Animal Ecology* **71**:513-523.
- Campbell, R. R., and J. F. Leatherland. 1980a. Estimating body protein and fat from water content in lesser snow geese. *J. Wild. Man.* **44**:438-446.
- Campbell, R. R., and J. F. Leatherland. 1980b. Estimating ody protein and fat from water-content in lesser snow geese. *Journal of Wildlife Management* **44**:438-446.
- Cane, J. H., and V. J. Tepedino. 2001. Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: Detection, evidence, and consequences. *Conservation Ecology* **5**:art. no.-1.
- Careau, V., D. Thomas, M. M. Humphries, and D. Reale. 2008. Energy metabolism and animal personality. *Oikos* **117**:641-653.
- Carey, C. 1996. *Female reproductive energetics- Avian energetics and nutritional ecology*, Springer.
- Caron-Lormier, G., D. A. Bohan, R. Dye, C. Hawes, R. W. Humphry, and A. Raybould. 2011. Modelling an ecosystem: The example of agro-ecosystems. *Ecological Modelling* **222**:1163-1173.
- Carpenter, G., A. N. Gillison, and J. Winter. 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiv. Conserv* **2**.
- Carvalho, S. B., J. C. Brito, E. J. Crespo, and H. P. Possingham. 2010. From climate change predictions to actions - conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology* **16**:3257-3270.
- Caudell, J. N., and M. R. Conover. 2006. Energy content and digestibility of brine shrimp (*Artemia franciscana*) and other prey items of eared grebes (*Podiceps nigricollis*) on the Great Salt Lake, Utah. *Biological Conservation* **130**:251-254.
- Cawsey, E. M., M. P. Austin, and B. L. Baker. 2002. Regional vegetation mapping in Australia: a case study in the practical use of statistical modelling. *Biodiversity and Conservation* **11**:2239-2274.
- Cayford, J. T. 1993. Wader disturbance: a theoretical overview. *Wader Study Group Bull* **68**:3-5.

Bibliographie

- Cellitti, M. P., J. E. Walsh, R. M. Rauber, and D. H. Portis. 2006. Extreme cold air outbreaks over the United States, the polar vortex, and the large-scale circulation. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **111**.
- Champagnon, J., M. Guillemain, J. Elmberg, K. Folkesson, and M. Gauthier-Clerc. 2010. Changes in Mallard *Anas platyrhynchos* bill morphology after 30 years of supplemental stocking. *Bird Study* **57**:344-351.
- Chan, K. S., A. Mysterud, N. A. Oritsland, T. Severinsen, and N. C. Stenseth. 2005. Continuous and discrete extreme climatic events affecting the dynamics of a high-arctic reindeer population. *Oecologia* **145**:556-563.
- Cheng, H. L. M., and D. B. Plewes. 2002. Tissue thermal conductivity by magnetic resonance thermometry and focused ultrasound heating. *Journal of Magnetic Resonance Imaging* **16**:598-609.
- Cherel, Y., and Y. Le Maho. 1985. Five months of fasting in king penguin chicks: body mass loss and fuel metabolism. *Am J Physiol.* **249**.
- Cherel, Y., J. P. Robin, and Y. Lemaho. 1988. Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology* **66**:159-166.
- Cherel, Y., J. C. Stahl, and Y. Lemaho. 1987. Ecology and Physiology of Fasting in King Penguin Chicks. *Auk* **104**:254-262.
- Chiron, F., O. Filippi-Codaccioni, F. Jiguet, and V. Devictor. 2010. Effects of non-cropped landscape diversity on spatial dynamics of farmland birds in intensive farming systems. *Biological Conservation* **143**:2609-2616.
- Chisholm, H., and C. Spray. 2002. Habitat usage and field choice by mute and Whooper Swans in the Tweed Valley, Scotland. *Waterbirds* **25**:177-182.
- Chowfraser, P., and W. G. Sprules. 1992. Type-3 functional response in limnetic suspension-feeders, as demonstrated by insitu grazing rates. *Hydrobiologia* **232**:175-191.
- Chown, S. L., A. A. Hoffmann, T. N. Kristensen, M. J. Angilletta, N. C. Stenseth, and C. Pertoldi. 2010. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research* **43**:3-15.
- Cohen, J. E. 1988. *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. 2nd edition. Erlbaum, Hillsdale: NJ.
- Collins, P. T. 1992. Length Biomass Relationships for Terrestrial Gastropoda and Oligochaeta. *American Midland Naturalist* **128**:404-406.
- Connell, J. 2009. Birdwatching, Twitching and Tourism: towards an Australian perspective. *Australian Geographer* **40**:203-217.
- Conover, M. R., and J. N. Caudell. 2009. Energy Budgets for Eared Grebes on the Great Salt Lake and Implications for Harvest of Brine Shrimp. *Journal of Wildlife Management* **73**:1134-1139.
- Cooke, M. 2001. Introduced Species Summary Project Australian Paperbark (*Melaleuca quinquenervia*). www.columbia.edu.
- Cordero, P. J., J. H. Wetton, and D. T. Parkin. 1999. Extra-pair paternity and male badge size in the House Sparrow. *Journal of Avian Biology* **30**:97-102.
- Coss-Custard, J. D., and R. A. Stillman. 2008. Individual-based models and the management of shorebird populations. *Natural Resource Modeling* **21**:3-71.
- Cote, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **35**:113-147.
- Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, and B. T. Grenfell. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* **292**:1528-1531.
- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1977. *Birds of the western Palearctic*, Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Cuffney, T. F., M. E. Gurtz, and M. R. Meador. 1993. Methods for collecting benthic invertebrate samples as part of the National Water-Quality Assessment Program. US Geological Survey.

Bibliographie

- Cummins, K. W., and J. C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Stuttgart: Schweizerbarth.
- Czech, H. A., and K. C. Parsons. 2002. Agricultural wetlands and waterbirds: A review. *Waterbirds* **25**:56-65.
- da Rocha, L., and L. R. Redaelli. 2004. Functional response of *Cosmoclopius nigroannulatus* (Hem.: Reduviidae) to different densities of *Spartocera dentiventris* (Hem.: Coreidae) nymphae. *Brazilian journal of biology* **64**:309-316.
- Dale, B. W., L. G. Adams, and R. T. Bowyer. 1994. Functional-Response of Wolves Preying on Barren-Ground Caribou in a Multiple-Prey Ecosystem. *Journal of Animal Ecology* **63**:644-652.
- Danielsen, F., N. D. Burgess, P. M. Jensen, and K. Pirhofer-Walzl. 2010. Environmental monitoring: the scale and speed of implementation varies according to the degree of people's involvement. *Journal of Applied Ecology* **47**:1166-1168.
- Davidson, N. C., and P. R. Evans. 1982. Mortality of Redshanks and Oystercatchers from Starvation During Severe Weather. *Bird Study* **29**:183-188.
- Davies, P. M. C. 1964. The energy relations of *Carassius auratus* L.—I. Food input and energy extraction efficiency at two experimental temperatures. *Comparative Biochemistry and Physiology* **12**.
- Davis, J. S. 2000. Structure, function, and management of the biological system for seasonal solar saltworks. *Global Nest the Int. J.* **2**:217-226.
- Dearing, J. A., A. K. Braimoh, A. Reenberg, B. L. Turner, and S. van der Leeuw. 2010. Complex Land Systems: the Need for Long Time Perspectives to Assess their Future. *Ecology and Society* **15**.
- Deville, A. S., D. Gremillet, M. Gauthier-Clerc, M. Guillemain, F. Von Houwald, B. Gardelli, and A. Bechet. 2013. Non-linear feeding functional responses in the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) predict immediate negative impact of wetland degradation on this flagship species. *Ecology and Evolution* **3**:1413-1425.
- Dhert, P., R. B. Bomboe, and P. Sorgeloos. 1993. Use of ongrown *Artemia* in nursery culturing of the tiger shrimp. *Aquaculture International* **1**:170-177.
- Dias, M. P. 2009. Use of salt ponds by wintering shorebirds throughout the tidal cycle. *Waterbirds* **32**:531-537.
- Diffenbaugh, N. S., J. S. Pal, R. J. Trapp, and F. Giorgi. 2005. Fine-scale processes regulate the response of extreme events to global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**:15774-15778.
- Dobinson, H. M., and A. J. Richards. 1964. The effects of the severe winter of 1962/63 on birds in Britain. *Brit. Birds* **57**:73-434.
- Donald, P. F., R. E. Green, and M. F. Heath. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **268**:25-29.
- Dormann, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology* **8**:387-397.
- Dormann, C. F., S. J. Schymanski, J. Cabral, I. Chuine, C. Graham, F. Hartig, M. Kearney, X. Morin, C. Romermann, B. Schroder, and A. Singer. 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography* **39**:2119-2131.
- Duffy, R. 2000. *Killing for Conservation*. James Currey, Oxford, United Kingdom.
- durable, C. g. d. d. 2012. *Compenser les atteintes à la biodiversité : expériences internationales et enseignements pour la France*. **133**.
- Durant, D., L. Desnouhes, H. Fritz, M. Guillemain, and F. Mesléard. 2009. Size-related consumption of *Scirpus maritimus* tubers by greylag geese *Anser anser* explained by their functional response. *Behavioural Processes* **80**:39-45.
- Durbin, E. G., and A. G. Durbin. 1981. Assimilation Efficiency and Nitrogen-Excretion of a Filter-Feeding Planktivore, the Atlantic Menhaden, *Brevoortia-Tyrannus* (Pisces, Clupeidae). *Fishery Bulletin* **79**:601-616.

Bibliographie

- Durell, S., R. A. Stillman, R. W. G. Caldow, S. McGrorty, A. D. West, and J. Humphreys. 2006. Modelling the effect of environmental change on shorebirds: A case study on Poole Harbour, UK. *Biological Conservation* **131**:459-473.
- Durell, S., R. A. Stillman, P. Triplet, C. Aulert, D. O. D. Biot, A. Bouchet, S. Duhamel, S. Mayot, and J. D. Goss-Custard. 2005. Modelling the efficacy of proposed mitigation areas for shorebirds: a case study on the Seine estuary, France. *Biological Conservation* **123**:67-77.
- Duriez, O., B. J. Ens, R. Choquet, R. Pradel, and M. Klaassen. 2012. Comparing the seasonal survival of resident and migratory oystercatchers: carry-over effects of habitat quality and weather conditions. *Oikos* **121**:862-873.
- Dutilleul, P. R. L. 2011. *Spatio-Temporal Heterogeneity – Concepts and Analyses*. Cambridge University Press. **393**.
- Easterling, D. R., G. A. Meehl, C. Parmesan, S. A. Changnon, T. R. Karl, and L. O. Mearns. 2000. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science* **289**:2068-2074.
- eaufrance. 2010. Les principales causes de dégradation et destruction des milieux humides. <http://www.zones-humides.eaufrance.fr/node/958>.
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the Jackknife. *The Annals of Statistics*, **7**:1-26.
- Eggleston, D. B. 1990. Foraging behavior of the Blue crab, *Callinectes-Sapidus*, on juvenile Oysters, *Crassostrea-virginica*- effets of prey density and size. *Bulletin of Marine Science* **46**:62-82.
- Eisenhauer, N., S. Cesarz, R. Koller, K. Worm, and P. B. Reich. 2012. Global change belowground: impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Global Change Biology* **18**:435-447.
- Elith, J., and C. H. Graham. 2009. Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* **32**:66-77.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, M. S. Wisz, and N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**:129-151.
- Elith, J., and J. R. Leathwick. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. Pages 677-697 *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*.
- Elphick, C. S. 2000. Functional equivalency between rice fields and seminatural wetland habitats. *Conservation Biology* **14**:181-191.
- Engler, R., and A. Guisan. 2009. MIGCLIM: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions* **15**:590-601.
- Engler, R., C. F. Randin, P. Vittoz, T. Czaka, M. Beniston, N. E. Zimmermann, and A. Guisan. 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? *Ecography* **32**:34-45.
- Enstipp, M. R., D. Grémillet, and D. R. Jones. 2007. Investigating the functional link between prey abundance and seabird predatory performance. *Marine Ecology-Progress Series* **331**:267-279.
- Erwin, R. M., D. K. Dawson, D. B. Stotts, L. S. McAllister, and P. H. Geissler. 1991. Open marsh water management in the mid-Atlantic region, aerial surveys of waterbirds use. *Wetlands* **11**:209-228.
- Etienne, M. 2009. Simulations et jeux de rôles pour une gestion concertée des territoires. Réserves de Biosphère. www.mab-france.org.
- Evans, P. R. 1976. Energy-balance and optimal foraging strategies in shorebirds, some implications for their distribution and movements in non breeding season. *Ardea* **64**:117-139.

Bibliographie

- FAO. 2011. Situation des forêts du monde. Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome, 2011.
- Fargione, J., J. Hill, D. Tilman, S. Polasky, and P. Hawthorne. 2008. Land clearing and the biofuel carbon debt. *Science* **319**:1235-1238.
- Fasola, M., and X. Ruiz. 1996. The value of rice fields as substitutes for natural wetlands for waterbirds in the Mediterranean region. *Colonial Waterbirds* **19**:122-128.
- Feduccia, A. 1996. The origin and evolution of Birds. New Haven : Yale University Press.
- Fero, O., P. A. Stephens, Z. Barta, J. M. McNamara, and A. I. Houston. 2008. Optimal annual routines: New tools for conservation biology? *Ecological Applications* **18**:1563-1577.
- Ferrier, S., and A. Guisan. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* **43**:393-404.
- Folch, J., M. Lees, and G. H. Sloane-Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* **226**:497-509.
- Folsom, T. C., and H. F. Clifford. 1978. Population Biology of *Dugesia-Tigrina* (Platyhelminthes Turbellaria) in a Thermally Enriched Alberta, Canada Lake. *Ecology* **59**:966-975.
- Forcada, J., P. N. Trathan, K. Reid, E. J. Murphy, and J. P. Croxall. 2006. Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming. *Global Change Biology* **12**:411-423.
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindstrom, and S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* **70**:721-729.
- Fort, J., W. P. Porter, and D. Grémillet. 2009. Thermodynamic modelling predicts energetic bottleneck for seabirds wintering in the northwest Atlantic. *Journal of Experimental Biology* **212**:2483-2490.
- Fort, J., W. P. Porter, and D. Grémillet. 2010. Energetic modelling: A comparison of the different approaches used in seabirds. *Comp. Biochem. Physiol. A*.
- Fox, A. D., J. Madsen, H. Boyd, E. Kuijken, D. W. Norriss, I. M. Tombre, and D. A. Stroud. 2005. Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations. *Global Change Biology* **11**:881-893.
- Fritz, H., D. Durant, and M. Guillemain. 2001. Shape and sources of variations of the functional response of wildfowl: an experiment with mallards, *Anas platyrhynchos*. *Oikos* **93**:488-496.
- Frost, B. W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography* **17**:805-815.
- Galicia, E., and G. A. Baldassarre. 1997. Effects of motorized tourboats on the behavior of nonbreeding American flamingos in Yucatan, Mexico. *Conservation Biology* **11**:1159-1165.
- Gallet, E. 1949. Les flamants roses de Camargue. Payot: Lausanne.
- Gaubert, P., M. Papes, and A. T. Peterson. 2006. Natural history collections and the conservation of poorly known taxa: Ecological niche modeling in central African rainforest genets (*Genetta spp.*). *Biological Conservation* **130**:106-117.
- Gayet, G., M. Guillemain, F. Mesleard, H. Fritz, V. Vaux, and J. Broyer. 2011. Are Mute Swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France. *Journal of Ornithology* **152**:45-53.
- Geniaux, G. 2002. Le Mitigation Banking : un mécanisme décentralisé au service des politiques de no net loss. Actes et communications de l'INRA **19**:57-71.
- Gentleman, W., A. Leising, B. Frost, S. Strom, and J. Murray. 2003. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* **50**:2847-2875.
- Gherardi, F. 2006. Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **39**:175-191.

Bibliographie

- GHK for DG Environment. 2010. Collection of information and data to support the Impact Assessment study of the review of the EIA Directive. http://ec.europa.eu/environment/eia/pdf/collection_data.pdf.
- Gilbert, M. A. 1973. Growth rate, longevity and maximum size of *Macoma balthica* (L.). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **145**:119–126.
- Gill, J. A., K. Norris, P. M. Potts, T. G. Gunnarsson, P. W. Atkinson, and W. J. Sutherland. 2001. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* **412**:436–438.
- Godfrey, J. 2000. Fish, markets, and fishermen: The economics of overfishing. *Nature* **407**:837–838.
- Gortazar, C., E. Ferroglio, U. Hofle, K. Frolich, and J. Vicente. 2007. Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *European Journal of Wildlife Research* **53**:241–256.
- Gossling, S. 1999. Ecotourism: a means to safeguard biodiversity and ecosystem functions? *Ecological Economics* **29**:303–320.
- Gourret, P. 1897. Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries. *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille, série zoologique*. 5 : 1–386. .
- Graham, R. W., and E. C. Grimm. 1990. Effects of Global Climate Change on the Patterns of Terrestrial Biological Communities. *Trends in Ecology & Evolution* **5**:289–292.
- Grau, H. R., and M. Aide. 2008. Globalization and Land-Use Transitions in Latin America. *Ecology and Society* **13**.
- Green, A. J. 2001. Mass/length residuals: Measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* **82**:1473–1483.
- Grémillet, D., and A. Charmantier. 2010. Shifts in phenotypic plasticity constrain the value of seabirds as ecological indicators of marine ecosystems. *Ecological Applications* **20**:1498–1503.
- Grémillet, D., G. Wright, A. Lauder, D. N. Carss, and S. Wanless. 2003. Modelling the daily food requirements of wintering great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* **40**:266–277.
- Griffith, J. A. 1997. Connecting ecological monitoring and ecological indicators: a review of the literature. *Journal of Environmental Systems* **26**.
- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* **115**:129–148.
- Groscolas, R., F. Decrock, M. A. Thil, C. Fayolle, C. Boissery, and J. P. Robin. 2000. Refeeding signal in fasting-incubating king penguins: changes in behavior and egg temperature. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* **279**:R2104–R2112.
- Guillemain, M., J. Corbin, and H. Fritz. 1999. Interruptions of terrestrial feeding as way to decrease the non-digestible fraction of the bolus: field observations and laboratory experiments in Mallard. *Wildfowl* **60**:123–132.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**:993–1009.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147–186.
- Guo, Q. H., and Y. Liu. 2010. ModEco: an integrated software package for ecological niche modeling. *Ecography* **33**:637–642.
- Haftorn, S. 1992. Effects of a Sudden, Transient Fall in Air-Temperature on the Winter Body-Mass of 5 Species of Tits (*Parus*). *Journal Fur Ornithologie* **133**:147–154.
- Hampe, A. 2004. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* **13**:469–471.
- Handrich, Y., L. Nicolas, and Y. Lemaho. 1993. Winter Starvation in Captive Common Barn-Owls - Physiological States and Reversible Limits. *Auk* **110**:458–469.

Bibliographie

- Harding, A. M. A., C. Egevang, W. Walkusz, F. Merkel, S. Blanc, and D. Grémillet. 2009. Estimating prey capture rates of a planktivorous seabird, the little auk (*Alle alle*), using diet, diving behaviour, and energy consumption. *Polar Biology* **32**:785-796.
- Harding, E. K., E. E. Crone, B. D. Elderd, J. M. Hoekstra, A. J. McKerrow, J. D. Perrine, J. Regetz, L. J. Rissler, A. G. Stanley, and E. L. Walters. 2001. The scientific foundations of habitat conservation plans: a quantitative assessment. *Conservation Biology* **15**:488-500.
- Harris, J. B. C., D. A. Fordham, P. A. Mooney, L. P. Pedler, M. B. Araujo, D. C. Paton, M. G. Stead, M. J. Watts, H. R. Akcakaya, and B. W. Brook. 2012. Managing the long-term persistence of a rare cockatoo under climate change. *Journal of Applied Ecology* **49**:785-794.
- Hastie, T., and R. Tibshirani. 1987. Generalized Additive-Models - Some Applications. *Journal of the American Statistical Association* **82**:371-386.
- Haxeltine, A., I. C. Prentice, and I. D. Cresswell. 1996a. A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure. *Journal of Vegetation Science* **in press**.
- Haxeltine, A., I. C. Prentice, and I. D. Cresswell. 1996b. A general model for the light/use efficiency of primary production. *Functional Ecology* **in press**.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. B. Araujo, R. Virkkala, W. Thuiller, and M. T. Sykes. 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* **30**:751-777.
- Helmuth, B. 2009. From cells to coastlines: how can we use physiology to forecast the impacts of climate change? *Journal of Experimental Biology* **212**:753-760.
- Hinojosa-Huertaa, O., E. Soto-Montoyab, M. Gómez-Sapiensc, A. Calvo-Fonsecaa, R. Guzmán-Olacheab, J. Butrón-Méndez, J. J. Butrón-Rodríguez, and M. Román-Rodríguez. 2013. The Birds of the Ciénega de Santa Clara, a wetland of international importance within the Colorado River Delta. *Ecological Engineering* **59**:61-73.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* **91**:385-398.
- Holling, C. S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1965 - pubs.esc-sec.ca.
- Horning, N., J. A. Robinson, J. E. Sterling, W. Turner, and S. Spector. 2010. *Remote Sensing for Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques (Techniques in Ecology & Conservation)* Oxford University Press.
- Hostert, P., T. Kuemmerle, A. Prishchepov, A. Sieber, E. F. Lambin, and V. C. Radeloff. 2011. Rapid land use change after socio-economic disturbances: the collapse of the Soviet Union versus Chernobyl. *Environmental Research Letters* **6**.
- Houde, E. D., and R. C. Schekter. 1980. Feeding by Marine Fish Larvae - Developmental and Functional-Responses. *Environmental Biology of Fishes* **5**:315-334.
- Huey, R. B., M. R. Kearney, A. Krockenberger, J. A. M. Holtum, M. Jess, and S. E. Williams. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **367**:1665-1679.
- Humphreys, W. F., C. H. S. Watts, S. J. B. Cooper, and R. Leijds. 2009. Groundwater estuaries of salt lakes: buried pools of endemic biodiversity on the western plateau, Australia (vol 626, pg 79, 2009). *Hydrobiologia* **632**:377-377.
- Huntley, B., R. Altwegg, P. Barnard, Y. C. Collingham, and D. G. Hole. 2012. Modelling relationships between species spatial abundance patterns and climate. *Global Ecology and Biogeography* **21**:668-681.
- Huntsman, A. G. 1946. Heat stroke in Canadian maritime stream fishes. *J. Fish Res. Board Can.* **6**:476-482.
- Huston, M., D. Deangelis, and W. Post. 1988. New Computer-Models Unify Ecological Theory - Computer-Simulations Show That Many Ecological Patterns Can Be Explained by Interactions among Individual Organisms. *Bioscience* **38**:682-691.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 22, 415-427.

Bibliographie

- Huynen, M., P. Martens, D. Schram, M. P. Weijenberg, and A. E. Kunst. 2001. The impact of heat waves and cold spells on mortality rates in the Dutch population. *Environmental Health Perspectives* **109**:463-470.
- IPCC. 2013. Working group I contribution to the IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) fifth assessment report_Climate change 2013: The physical science basis. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2011. Summary for Policymakers. http://www.ipcc.ch/news_and_events/docs/ipcc34/SREX_FD_SPM_final.pdf.
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, USA.
- Izquierdo, A. E., C. D. De Angelo, and T. M. Aide. 2008. Thirty Years of Human Demography and Land-Use Change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: an Evaluation of the Forest Transition Model. *Ecology and Society* **13**.
- Jenkin, P. M. 1957. The Filter-Feeding and Food of Flamingoes (*Phoenicopteri*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **240**:401-493.
- Jenni, L., and M. Kery. 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **270**:1467-1471.
- Jeschke, J. M., M. Kopp, and R. Tollrian. 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews* **79**:337-349.
- Jeschke, J. M., and D. L. Strayer. 2008. Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Year in Ecology and Conservation Biology 2008* **1134**:1-24.
- Johnson, A., and F. Cézilly. 2007. *The Greater Flamingo*. T & AD POYSER, London.
- Johnson, A. R. 1983. *Etho-Écologie du Flamant rose (Phoenicopterus ruber roseus, Pallas) en Camargue et dans l'Ouest paléarctique*. PhD Thesis. Université Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Johnson, A. R. 2000. Flamingo Specialist Group: past, present, and future activities. *Waterbirds* **23**:200-205.
- Johnson, A. R., R. E. Green, and G. J. M. Hirons. 1991. Survival rates of Greater Flamingos in the west Mediterranean region. *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management*. eds C.M. Perrins, J.D. Lebreton & G.J.M. Hirons, pp. 249-271. Oxford University Press, Oxford.
- Johnson, J. B., and K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:101-108.
- Johnston, A. 1985. Les effets de la vague de froid de janvier 1985 sur la population de flamants roses (*Phoenicopterus ruber roseus*) hivernant en France. Groupe de travail sur les flamants. Rapport spécial n°2.
- Johnston, T. A., and R. A. Cunjak. 1999. Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biology* **41**:653-674.
- Kaiser, H., A. K. Gordon, and T. G. Paulet. 2006. Review of the African distribution of the brine shrimp genus *Artemia*. *Water Sa* **32**:597-603.
- Kantoussan, J., J. M. Ecoutin, G. Fontenelle, L. T. de Morais, and R. Lae. 2010. Ecological indicators based on trophic spectrum as a tool to assess ecosystems fishing impacts. *Ecological Indicators* **10**:927-934.
- Kearney, M., B. L. Phillips, C. R. Tracy, K. A. Christian, G. Betts, and W. P. Porter. 2008. Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography* **31**:423-434.
- Kearney, M., and K. G. Porter. 2004. Mapping the fundamental niche: Physiology, climate and the distribution of nocturnal lizards across Australia. *Ecology* **85**:3119-3131.
- Kearney, M., and W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* **12**:334-350.

Bibliographie

- Kearney, M., W. P. Porter, C. Williams, S. Ritchie, and A. A. Hoffmann. 2009a. Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species' ranges: the dengue mosquito *Aedes aegypti* in Australia. *Functional Ecology* **23**:528-538.
- Kearney, M., R. Shine, and W. P. Porter. 2009b. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:3835-3840.
- Kerr, J. T., and M. Ostrovsky. 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:299-305.
- Kersten, M., and T. Piersma. 1987. High-Levels of Energy-Expenditure in Shorebirds - Metabolic Adaptations to an Energetically Expensive Way of Life. *Ardea* **75**:175-187.
- Kiesecker, J. M., H. Copeland, A. Pocerwicz, and B. McKenney. 2010. Development by design: blending landscape-level planning with the mitigation hierarchy. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**:261-266.
- Kihlsinger, R. L. 2008. Success of wetland mitigation projects. *National wetlands newsletter* **30**.
- King, S., C. S. Elphick, D. Guadagnin, O. Taft, and T. Amano. 2010. Effects of Landscape Features on Waterbird Use of Rice Fields. *Waterbirds* **33**:151-159.
- Kirkwood, J. K. 1983. A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. **75(2)**:1-3.
- Kokko, H., and A. Lopez-Sepulcre. 2006. From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. *Science* **313**:789-791.
- Kratina, P., M. Vos, A. Bateman, and B. R. Anholt. 2009. Functional responses modified by predator density. *Oecologia* **159**:425-433.
- Krebs, J. R., J. D. Wilson, R. B. Bradbury, and G. M. Siriwardena. 1999. The second silent spring? *Nature* **400**:611-612.
- Kuhlmann, M. L., and A. H. Hines. 2005. Density-dependent predation by blue crabs *Callinectes sapidus* on natural prey populations of infaunal bivalves. *Marine Ecology-Progress Series* **295**:215-228.
- Kysely, J., L. Pokorna, J. Kyncl, and B. Kriz. 2009. Excess cardiovascular mortality associated with cold spells in the Czech Republic. *Bmc Public Health* **9**.
- La Sorte, F. A., and W. Jetz. 2010. Avian distributions under climate change: towards improved projections. *Journal of Experimental Biology* **213**:862-869.
- Lambin, E., and H. J. Geist. 2007. Causes of land-use and land-cover change. . Retrieved from <http://www.eoearth.org/view/article/150964>.
- Lambin, E. F., X. Baulies, N. Bockstael, G. Fisher, T. Krug, R. Leemans, E. F. Moran, R. R. Rindfuss, Y. Sato, D. Skole, B. L. Turner, and C. Vogel. 1999. Land-use and land-cover change (LUCC): Implementation strategy. IGBP Report No. 48, IHDP Report No. 10, Stockholm, Bonn.
- Lambin, E. F., and P. Meyfroidt. 2010. Land use transitions: Socio-ecological feedback versus socio-economic change. *Land Use Policy* **27**:108-118.
- Lambin, E. F., B. L. Turner, H. J. Geist, S. B. Agbola, A. Angelsen, J. W. Bruce, O. T. Coomes, R. Dirzo, G. Fischer, C. Folke, P. S. George, K. Homewood, J. Imbernon, R. Leemans, X. B. Li, E. F. Moran, M. Mortimore, P. S. Ramakrishnan, J. F. Richards, H. Skanes, W. Steffen, G. D. Stone, U. Svedin, T. A. Veldkamp, C. Vogel, and J. C. Xu. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* **11**:261-269.
- Lang, J. C., K. W. Marks, P. A. Kramer, P. Richards Kramer, and R. N. Ginsburg. 2010. AGRRA Protocols version 5.4. .
- Le Maho, Y. 2002. Ecophysiology: Nature and function. *Nature* **416**:21-21.
- Le Maho, Y., H. V. Vankha, H. Koubi, G. Dewasmes, J. Girard, P. Ferre, and M. Cagnard. 1981. Body-Composition, Energy-Expenditure, and Plasma Metabolites in Long-Term Fasting Geese. *American Journal of Physiology* **241**:E342-E354.
- Leathwick, J. R., D. Whitehead, and M. McLeod. 1996. Predicting changes in the composition of New Zealand's indigenous forests in response to global warming: A modelling approach. *Environmental Software* **11**:81-90.

Bibliographie

- Legendre, P. 1993. Spatial Autocorrelation - Trouble or New Paradigm. *Ecology* **74**:1659-1673.
- Legendre, P., and L. Legendre. 1998. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science **2nd ed.** .
- Leger, P., D. A. Bengtson, K. L. Simpson, and P. Sorgeloos. 1986. The Use and Nutritional-Value of *Artemia* as a Food Source. *Oceanography and Marine Biology* **24**:521-623.
- Léger, P., D. A. Bengtson, P. Sorgeloos, K. L. Simpson, and A. D. Beck. 1987. The nutritional value of *Artemia*: a review. Sorgeloos, P., Bengtson, D.A., Declair, W., Jaspers, E. Eds., *Artemia* research and its applications. *Ecology, Culturing, Use in Aquaculture* **3**:357-372.
- Lenoir, J., J. C. Gegout, P. A. Marquet, P. de Ruffray, and H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* **320**:1768-1771.
- Lenzen, M., S. A. Murray, B. Korte, and C. J. Dey. 2003. Environmental impact assessment including indirect effects—a case study using input-output analysis. *Environmental Impact Assessment Review* **23**:263-282.
- Lepart, J., A. Martin, P. Marty, and S. Debai. 2001. La progression des pins sur les Causes: un phénomène difficilement contrôlable? *Forêt méditerranéenne* t. XXII, n°1.
- Leppc, E., Gollasch, S., Olenin, S., Invasive aquatic species of Europe distribution, impacts and management. 2003. Kluwer Academic Publisher.
- Li, Y. B., W. J. Li, C. C. Zhang, and M. M. Fan. 2013. Current status and recent trends in financing China's nature reserves. *Biological Conservation* **158**:296-300.
- Lindahl, U., and S. P. Baden. 1997. Type three functional response in filter feeding of the burrowing shrimp *Upogebia deltaura* (Leach). *Ophelia* **47**:33-41.
- Liu, C. R., P. M. Berry, T. P. Dawson, and R. G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* **28**:385-393.
- Liu, J. G., and J. Diamond. 2005. China's environment in a globalizing world. *Nature* **435**:1179-1186.
- López, E., P. A. Aguilera, M. F. Schmitz, H. Castro, and F. D. Pineda. 2010. Selection of ecological indicators for the conservation, management and monitoring of Mediterranean coastal salinas. *Environmental monitoring and assessment*:1-16.
- Lozier, J. D., P. Aniello, and M. J. Hickerson. 2009. Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: anything goes with ecological niche modelling. *Journal of Biogeography* **36**:1623-1627.
- Ludwig, J. A., and J. F. Reynolds. 1988. Statistical ecology: A primer in methods and computing. . New York: John Wiley and Sons.
- Lutolf, M., F. Kienast, and A. Guisan. 2006. The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of Applied Ecology* **43**:802-815.
- Lynch, P. D. 2007. Feeding ecology of Atlantic Menhaden (*Brevoortia Tyrannus*) in Chesapeake bay Thesis. Faculty of the School of Marine Science, College of William and Mary, Virginia.
- Ma, Z. J., Y. X. Cheng, J. Y. Wang, and X. H. Fu. 2013. The rapid development of birdwatching in mainland China: a new force for bird study and conservation. *Bird Conservation International* **23**:259-269.
- MacDonald, D., J. R. Crabtree, G. Wiesinger, T. Dax, N. Stamou, P. Fleury, J. G. Lazpita, and A. Gibon. 2000. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management* **59**:47-69.
- MacDonald, G. H. 1980. The use of *Artemia* cysts as food by the flamingo (*Phoenicopterus ruber roseus*) and the shelduck (*Tadorna tadorna*). . In: *The Brine Shrimp Artemia*, Vol. 3, Ecology, Culturing, Use in Aquaculture (Ed. by G. Persoone, P. Sorgeloos & E. Jaspers), pp. 97-104. Universa Press: Wetteren, Belgium.
- Mackey, A. P. 1977. Growth and Development of Larval Chironomidae. *Oikos* **28**:270-275.
- Maeda, T. 2001. Patterns of bird abundance and habitat use in rice fields of the Kanto Plain, central Japan. *Ecological Research* **16**:569-585.
- Maron, M., P. K. Dunn, C. A. McAlpine, and A. Apan. 2010. Can offsets really compensate for habitat removal? The case of the endangered red-tailed black-cockatoo. *Journal of Applied Ecology* **47**:348-355.

Bibliographie

- Masero, J., and A. Pérez-Hurtado. 2001. Importance of the supratidal habitats for maintaining overwintering shorebird populations: how redshanks use tidal mudflats and adjacent saltworks in southern Europe. *Condor* **103**:21-30.
- Masero, J. A. 2003. Assessing alternative anthropogenic habitats for conserving waterbirds: salinas as buffer areas against the impact of natural habitat loss for shorebirds. *Biodiversity and Conservation* **12**:1157-1173.
- Mateos, C., and J. Carranza. 1996. On the intersexual selection for spurs in the ring-necked pheasant. *Behavioral Ecology* **7**:362-369.
- Mather, A. S., J. Fairbairn, and C. L. Needle. 1999. The course and drivers of the forest transition: the case of France. *Journal of Rural Studies* **15**:65-90.
- Matson, P. A., W. J. Parton, A. G. Power, and M. J. Swift. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* **277**:504-509.
- McBride, M. F., K. A. Wilson, M. Bode, and H. P. Possingham. 2007. Incorporating the effects of socioeconomic uncertainty into priority setting for conservation investment. *Conservation Biology* **21**:1463-1474.
- McCarty, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* **15**:320-331.
- McCue, M. D. 2010. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology* **156**:1-18.
- McCulloch, C. E., S. R. Searle, and J. M. Neuhaus. 2001. *Generalized, Linear, and Mixed Models*. Wiley: New York.
- McCune, B. 2006. Non-parametric habitat models with automatic interactions. *Journal of Vegetation Science* **17**:819-830.
- McFarlane, B. L., and P. C. Boxall. 1996. Participation in wildlife conservation by birdwatchers. *Human Dimensions of Wildlife* **1**.
- McKechnie, A. E., and B. O. Wolf. 2010. Climate change increases the likelihood of catastrophic avian mortality events during extreme heat waves. *Biology Letters* **6**:253-256.
- McKenney, B. A., and J. M. Kiesecker. 2010. Policy Development for Biodiversity Offsets: A Review of Offset Frameworks. *Environmental Management* **45**:165-176.
- McLane, A. J., C. Semeniuk, G. J. McDermid, and D. J. Marceau. 2011. The role of agent-based models in wildlife ecology and management. *Ecological Modelling* **222**:1544-1556.
- Meehl, G. A., and C. Tebaldi. 2004. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science* **305**:994-997.
- Meffe, G. K., and S. Viederman. 1995. Combining Science and Policy in Conservation Biology. *Wildlife Society Bulletin* **23**:327-332.
- Meineri, E., O. Skarpaas, and V. Vandvik. 2012. Modeling alpine plant distributions at the landscape scale: Do biotic interactions matter? *Ecological Modelling* **231**:1-10.
- Mendez, N., J. Romero, and J. Flos. 1997. Population dynamics and production of the polychaete *Capitella capitata* in the littoral zone of Barcelona (Spain, NW Mediterranean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **218**:263-284.
- Merila, J., and D. A. Wiggins. 1995. Offspring number and quality in the blue tit: A quantitative genetic approach. *Journal of Zoology* **237**:615-623.
- Merow, C., N. LaFleur, J. A. Silander, A. M. Wilson, and M. Rubega. 2011. Developing Dynamic Mechanistic Species Distribution Models: Predicting Bird-Mediated Spread of Invasive Plants across Northeastern North America. *American Naturalist* **178**:30-43.
- Mertz, G., and R. A. Myers. 1998. A simplified formulation for fish production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**:478-484.
- Messier, F., J. A. Virgl, and L. Marinelli. 1990. Density-dependent habitat selection in muskrats - a test of the ideal free distribution model. *Oecologia* **84**:380-385.
- Midgley, G. F., I. D. Davies, C. H. Albert, R. Altwegg, L. Hannah, G. O. Hughes, L. R. O'Halloran, C. Seo, J. H. Thorne, and W. Thuiller. 2010. BioMove - an integrated platform simulating the dynamic response of species to environmental change. *Ecography* **33**:612-616.

Bibliographie

- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice, and F. P. Binkowski. 1992. Body Size and the Ontogeny of the Functional-Response in Fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**:805-812.
- Milly, P. C. D., K. A. Dunne, and A. V. Vecchia. 2005. Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature* **438**:347-350.
- Mitralias, R. 2013. Austérité et destruction de la nature : l'exemple grec. *ContreTemps*.
- Moller, A. P., and M. D. Jennions. 2002. How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* **132**:492-500.
- Monde, L. 2013. Pour combler ses déficits, l'Espagne vend un quart de son patrimoine national. **26 août**.
- Moreno-Mateos, D., M. E. Power, F. A. Comin, and R. Yockteng. 2012. Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. *Plos Biology* **10**.
- Moreno, J., R. J. Cowie, J. J. Sanz, and R. S. R. Williams. 1995. Differential Response by Males and Females to Brood Manipulations in the Pied Flycatcher - Energy-Expenditure and Nestling Diet. *Journal of Animal Ecology* **64**:721-732.
- Morin, X., and W. Thuiller. 2009. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology* **90**:1301-1313.
- Morozov, A. Y. 2010. Emergence of Holling type III zooplankton functional response: Bringing together field evidence and mathematical modelling. *Journal of Theoretical Biology* **265**:45-54.
- Moses, M. R., J. K. Frey, and G. W. Roemer. 2012. Elevated surface temperature depresses survival of banner-tailed kangaroo rats: will climate change cook a desert icon? *Oecologia* **168**:257-268.
- Musil, P., and R. Fuchs. 1994. Changes in Abundance of Water Birds Species in Southern Bohemia (Czech-Republic) in the Last 10 Years. *Hydrobiologia* **279**:511-519.
- Mysterud, A., and R. A. Ims. 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* **79**:1435-1441.
- Nádvorník, P., A. Drobek, and K. Čihák. 2008. Microsatellite markers for the study of paternity in Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) and Caribbean Flamingo (*P. ruber*). *Journal of Agrobiology* **25**:93-96.
- Nagy, K. A. 1987. Field Metabolic-Rate and Food Requirement Scaling in Mammals and Birds. *Ecological Monographs* **57**:111-128.
- Nagy, K. A. 2005. Field metabolic rate and body size. *Journal of experimental biology* **208**:1621-1625.
- Nalepa, T. F., and A. Robertson. 1981. Screen mesh size affects estimates of macro-and meio-benthos abundance and biomass in the Great Lakes. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **39**:1027-1034.
- Neilson, R. P. 1995. A Model for Predicting Continental-Scale Vegetation Distribution and Water-Balance. *Ecological Applications* **5**:362-385.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity - a Hierarchical Approach. *Conservation Biology* **4**:355-364.
- Nowacek, D. P., A. S. Friedlaender, P. N. Halpin, E. L. Hazen, D. W. Johnston, A. J. Read, B. Espinasse, M. Zhou, and Y. W. Zhu. 2011. Super-Aggregations of Krill and Humpback Whales in Wilhelmina Bay, Antarctic Peninsula. *Plos One* **6**.
- Nudds, T. D., and J. N. Bowlby. 1984. Predator-prey size relationships in North American dabbling ducks. *Canadian Journal of Zoology* **62**:2002-2008.
- Okuyama, T. 2012. Flexible components of functional responses. *Journal of Animal Ecology* **81**:185-189.
- Ortega, M., J. Velasco, A. Millan, and C. Guerrero. 2004. An ecological integrity index for littoral wetlands in agricultural catchments of semiarid Mediterranean regions. *Environmental Management* **33**:412-430.

Bibliographie

- Osborne, P. E., J. C. Alonso, and R. G. Bryant. 2001. Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: a case study with great bustards. *Journal of Applied Ecology* **38**:458-471.
- Oswald, S. A., and J. M. Arnold. 2012. Direct impacts of climatic warming on heat stress in endothermic species: seabirds as bioindicators of changing thermoregulatory constraints. *Integrative Zoology* **7**:121-136.
- Owen, M., and W. A. Cook. 1977. Variations in body-weight, wing-length and condition of Mallards *Anas platyrhynchos* and their relationship to environmental changes. *Journal of Zoology* **183**:377-395.
- Pagel, J., and F. M. Schurr. 2012. Forecasting species ranges by statistical estimation of ecological niches and spatial population dynamics. *Global Ecology and Biogeography* **21**:293-304.
- Paracchini, M. L., J.-E. Petersen, Y. Hoogeveen, C. Bamps, I. Burfield, and C. Van Swaay. 2008. High Nature Value Farmland in Europe. An Estimate of the Distribution Patterns on the Basis of Land Cover and Biodiversity Data. . European Commission Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability. Report EUR 23480 EN. 87 pp. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- Paracuellos, M., H. Castro, J. C. Nevado, J. A. Ona, J. J. Matamala, L. Garcia, and G. Salas. 2002. Repercussions of the abandonment of Mediterranean saltpans on waterbird communities. *Waterbirds* **25**:492-498.
- Pares-Ramos, I. K., W. A. Gould, and T. M. Aide. 2008. Agricultural Abandonment, Suburban Growth, and Forest Expansion in Puerto Rico between 1991 and 2000. *Ecology and Society* **13**.
- Parmesan, C., T. L. Root, and M. R. Willig. 2000. Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society* **81**:443-450.
- Parra, J. L., C. C. Graham, and J. F. Freile. 2004. Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography* **27**:350-360.
- Parrott, D., and H. V. McKay. 2001. Mute swan grazing on winter crops: estimation of yield loss in oilseed rape and wheat. *Crop Protection* **20**:913-919.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**:361-371.
- Pekarova, P., and J. Pekar. 1996. The impact of land use on stream water quality in Slovakia. *Journal of Hydrology* **180**:333-350.
- Pennycuik, C. J. 1989. Bird flight performance: a practical calculation manual. Oxford University Press: Oxford.
- Pennycuik, C. J. 2008. Modelling the flying bird. Academic Press: Amsterdam.
- Peron, G., Y. Ferrand, F. Gossmann, C. Bastat, M. Guenezan, and O. Gimenez. 2011. Escape migration decisions in Eurasian Woodcocks: insights from survival analyses using large-scale recovery data. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**:1949-1955.
- Petchey, O. L., P. T. McPhearson, T. M. Casey, and P. J. Morin. 1999. Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* **402**:69-72.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, R. H. Buddemeier, and D. R. B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* **416**:626-629.
- Pettifor, R. A., R. W. G. Caldow, J. M. Rowcliffe, J. D. Goss-Custard, J. M. Black, K. H. Hodder, A. I. Houston, A. Lang, and J. Webb. 2000. Spatially explicit, individual-based, behavioural models of the annual cycle of two migratory goose populations. *Journal of Applied Ecology* **37**:103-135.
- Pettit, T. N., K. A. Nagy, H. I. Ellis, and G. C. Whittow. 1988. Incubation Energetics of the Laysan Albatross. *Oecologia* **74**:546-550.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet, and S. D. Cote. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *ECOLOGY* **88**:381-390.

Bibliographie

- Phillips, S. J., M. Dudik, and R. E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, ACM Press, New York, pp. 655–662.
- Piersma, T., and M. Poot. 1993. Where waders may parallel penguins - spontaneous increase in locomotor-activity triggered by fat depletion in a voluntarily fasting knot. *Ardea* **81**:1-8.
- Pignard, G. 2000. Évolution récente des forêts françaises: surface, volume sur pied, productivité. *Rev. For. Fr.* LII - numéro spécial.
- Pignet, S. 2009. L'opération Cossure ou la première «réserve d'actifs naturels». *Le journal de l'environnement*.
- Pimm, S. L. 1982. *Food webs*. Chapman & Hall, New York.
- Pinheiro, J. C., and D. M. Bates. 2000. *Mixed effects models in S and S-PLUS*. Springer Verlag.
- Piou, C., and E. Prevost. 2012. A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological Modelling* **231**:37-52.
- Platt, T., and S. Sathyendranath. 2008. Ecological indicators for the pelagic zone of the ocean from remote sensing. *Remote Sensing of Environment* **112**:3426-3436.
- Ponce-Boutin, F., J. F. Mathon, and T. Le Brun. 2006. Impact des cultures faunistiques et d'un plan de chasse sur la dynamique des populations de perdrix rouge. *ONCFS Rapport scientifique*:66-70.
- Porter, K. G., J. D. Orcutt, and J. Gerritsen. 1983. Functional-response and fitness in a generalist filter feeder, *Daphnia-magna* (Cladocera, Crustacea). *Ecology* **64**:735-742.
- Porter, W. P., S. Budaraju, W. E. Stewart, and N. Ramankutty. 2000a. Calculating climate effects on birds and mammals: Impacts on biodiversity, conservation, population parameters, and global community structure. *American Zoologist* **40**:597-630.
- Porter, W. P., S. Budaraju, W. E. Stewart, and N. Ramankutty. 2000b. Physiology on a landscape scale: applications in ecological theory and conservation practice. *American Zoologist* **40**:1175-1176.
- Porter, W. P., and J. W. Mitchell. 2006. Method and system for calculating the spatial-temporal effects of climate and other environmental conditions on animals. ed. U.P Office Wisconsin Alumni Research Foundation, USA.
- Porter, W. P., J. L. Sabo, C. R. Tracy, O. J. Reichman, and N. Ramankutty. 2002. Physiology on a landscape scale: Plant-animal interactions. *Integrative and Comparative Biology* **42**:431-453.
- Post, E., N. C. Stenseth, R. Langvatn, and J. M. Fromentin. 1997. Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **264**:1317-1324.
- Prentice, I., and A. Solomon. 1991. Vegetation models and global change. *Global changes of the past* (ed. by RS Bradley):pp. 365-383.
- Prentice, I. C., W. Cramer, S. P. Harrison, R. Leemans, R. A. Monserud, and A. M. Solomon. 1992. A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate. *Journal of Biogeography* **19**:117-134.
- Preston, K., J. T. Rotenberry, R. A. Redak, and M. F. Allen. 2008. Habitat shifts of endangered species under altered climate conditions: importance of biotic interactions. *Global Change Biology* **14**:2501-2515.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**:349-361.
- Quetier, F., and S. Lavorel. 2011. Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: Key issues and solutions. *Biological Conservation* **144**:2991-2999.
- Quigley, J. T., and D. J. Harper. 2006. Compliance with Canada's Fisheries Act: A field audit of habitat compensation projects. *Environmental Management* **37**:336-350.
- Quillard, V. 1995. Conservation de la nature, valeur sociale et économique de la biodiversité in situ. L'exemple de la réintroduction du vautour fauve (*Gyps fulvus*) dans les Grands

Bibliographie

- Causses. Rapport de maîtrise S. et I. en aménagement et mise en valeur des régions. Université de Rennes, FIR.
- R, D. C. T. 2012. R, A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna.
- Race, M. S., and M. S. Fonseca. 1996. Fixing compensatory mitigation: What will it take? *Ecological Applications* **6**:94-101.
- Racey, P. A., and S. M. Swift. 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus-pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. *Journal of Animal Ecology* **54**:205-215.
- Rahmstorf, S., and D. Coumou. 2011. Increase of extreme events in a warming world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108**:17905-17909.
- Rahn, M. E., H. Doremus, and J. Diffendorfer. 2006. Species coverage in multispecies habitat conservation plans: Where's the science? *Bioscience* **56**:613-619.
- Ramirez, F., J. Navarro, I. Afan, K. A. Hobson, A. Delgado, and M. G. Forero. 2012. Adapting to a Changing World: Unraveling the Role of Man-Made Habitats as Alternative Feeding Areas for Slender-Billed Gull (*Chroicocephalus genei*). *Plos One* **7**.
- Reiss, K. C., E. Hernandez, and M. T. Brown. 2009. Evaluation of permit success in wetland mitigation banking: a Florida case study. *Wetlands* **29**:907-918.
- Rendon, M. A., A. Garrido, J. C. Guerrero, M. Rendon-Martos, and J. A. Amat. 2012. Crop size as an index of chick provisioning in the Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus*. *IBIS* **154**:379-388.
- Rendon, M. A., A. J. Green, E. Aquilera, and P. Almaraz. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Donana, south-west Spain. *Biological Conservation* **141**:1371-1388.
- Rendon, M. A., M. Rendon-Martos, A. Garrido, and J. A. Amat. 2011. Greater flamingos *Phoenicopterus roseus* are partial capital breeders. *Journal of Avian Biology* **42**:210-213.
- Rigler, F. H. 1961. The relationship between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. *Canadian Journal of Zoology* **39**:857-868.
- Robb, J. T. 2002. Assessing wetland compensatory mitigation sites to aid in establishing mitigation ratios. *Wetlands* **22**:435-440.
- Robin, J. P., M. Frain, C. Sardet, R. Groscolas, and Y. Lemaho. 1988. Protein and Lipid Utilization During Long-Term Fasting in Emperor Penguins. *American Journal of Physiology* **254**:R61-R68.
- Robin, J. P., T. Zorn, and Y. Le Maho. 1991. Prolonged winter fast and subsequent refeeding in mallards: changes in nutrient reserves and in food intake. *C. R. Acad. Sci. Paris, t. 313, Série III*, p. 529-535.
- Rodriguez-Perez, H., and A. J. Green. 2012. Strong seasonal effects of waterbirds on benthic communities in shallow lakes. *Freshwater Science* **31**:1273-1288.
- Rodriguez, J. P. 2000. Impact of the Venezuelan economic crisis on wild populations of animals and plants. *Biological Conservation* **96**:151-159.
- Rooney, T. P. and Waller, D. M. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*. **181** (1-2): 165-176
- Rostow, W. W. 1961. *The stages of economic growth: A non-communist manifesto*. Cambridge University Press. Third Edition.
- Rothhaupt, K. O. 1990. Changes of the functional responses of the rotifers *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with particle sizes. *Limnology and Oceanography* **35**:24-32.
- Royama. 1971. A comparative study of models of predation and parasitism. *Researches on Population Ecology*:1-91.
- Rubega, M., and C. Inouye. 1994. Prey Switching In Red-Necked Phalaropes *Phalaropus-Lobatus* - Feeding Limitations, The Functional-Response And Water Management At Mono-Lake, California, Usa. *Biological Conservation* **70**:205-210.

Bibliographie

- Rudel, T. K., O. T. Coomes, E. Moran, F. Achard, A. Angelsen, J. C. Xu, and E. Lambin. 2005. Forest transitions: towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* 15:23-31.
- Rufino, R., and R. Neves. 1992. The effects on wader populations of the conversion of salinas into fish farm, in : Finlayson M., Hollis T. and Davis T. (Eds.), *Managing Mediterranean Wetlands and their Birds*. IWRB special publication number 20. IWRB, Slimbridge.177–182.
- Runge, M., and P. P. Marra. 2005. Modelling seasonal interactions in the population dynamics of migratory birds. In: Greenberg R, Marra P.P, editors. *Birds of two worlds: the ecology and evolution of temperate–tropical migration systems*. Johns Hopkins University Press; Washington, DC.375–389.
- Sadoul, N., J. Walmsley, and B. Charpentier. 1998b. Salinas and nature conservation. A J Crivelli, J Jalbert (eds) *Conservation of Mediterranean wetlands no9*, Station Biologique de la Tour du Valat, Arles (France).
- Saether, B. E., W. J. Sutherland, and S. Engen. 2004. Climate influences on avian population dynamics. Pages 185-209 *Birds and Climate Change*. Academic Press Ltd, London.
- Said, S., and S. Servanty. 2005. The influence of landscape structure on female roe deer home-range size. *Landscape Ecology* 20:1003-1012.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Sanchez, M. I., A. J. Green, and R. Alejandro. 2006a. Shorebird predation affects density, biomass, and size distribution of benthic chironomids in salt pans: an enclosure experiment. *Journal of the North American Benthological Society* 25:9-18.
- Sanchez, M. I., A. J. Green, and E. M. Castellanos. 2006b. Temporal and spatial variation of an aquatic invertebrate community subjected to avian predation at the Odiel salt pans (SW Spain). *Archiv Fur Hydrobiologie* 166:199-223.
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy, K. H. Redford, A. V. Wannebo, and G. Woolmer. 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52:891-904.
- Sanz-Aguilar, A., A. Bechet, C. Germain, A. R. Johnson, and R. Pradel. 2012. To leave or not to leave: survival trade-offs between different migratory strategies in the greater flamingo. *Journal of Animal Ecology* 81:1171-1182.
- Sathrum, R. 2012. Environmental Impact Assessment Reports. library.humboldt.edu.
- Sayer, J. A., D. Endamana, M. Ruiz-Perez, A. K. Boedhihartono, Z. Nzooh, A. Eyebe, A. Awono, and L. Usongo. 2012. Global financial crisis impacts forest conservation in Cameroon. *International Forestry Review* 14:90-98.
- Schekkerman, H., and G. H. Visser. 2001. Prefledging energy requirements in shorebirds: Energetic implications of self-feeding precocial development. *Auk* 118:944-957.
- Schenk, D., and S. Bacher. 2002. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. *Journal of Animal Ecology* 71:524-531.
- Schurr, F. M., J. Pagel, J. S. Cabral, J. Groeneveld, O. Bykova, R. B. O'Hara, F. Hartig, W. D. Kissling, H. P. Linder, G. F. Midgley, B. Schroder, A. Singer, and N. E. Zimmermann. 2012. How to understand species' niches and range dynamics: a demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography* 39:2146-2162.
- Sears, M. W., J. P. Hayes, M. R. Banta, and D. McCormick. 2009. Out in the cold: physiological capacity influences behaviour in deer mice. *Functional Ecology* 23:774-783.
- Sekercioglu, C. H., R. B. Primack, and J. Wormworth. 2012. The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation* 148:1-18.
- Sénat. 2013. Projet de loi portant engagement national pour l'environnement. <http://www.senat.fr/rap/108-552-1/108-552-1118.html>.

Bibliographie

- Shugart, H. H., T. M. Smith, and W. M. Post. 1992. The potential for application of individual-based simulation-models for assessing the effects of global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:15-38.
- Sibly, R. M., V. Grimm, B. T. Martin, A. S. A. Johnston, K. Kulakowska, C. J. Topping, P. Calow, J. Nabe-Nielsen, P. Thorbek, and D. L. DeAngelis. 2013. Representing the acquisition and use of energy by individuals in agent-based models of animal populations. *Methods in Ecology and Evolution* 4:151-161.
- Siegismund, H. R. 1982. Life-Cycle and Production of *Hydrobia-Ventrosa* and *Hydrobia-Neglecta* (Mollusca, Prosobranchia). *Marine Ecology Progress Series* 7:75-82.
- Sillero, N. 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling* 222:1343-1346.
- Simberloff, D., J. L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. Garcia-Berthou, M. Pascal, P. Pysek, R. Sousa, E. Tabacchi, and M. Vila. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28:58-66.
- Sing, S. E., and R. T. Arbogast. 2008. Predatory response of *Xylocoris flavipes* to bruchid pests of stored food legumes. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 126:107-114.
- Sjoberg, K., and K. Danell. 1982. Feeding-activity of ducks in relation to diel emergence of chironomids. *Canadian Journal of Zoology* 60:1383-1387.
- Slootweg, R., A. Rajvanshi, V. B. Mathur, and A. Kolhoff. 2010. *Biodiversity in Environmental Assessment: Enhancing Ecosystem Services for Human Well-Being*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith, F. A., and J. L. Betancourt. 2006. Predicting woodrat (*Neotoma*) responses to anthropogenic warming from studies of the palaeomidden record. *Journal of Biogeography* 33:2061-2076.
- Smock, L. A. 1980. Relationships between Body Size and Biomass of Aquatic Insects. *Freshwater Biology* 10:375-383.
- Smout, S., and U. Lindstrom. 2007. Multispecies functional response of the minke whale *Balaenoptera acutorostrata* based on small-scale foraging studies. *Marine Ecology-Progress Series* 341:277-291.
- Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal ecology* 18:1-35.
- Song, Y. H., and K. L. Heong. 1997. Changes in searching responses with temperature of *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter (Hemiptera: Miridae) on the eggs of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal.) (Homoptera: Delphacidae). *Researches on Population Ecology* 39:201-206.
- Speakman, J. R. 1997. *Doubly-labelled water — theory and practice*. Chapman and Hall.
- Sripanomyom, S., P. D. Round, T. Savini, Y. Trisurat, and G. A. Gale. 2011. Traditional salt-pans hold major concentrations of overwintering shorebirds in Southeast Asia. *Biological Conservation* 144:526-537.
- Stephenson, N. L. 1998. Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography* 25:855-870.
- Stillman, R. A. 2008. 'MORPH--An individual-based model to predict the effect of environmental change on foraging animal populations. *Ecological Modelling* 216:265 - 276
- Stillman, R. A., and J. D. Goss-Custard. 2010. Individual-based ecology of coastal birds. *Biological Reviews* 85:413-434.
- Stillman, R. A., J. D. GossCustard, R. T. Clarke, and S. Durell. 1996. Shape of the interference function in a foraging vertebrate. *Journal of Animal Ecology* 65:813-824.
- Stradling, D., and R. Stradling. 2008. Perceptions of the burning river: deindustrialization and Cleveland's Cuyahoga River. *Environmental History* 13:515-535.
- Studer-Thiersch, A. 1975. Flamingos in captivity - Basle Zoo. In Kear, J. & Duplaix Hall, N. (eds.): *Flamingos*. Poyser, Berkhamsted.

Bibliographie

- Summers, P. D., G. M. Cunnington, and L. Fahrig. 2011. Are the negative effects of roads on breeding birds caused by traffic noise? *Journal of Applied Ecology* 48:1527-1534.
- Sunderlin, W. D., A. Angelsen, D. P. Resosudarmo, A. Dermawan, and E. Rianto. 2001. Economic crisis, small farmer well-being, and forest cover change in Indonesia. *World Development* 29:767-782.
- Sutherland, W. J. 2006. Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. *Journal of Applied Ecology* 43:599-616.
- Sutherland, W. J., and C. W. Anderson. 1993. Predicting the Distribution of Individuals and the Consequences of Habitat Loss - the Role of Prey Depletion. *Journal of Theoretical Biology* 160:223-230.
- Sutherland, W. J., and A. R. Watkinson. 2001. Policy making within ecological uncertainty: lessons from badgers and GM crops. *Trends in Ecology & Evolution* 16:261-263.
- Sutherst, R. W., G. F. Maywald, T. Yonow, and S. P.M. 1999. CLIMEX: predicting the effects of climate on plants and animals. . Collingwood, Australia CSIRO Publishing iv.:88 pp.
- Takekawa, J. Y., C. T. Lu, and R. T. Pratt. 2001. Avian communities in baylands and artificial salt evaporation ponds of the San Francisco Bay estuary. *Hydrobiologia* 466:317-328.
- Takekawa, J. Y., A. K. Miles, D. H. Schoellhamer, N. D. Athearn, M. K. Saiki, W. D. Duffy, S. Kleinschmidt, G. G. Shellenbarger, and C. A. Jannusch. 2006. Trophic structure and avian communities across a salinity gradient in evaporation ponds of the San Francisco Bay estuary. *Hydrobiologia* 567:307-327.
- Tank, A., J. B. Wijngaard, G. P. Konnen, R. Bohm, G. Demaree, A. Gocheva, M. Mileta, S. Pashiardis, L. Hejkrlik, C. Kern-Hansen, R. Heino, P. Bessemoulin, G. Muller-Westermeier, M. Tzanakou, S. Szalai, T. Palsdottir, D. Fitzgerald, S. Rubin, M. Capaldo, M. Maugeri, A. Leitass, A. Bukantis, R. Aberfeld, A. F. V. Van Engelen, E. Forland, M. Mietus, F. Coelho, C. Mares, V. Razuvaev, E. Nieplova, T. Cegnar, J. A. Lopez, B. Dahlstrom, A. Moberg, W. Kirchhofer, A. Ceylan, O. Pachaliuk, L. V. Alexander, and P. Petrovic. 2002. Daily dataset of 20th-century surface air temperature and precipitation series for the European Climate Assessment. *International Journal of Climatology* 22:1441-1453.
- Taylor, D. L., and J. S. Collie. 2003. Effect of temperature on the functional response and foraging behavior of the sand shrimp *Crangon septemspinosa* preying on juvenile winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. *Marine Ecology Progress Series* 263:217-234.
- Teels, B. M., L. E. Mazanti, and C. A. Rewa. 2004. Using an IBI to assess effectiveness of mitigation measures to replace loss of a wetland-stream ecosystem. *Wetlands* 24:375-384.
- Tella, J. L., M. G. Forero, J. A. Donazar, J. J. Negro, and F. Hiraldo. 1997. Non-adaptive adoptions of nestlings in the colonial lesser kestrel: Proximate causes and fitness consequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40:253-260.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.
- Thouzeau, C., S. Massemin, and Y. Handrich. 1997. Bone marrow fat mobilization in relation to lipid and protein catabolism during prolonged fasting in barn owls. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 167:17-24.
- Thuiller, W. 2003. Biomod - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9:1353-1362.
- Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araujo, P. M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgely, J. Paterson, F. M. Schurr, M. T. Sykes, and N. E. Zimmermann. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9:137-152.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araujo, M. T. Sykes, and I. C. Prentice. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:8245-8250.

Bibliographie

- Tinbergen, J. M., and M. W. Dietz. 1994. Parental Energy-Expenditure During Brood Rearing in the Great Tit (*Parus-Major*) in Relation to Body-Mass, Temperature, Food Availability and Clutch Size. *Functional Ecology* 8:563-572.
- Tischew, S., A. Baasch, M. K. Conrad, and A. Kirmer. 2010. Evaluating Restoration Success of Frequently Implemented Compensation Measures: Results and Demands for Control Procedures. *Restoration Ecology* 18:467-480.
- Tolkamp, H. H., and P. T. J. C. Van Rooy. 1990. Reactie op de derde nota waterhuishouding met nadruk op de presentatietechniek. *Ampebe. H2O* 23:402-403.
- Toral, G. M., R. A. Stillman, S. Santoro, and J. Figuerola. 2012. The importance of rice fields for glossy ibis (*Plegadis falcinellus*): Management recommendations derived from an individual-based model. *Biological Conservation* 148:19-27.
- Tourenq, C., S. Aulagnier, L. Durieux, S. Lek, F. Mesléard, A. Johnson, and J. L. Martin. 2001. Identifying rice fields at risk from damage by the greater flamingo. *Journal of Applied Ecology* 38:170-179.
- Tregenza, T., G. A. Parker, and D. J. Thompson. 1996. Interference and the ideal free distribution: Models and tests. *Behavioral Ecology* 7:379-386.
- Trexler, J. C., C. E. McCulloch, and J. Travis. 1988. How Can the Functional-Response Best Be Determined. *Oecologia* 76:206-214.
- Tuanmu, M. N., A. Vina, G. J. Roloff, W. Liu, Z. Y. Ouyang, H. M. Zhang, and J. G. Liu. 2011. Temporal transferability of wildlife habitat models: implications for habitat monitoring. *Journal of Biogeography* 38:1510-1523.
- Turner, B. L., W. C. Clark, R. W. Kates, J. F. Richards, J. T. Mathews, and W. B. Meyer. 1990. The Earth as transformed by human action: global and regional changes in the biosphere over the past 300 years. (Eds) Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Turnhout, E., M. Hisschemoller, and H. Eijsackers. 2007. Ecological indicators: Between the two fires of science and policy. *Ecological Indicators* 7:215-228.
- UNFPA. 2007. State of World Population Report.
- Uye, S. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 38:149-158.
- Valat, T. d. 2012. Etat écologique initial des étangs et marais des salins de Camargue-Secteur des salins et anciens salins. Rapport pour le Parc Naturel Régional de Camargue et le Conservatoire du Littoral. 211 pp + annexes.
- Vallauri, D. R., J. Aronson, and M. Barbero. 2002. An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restoration Ecology* 10:16-26.
- van Gils, J. A., B. Spaans, A. Dekinga, and T. Piersma. 2006. Foraging in a tidally structured environment by red knots (*Calidris canutus*): Ideal, but not free. *Ecology* 87:1189-1202.
- Van Teeffelen, A. J. A., C. C. Vos, and P. Opdam. 2012. Species in a dynamic world: Consequences of habitat network dynamics on conservation planning. *Biological Conservation* 153:239-253.
- Vanalphen, J. J. M., and F. Galis. 1983. Patch Time Allocation and Parasitization Efficiency of *Asobara-Tabida*, a Larval Parasitoid of *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* 52:937-952.
- Vavrus, S., J. E. Walsh, W. L. Chapman, and D. Portis. 2006. The behavior of extreme cold air outbreaks under greenhouse warming. *International Journal of Climatology* 26:1133-1147.
- Verboom, J., R. Alkemade, J. Klijn, M. J. Metzger, and R. Reijnen. 2007. Combining biodiversity modeling with political and economic development scenarios for 25 EU countries. *Ecological Economics* 62:267-276.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Vleck, C. M. 1981. Hummingbird incubation: female attentiveness and egg temperature. *Oecologia (Berl.)* 51:199-205.

Bibliographie

- Vuichard, N., P. Ciais, and A. Wolf. 2009. Soil Carbon Sequestration or Biofuel Production: New Land-Use Opportunities for Mitigating Climate over Abandoned Soviet Farmlands. *Environmental Science & Technology* 43:8678-8683.
- Walker, S., A. L. Brower, R. T. T. Stephens, and W. G. Lee. 2009. Why bartering biodiversity fails. *Conservation Letters* 2:149-157.
- Walsberg, G. E., D. S. Farner, J. R. King, and K. C. Parkers. 1983. Avian ecological energetics. (eds) *Avian biology*. Academic Press, London 7:161-220.
- Walsh, J. E., A. S. Phillips, D. H. Portis, and W. L. Chapman. 2001. Extreme cold outbreaks in the United States and Europe, 1948-99. *Journal of Climate* 14:2642-2658.
- Warnock, N., G. W. Page, T. D. Ruhlen, N. Nur, J. Y. Takekawa, and J. T. Hanson. 2002. Management and conservation of San Francisco bay salt ponds: Effects of pond salinity, area, tide, and season on Pacific flyway waterbirds. *Waterbirds* 25:79-92.
- Warren, D. L., R. E. Glor, and M. Turelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33:607-611.
- Weber, T. P., A. I. Houston, and B. J. Ens. 1999. Consequences of habitat loss at migratory stopover sites: a theoretical investigation. *Journal of Avian Biology* 30:416-426.
- Webster, M. S., P. P. Marra, S. M. Haig, S. Bensch, and R. T. Holmes. 2002. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution* 17:76-83.
- Welbergen, J. A., S. M. Klose, N. Markus, and P. Eby. 2008. Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275:419-425.
- West, A. D., J. D. Goss-Custard, S. McGrorty, R. A. Stillman, S. Durell, B. Stewart, P. Walker, D. W. Palmer, and P. J. Coates. 2003. The Burry shellfishery and oystercatchers: using a behaviour-based model to advise on shellfishery management policy. *Marine Ecology Progress Series* 248:279-292.
- West, A. D., R. A. Stillman, A. Drewitt, N. J. Frost, M. Mander, C. Miles, R. Langston, W. G. Sanderson, and J. Willis. 2011. WaderMORPH - a user-friendly individual-based model to advise shorebird policy and management. *Methods in Ecology and Evolution* 2:95-98.
- Westhoek, H., M. van den Berg, and J. Bakker. 2006. Development of land use scenarios for European land use. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114:7-20.
- White, G. C. 2000. Population viability analysis: data requirements and essential analyses. L. Boitani and T. K. Fuller, editors. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, New York, USA:288-331.
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26:1-69.
- Whittingham, M. J., and H. M. Markland. 2002. The influence of substrate on the functional response of an avian granivore and its implications for farmland bird conservation. *Oecologia* 130:637-644.
- Wiegand, T., J. Naves, M. F. Garbulsky, and N. Fernandez. 2008. Animal habitat quality and ecosystem functioning: Exploring seasonal patterns using NDVI. *Ecological Monographs* 78:87-103.
- Wilhelm, F. M., D. W. Schindler, and A. S. McNaught. 2000a. The influence of experimental scale on estimating the predation rate of *Gammarus lacustris* (Crustacea : Amphipoda) on *Daphnia* in an alpine lake. *Journal of Plankton Research* 22:1719-1734.
- Wilhelm, F. M., D. W. Schindler, and A. S. McNaught. 2000b. The influence of experimental scale on estimating the predation rate of *Gammarus lacustris* (Crustacean: Amphipoda) on *Daphnia* in an alpine lake. *Journal of Plankton Research* 22:1719-1734.
- Williams, J. B. 1996. Energetics of avian incubation. *Avian energetics and nutritional ecology* (Carey C, ed). New York: Chapman & Hall:375-415.
- Williams, R. J., and N. D. Martinez. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180-183.
- Williams, R. J., and N. D. Martinez. 2004. Stabilization of chaotic and non-permanent food-web dynamics. *European Physical Journal B* 38:297-303.

Bibliographie

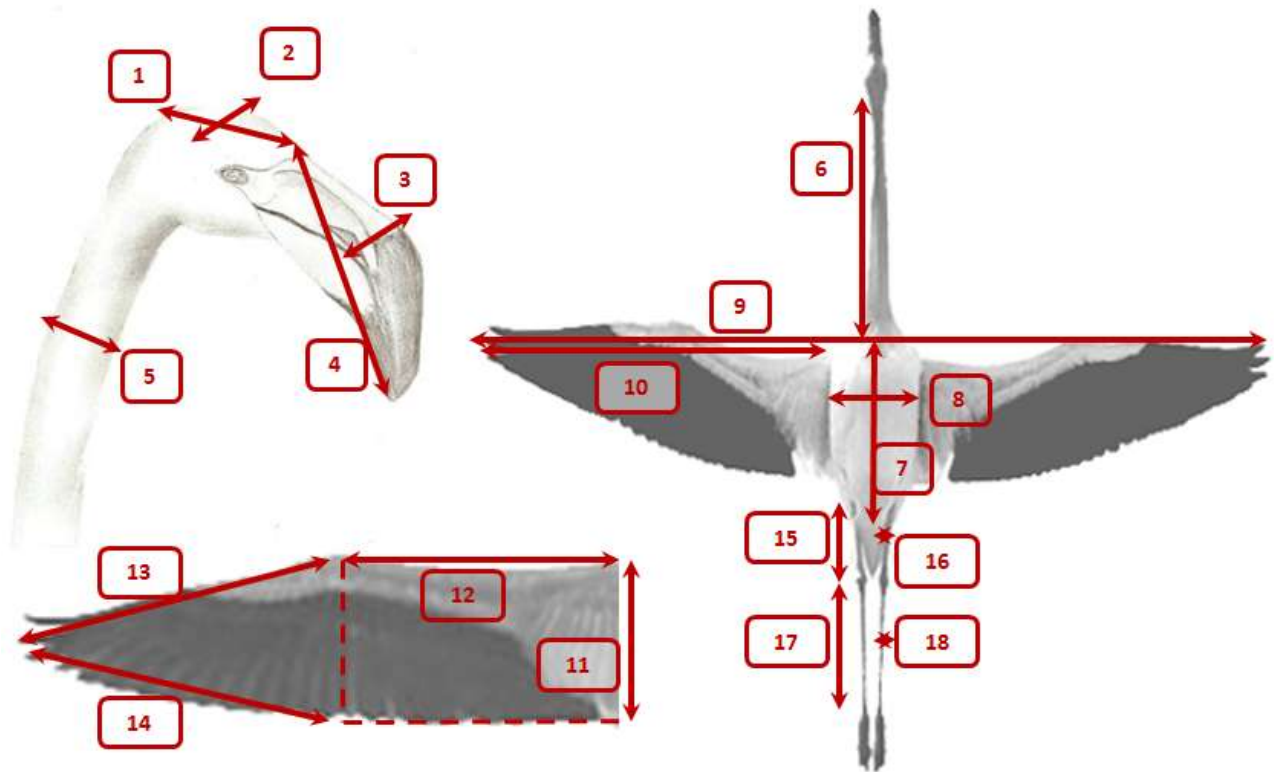
- Williams, T. D., and F. Vézina. 2001. Reproductive energy expenditure, intraspecific variations and fitness. *Current Ornithology* 16:355-405.
- Wittemyer, G., H. B. Rasmussen, and I. Douglas-Hamilton. 2007. Breeding phenology in relation to NDVI variability in free-ranging African elephant. *Ecography* 30:42-50.
- Wolters, M., A. Garbutt, and J. P. Bakker. 2005. Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. *Biological Conservation* 123:249-268.
- Wood, C. 2003. *Environmental Impact Assessment – A comparative review*. 2nd edition, Pearson Education Ltd., Harlow.
- Woodhams, D. C., V. L. Kilburn, L. K. Reinert, J. Voyles, D. Medina, R. Ibanez, A. D. Hyatt, D. G. Boyle, J. D. Pask, D. M. Green, and L. A. Rollins-Smith. 2008. Chytridiomycosis and Amphibian Population Declines Continue to Spread Eastward in Panama. *Ecohealth* 5:268-274.
- Woodward, F. I., and L. Rochefort. 1991. Sensitivity Analysis of Vegetation Diversity to Environmental-Change. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1:7-23.
- Yates, D. N., T. G. F. Kittel, and R. F. Cannon. 2000. Comparing the correlative holdridge model to mechanistic biogeographical models for assessing vegetation distribution response to climatic change. *Climatic Change* 44:59-87.
- Yom-Tov, Y. 2001. Global warming and body mass decline in Israeli passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268:947-952.
- Zedler, J. B., and S. Kercher. 2005. Wetland resources: Status, trends, ecosystem services, and restorability. Pages 39-74 in *Annual Review of Environment and Resources*.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and extensions in Ecology with R*. Springer, New York.

Annexes

Annexe 1. Paramètres utilisés dans le modèle NicheMapper™

Annex 1.1.

Morphological measures of Greater flamingos used to run the endotherm sub-mode of NicheMapper™.



- 1) head length ; 2) head width ; 3) beak width ; 4) beak length ; 5) neck diameter ; 6) neck length ; 7) torso length ; 8) torso width ; 9) wingspan ; 10) wing length ; 11) wing width ; 12) rectangle length ; 13) and 14) sides of the triangle ; 15) tibia length ; 16) tibia diameter ; 17) tarsus length and 18) tarsus diameter. Wing division in a triangle and a rectangle (numerated from 11 to 14) allowed to calculate wing area.

Annex 1.2.

Calculations of the area of the head and neck in flamingos for NicheMapper™ parametrisation

Some parameters in NicheMapper™ (especially for feathers) consider together the head and neck. But in flamingos, the neck area is much more important than the head one. Hence, we approximately calculated the area of each part to consider head and neck in real proportions. Head was considered as a cylinder. Its area was calculated as follow:

$$\text{Cylinder} : \pi \times \text{mean diameter} \times \text{mean length} = \mathbf{152 \text{ cm}^2}$$

With mean diameter = 0.99 and mean length = 48.8 cm.

Two formulae were used for the head area calculation. First we considered the head as a cylinder and then as an ellipsoid and calculated a mean of both formulae.

$$\text{Cylinder} : \pi \times 3.4 \times 6.7 = 72 \text{ cm}^2$$

$$\text{Ellipsoid} : 4\pi \left(\frac{a^p b^p + a^p c^p + b^p c^p}{3} \right)^{1/p} = 60 \text{ cm}^2$$

With $p = 1.6$ et a, b and c being the semi-axes of the ellipsoid (respectively 1.685 ; 1.685 and 3.31 cm).

$$\text{Mean} = (72+60)/2 = \mathbf{66 \text{ cm}^2}$$

Hence, the head represented 30% of the total surface head+neck and the neck 70%. For each parameter, the mean value (head+neck) was thus calculated as follow:

$$\text{Mean value} = \mathbf{0.3 \times \text{Head value} + 0.7 \times \text{Neck value}}$$

Annex 1.3.**Protein, lipid and carbohydrate content, and dry matter proportion for the two main prey of flamingos in the Camargue (*Artemias* and Chironomids larvae).**

Monthly values are given.

	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
Protein	0.51	0.52	0.54	0.54	0.54	0.54	0.54	0.54	0.54	0.52	0.51	0.51
Lipid	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15
Carbohy drates	0.14	0.14	0.13	0.13	0.13	0.13	0.13	0.13	0.13	0.14	0.14	0.14
Water	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86	0.86

Annex 1.4.**Climate data used for modelling daily energy requirements of the Greater Flamingo between January 1980 and April 2012.**

As there is 20 years of data, only the two years during which the cold spells took place and two others 'normal' years as examples are presented here (for 2012, only data for four months were available).

Year	Month	Air Temperature (°C)		Relative Humidity (%)		Wind speed (m s ⁻¹)		Cloud cover (%)	
		Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
1985	Jan.	-1.89	6.45	54.51	78.87	3.03	14.8	0	1
	Feb.	4.35	13.28	60	88.21	1.5	10.75	0	1
	March	4.34	12.43	58.87	82.58	3.16	15.12	0	1
	April	8.48	18.72	47.5	81.16	2.76	15.33	0	1
	May	11.04	19.78	58.54	87.58	1.29	10.54	0	1
	June	14.45	24.86	50	81.16	1.93	11.66	0	1
	July	17.9	29.44	53.38	82.58	1.16	10.83	0	1
	August	16.18	27.38	52.9	83.38	1.45	11.38	0	1
	Sept.	14.57	27.31	50	86.33	1.6	10.33	0	1
	Oct.	11.58	21.35	60.32	89.35	2.5	12.25	0	1
	Nov.	3.55	11.18	58	82.66	3	13.92	0	1
	Dec.	4.73	12.29	70.8	87.9	3.12	13.16	0	1
2012	Jan.	3.65	12.39	51.65	84.26	2.2	13.58	0	1
	Feb.	-0.32	8.1	34.24	66.48	5.5	21.36	0	1
	March	6.53	17.87	40.19	84.13	1.74	13.7	0	1
	April	9.24	17.47	47.7	84.9	2.15	16.67	0	1
1984	Jan.	2.15	10.57	65.32	87.9	1.48	12.58	0	1
	Feb.	1.74	10.33	58.27	84.13	2.62	13.86	0	1
	March	3.95	13.01	53.87	82.9	4.06	16.19	0	1
	April	5.93	17.92	42.66	81	2.43	14.5	0	1
	May	9.36	18.55	55.8	85.8	2.64	13.35	0	1
	June	14.09	25.41	48.33	83.83	1.86	12.76	0	1
	July	16.55	28.16	56.29	83.38	2.7	13.35	0	1
	August	16.17	27.38	50.64	85.48	2	11.64	0	1
	Sept.	13.41	23.3	51.33	85.83	1.8	12.36	0	1
	Oct.	9.96	20.06	59.67	91.29	2.32	12.22	0	1
	Nov.	8.19	16.96	63.5	87.66	1.86	11.73	0	1
	Dec.	3.14	11.59	65.96	87.58	2.22	12.35	0	1
2011	Jan.	2.84	9.95	62.81	86.26	2.91	13.68	0	1
	Feb.	4.55	12.62	56.39	86.68	1.84	13.46	0	1
	March	6.3	15.39	53.68	88.06	1.54	12.89	0	1
	April	10.16	21.5	38.37	87.9	1.22	12.9	0	1
	May	13.15	25.03	34.55	87.03	1	13.1	0	1

Annexes

June	15.81	25.27	44.17	86.03	1.26	12.64	0	1
July	17.08	27.24	39.26	82.71	1.64	13.25	0	1
August	16.88	28.68	42.61	90.52	0.74	10.78	0	1
Sept.	15.48	27.07	43.4	90.57	0.86	10.94	0	1
Oct.	11.4	21.99	45.06	86.61	1.88	13.08	0	1
Nov.	10.32	16.65	65.17	90.27	1.64	11.83	0	1
Dec.	5.04	13.16	56.26	87.68	1.3	13.45	0	1

Annexe 2. Paramètres utilisés dans le modèle MORPH

Annex 2.1.

Global variables used in the model

Global variable	Value
Duration of time	
step	1 h
Day	Day 1= 1 May
Time	
Month	
StartofMonth	
DayLength	21 june=15.24 h, 21 december=11.12h
FemaleOnNest	

Annex 2.2.

Patch variables

Patch name	Patch area (m ²)	Patch salinity class (g.l ⁻¹)				Patch availability			
		May(1)	June(2)	July(3)	August(4)	1	2	3	4
Closdes15ha	155500	[150;200[NA	NA	NA				
Closdes20ha	172900	NA	NA	NA	NA				
Closdes30ha	275900	[150;200[NA	NA	NA				
Closdes35ha	287200	[150;200[NA	NA	NA				
Baissesdes500Fr	1180900	[2;80[NA	[80;150[[2;80[
BaissesGrauEnfer	631800	[200;280[[150;200[[150;200[[2;80[
BaissesStGenest	1418900	[80;150[[80;150[[150;200[[80;150[
Barrage	453300	[200;280[[200;280[[200;280[[150;200[
Briscon	2055700	NA	[2;80[[2;80[[2;80[
ClosdesTermes	714400	[80;150[[80;150[[80;150[[2;80[
ClosdesVaches	549500	[150;200[NA	NA	[80;150[
ClosMolinari	279300	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
Commerce4Jeux	165100	[80;150[[150;200[[280;350[dry				
Commerce3Jeux	317400	NA	NA	NA	[200;280[
Coquillier	214800	[200;280[[200;280[[200;280[[200;280[
Cuvette	625200	NA	NA	NA	NA				
Dame	4515200	[2;80[[80;150[[2;80[[2;80[
EnforesVignolle	2303700	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
Esquineau4	368600	[2;80[[2;80[[80;150[NA				
Esquineau5	1008500	[80;150[[80;150[[80;150[[80;150[
Esquineau7	1588300	[80;150[[80;150[[80;150[[2;80[
Estagnol	1346600	[80;150[[80;150[[80;150[[80;150[
EtangBeauduc	5961900	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
EtangFaraman1	765000	[280;350[[280;350[[280;350[[280;350[
EtangFaraman2	420000	[280;350[[280;350[[280;350[[280;350[
EtangFaraman3	300700	[280;350[[280;350[[280;350[[280;350[
EtangFaraman4	339000	[280;350[[280;350[[280;350[[280;350[
EtaneFaraman5	675100	[280;350[[280;350[[280;350[[280;350[
EtangFaraman6	468000	[280;350[[280;350[[280;350[[280;350[
Fangassier1	3805600	[200;280[[200;280[[200;280[[280;350[
Galabert0	801000	dry	dry	dry	dry				
Galabert1	1852300	dry	dry	dry	dry				
Galabert2	5048700	[80;150[[2;80[[2;80[[2;80[
Galabert3	555800	dry	[2;80[dry	dry				
Galere	2193800	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
Gargatte1	1163600	[2;80[[2;80[[150;200[[2;80[
Gargatte2	698200	[80;150[[2;80[[2;80[[2;80[
GrandReservoir	425500	[280;350[[280;350[[200;280[[200;280[
Graudeladent	244800	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
JeudeMaille	913200	[80;150[[150;200[[80;150[[80;150[
JeuxdelaTour	461500	[280;350[[200;280[[280;350[[280;350[
JeuxStGenest	397800	[280;350[[280;350[[280;350[[200;280[
JeuxCoquillier1	245300	[280;350[[280;350[[280;350[[200;280[
JeuxCoquillier2	179500	[280;350[[280;350[[280;350[[200;280[

Annexes

JeuxCoquillier3	129000	[280;350[[280;350[[280;350[[200;280[
JeuxCoquillier4	103200	[280;350[[280;350[[280;350[[200;280[
JeuxduN1clos1	610600	[80;150[[80;150[[280;350[[80;150[
JeuxduN1clos2	792700	[150;200[[150;200[[200;280[[150;200[
JeuxduN1clos3	224300	[280;350[[150;200[[200;280[[150;200[
JeuxduN1clos4	616200	[200;280[[200;280[[200;280[[200;280[
JeuxduN1clos5	386000	[280;350[[200;280[[280;350[[200;280[
JeuxMachine	1068200	[80;150[[150;200[[80;150[[80;150[
MaraisFaraman1	608800	[80;150[[80;150[[2;80[[80;150[
MaraisFaraman2	772100	[80;150[[80;150[[80;150[[80;150[
MaraisFaraman3	362400	[80;150[NA	NA	[80;150[
Marchons	171600	NA	NA	[280;350[[200;280[
MontillesArnauds	330500	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
MontillesVertes1	571800	[2;80[[2;80[[80;150[[80;150[
MontillesVertes2	791900	[80;150[[80;150[[2;80[[80;150[
MontillesVertes3	662700	[80;150[[2;80[[2;80[[2;80[
Mulets	386100	[80;150[[80;150[[80;150[[80;150[
Pavias	2871100	[80;150[[80;150[[80;150[[80;150[
Pebre	1457000	dry	dry	dry	dry				
PointeDame	149000	[80;150[[80;150[[2;80[[80;150[
Pointes	1004400	[200;280[[200;280[[200;280[[80;150[
PourtourRascaillan1	787400	[80;150[dry	dry	dry				
PourtourRascaillan2	1701300	[2;80[[80;150[[200;280[[80;150[
Q2A	191900	[80;150[NA	[80;150[dry				
Quarantaine1	1130200	[80;150[NA	[2;80[[150;200[
Quarantaine2	498000	[80;150[NA	[80;150[dry				
Quarantaine3	741700	[80;150[NA	[200;280[[2;80[
Quenin1	923500	[2;80[[2;80[[80;150[[2;80[
Quenins2et3	2985700	[2;80[[80;150[[2;80[[2;80[
Rascaillan	4042300	[2;80[[80;150[[150;200[dry				
Sablons	6816400	dry	NA	dry	dry				
StAnne	1747500	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
Siffleurs2	152900	[80;150[[280;350[[200;280[[150;200[
Vaisseau1	1110900	[2;80[[80;150[[80;150[[80;150[
Vaisseau2	4996400	[2;80[[80;150[[80;150[[80;150[
ValAgricola	1162600	[2;80[[2;80[dry	dry				
VanneauxNord	487600	[280;350[[80;150[[80;150[NA				
VanneauxSud	308000	[280;350[[280;350[[280;350[[280;350[
VieuxRhôneNord	1830100	[2;80[NA	[2;80[[2;80[
VieuxRhôneSud	2936700	[2;80[[2;80[[2;80[[2;80[
Fangassier2	1451800	0	0	0	0				

available pond	not available pond
----------------	--------------------

Annex 2.3.

Foragers variables

Forager variables	Male breeder	Female breeder	Source
Initial number	3500	3500	<i>unpublished data</i>
Pair	1-3500	1-3500	
Sex	male	female	
<i>Diet eaten</i>			
pelagos		X	<i>Johnson and Cézilly 2007</i>
benthos		X	<i>Rullman et al. in prep</i>
Range of dominance values	0-1	0-1	<i>Durell et al. 2006</i>
<i>Prey interference</i>			
aggregation factor	10	10	<i>Durell et al. 2006</i>
threshold density (n ha ⁻¹)	25	25	
coefficients	0.5	0.5	
<i>Functional response</i>			
attack rate (number of prey s ⁻¹)		pelagos=0.021 benthos=0.0064	<i>Deville et al. 2013</i>
handling time (s)		pelagos=0.035 benthos=0.5	
	0.8		
Prey assimilation efficiency	5	0.85	<i>Durell et al. 2006</i>
Max metabolisable energy		1713kJ/kg ^{0.72}	<i>Kirkwood 1983</i>
Energy density of fat reserves (kJ d ⁻¹)	33.4	33.4	<i>Kersten and Piersma 1987</i>
	2016.		
Daily energy requirements (kJ d ⁻¹)	69	1560.72	<i>Deville et al. in prep</i>
Extra requirements during the chick feeding	+8%	+8%	this study
Mean start mass (g)	3579	2525	<i>Gallet 1949</i>
	1545		
Mean start body fat reserves	9.03	9695.21	<i>Boos et al. 2005</i>
Target mass (g)	3579	2525	<i>Gallet. 1949</i>
Starvation mass (g)	2931	2157	<i>Deville et al. in prep</i>

Annex 2.4.**Weight of flamingos chicks as a function of their age***(from Berry and Berry. 1976)*

Chick age (days)	Weight (g)					Mean
	chick 1	chick 2	chick 3	chick 4	chick 5	
1	150	160	180	100	100	138
5	150	170	190	100	100	142
10	190	210	250	100	100	170
15	220	280	300	130	150	216
20	290	350	380	160	200	276
25	360	410	450	200	250	334
30	510	650	530	280	300	454
35	650	810	710	380	420	594
40	850	1030	820	430	570	740
45	920	1150	860	420	630	796
50	1180	1350	1080	540	770	984
55	1250	1440	1100	580	850	1044
60	1480	1710	1200	680	960	1206
65	1550	1900	1250	790	1000	1298
70	1650	2070	1350	900	1150	1424
75	1700	2240	1450	950	1220	1512
80	2000	2500	1710	1200	1450	1772
85	2100	2750	1930	1330	1700	1962
90	2300	2800	2100	1480	1750	2086

Annex 2.5.

Corresponding weight estimation per day from Table 1 and total energy (kJ) needed by a chick per day.

Age is in day, weight in g, crop milk composition content (from Studer) is in % of the crop milk total weight for fat, protein and carbohydrates). Crop milk weight corresponded to 18% of the total chick weight (Rendon et al. 2012).

Chick age	Chick weight	Crop milk weight	crop milk composition content			fat: 33.4 kJ/g	prot: 17 kJ/g	carbo: 17 kJ/g	total kJ d ⁻¹
			fat: 15%	prot: 8.5%	carbo: 0.15%				
0	138	24.84	3.73	2.11	0.04	124.45	35.89	0.63	160.98
1	138	24.84	3.73	2.11	0.04	124.45	35.89	0.63	160.98
2	139	25.02	3.75	2.13	0.04	125.35	36.15	0.64	162.14
3	140	25.2	3.78	2.14	0.04	126.25	36.41	0.64	163.31
4	141	25.38	3.81	2.16	0.04	127.15	36.67	0.65	164.48
5	142	25.56	3.83	2.17	0.04	128.06	36.93	0.65	165.64
6	148	26.64	4.00	2.26	0.04	133.47	38.49	0.68	172.64
7	153	27.54	4.13	2.34	0.04	137.98	39.80	0.70	178.47
8	159	28.62	4.29	2.43	0.04	143.39	41.36	0.73	185.47
9	164	29.52	4.43	2.51	0.04	147.90	42.66	0.75	191.30
10	170	30.6	4.59	2.60	0.05	153.31	44.22	0.78	198.30
11	179	32.22	4.83	2.74	0.05	161.42	46.56	0.82	208.80
12	188	33.84	5.08	2.88	0.05	169.54	48.90	0.86	219.30
13	197	35.46	5.32	3.01	0.05	177.65	51.24	0.90	229.80
14	206	37.08	5.56	3.15	0.06	185.77	53.58	0.95	240.30
15	216	38.88	5.83	3.30	0.06	194.79	56.18	0.99	251.96
16	228	41.04	6.16	3.49	0.06	205.61	59.30	1.05	265.96
17	240	43.2	6.48	3.67	0.06	216.43	62.42	1.10	279.96
18	252	45.36	6.80	3.86	0.07	227.25	65.55	1.16	293.96
19	264	47.52	7.13	4.04	0.07	238.08	68.67	1.21	307.95
20	276	49.68	7.45	4.22	0.07	248.90	71.79	1.27	321.95
21	290	52.2	7.83	4.44	0.08	261.52	75.43	1.33	338.28
22	301	54.18	8.13	4.61	0.08	271.44	78.29	1.38	351.11
23	312	56.16	8.42	4.77	0.08	281.36	81.15	1.43	363.94
24	323	58.14	8.72	4.94	0.09	291.28	84.01	1.48	376.78
25	334	60.12	9.02	5.11	0.09	301.20	86.87	1.53	389.61
26	358	64.44	9.67	5.48	0.10	322.84	93.12	1.64	417.60
27	382	68.76	10.31	5.84	0.10	344.49	99.36	1.75	445.60
28	406	73.08	10.96	6.21	0.11	366.13	105.60	1.86	473.59
29	430	77.4	11.61	6.58	0.12	387.77	111.84	1.97	501.59
30	454	81.72	12.26	6.95	0.12	409.42	118.09	2.08	529.59
31	482	86.76	13.01	7.37	0.13	434.67	125.37	2.21	562.25
32	510	91.8	13.77	7.80	0.14	459.92	132.65	2.34	594.91

Annexes

33	538	96.84	14.53	8.23	0.15	485.17	139.93	2.47	627.57
34	566	101.88	15.28	8.66	0.15	510.42	147.22	2.60	660.23
35	594	106.92	16.04	9.09	0.16	535.67	154.50	2.73	692.90
36	623	112.14	16.82	9.53	0.17	561.82	162.04	2.86	726.72
37	652	117.36	17.60	9.98	0.18	587.97	169.59	2.99	760.55
38	681	122.58	18.39	10.42	0.18	614.13	177.13	3.13	794.38
39	710	127.8	19.17	10.86	0.19	640.28	184.67	3.26	828.21
40	740	133.2	19.98	11.32	0.20	667.33	192.47	3.40	863.20
41	751	135.18	20.28	11.49	0.20	677.25	195.34	3.45	876.03
42	762	137.16	20.57	11.66	0.21	687.17	198.20	3.50	888.87
43	773	139.14	20.87	11.83	0.21	697.09	201.06	3.55	901.70
44	784	141.12	21.17	12.00	0.21	707.01	203.92	3.60	914.53
45	796	143.28	21.49	12.18	0.21	717.83	207.04	3.65	928.53
46	833	149.94	22.49	12.74	0.22	751.20	216.66	3.82	971.69
47	870	156.6	23.49	13.31	0.23	784.57	226.29	3.99	1014.85
48	907	163.26	24.49	13.88	0.24	817.93	235.91	4.16	1058.01
49	944	169.92	25.49	14.44	0.25	851.30	245.53	4.33	1101.17
50	984	177.12	26.57	15.06	0.27	887.37	255.94	4.52	1147.83
51	996	179.28	26.89	15.24	0.27	898.19	259.06	4.57	1161.82
52	1008	181.44	27.22	15.42	0.27	909.01	262.18	4.63	1175.82
53	1020	183.6	27.54	15.61	0.28	919.84	265.30	4.68	1189.82
54	1032	185.76	27.86	15.79	0.28	930.66	268.42	4.74	1203.82
55	1044	187.92	28.19	15.97	0.28	941.48	271.54	4.79	1217.82
56	1076	193.68	29.05	16.46	0.29	970.34	279.87	4.94	1255.14
57	1108	199.44	29.92	16.95	0.30	999.19	288.19	5.09	1292.47
58	1140	205.2	30.78	17.44	0.31	1028.05	296.51	5.23	1329.80
59	1172	210.96	31.64	17.93	0.32	1056.91	304.84	5.38	1367.13
60	1206	217.08	32.56	18.45	0.33	1087.57	313.68	5.54	1406.79
61	1224	220.32	33.05	18.73	0.33	1103.80	318.36	5.62	1427.78
62	1242	223.56	33.53	19.00	0.34	1120.04	323.04	5.70	1448.78
63	1260	226.8	34.02	19.28	0.34	1136.27	327.73	5.78	1469.78
64	1278	230.04	34.51	19.55	0.35	1152.50	332.41	5.87	1490.77
65	1298	233.64	35.05	19.86	0.35	1170.54	337.61	5.96	1514.10
66	1323	238.14	35.72	20.24	0.36	1193.08	344.11	6.07	1543.27
67	1348	242.64	36.40	20.62	0.36	1215.63	350.61	6.19	1572.43
68	1373	247.14	37.07	21.01	0.37	1238.17	357.12	6.30	1601.59
69	1398	251.64	37.75	21.39	0.38	1260.72	363.62	6.42	1630.75
70	1424	256.32	38.45	21.79	0.38	1284.16	370.38	6.54	1661.08
71	1441	259.38	38.91	22.05	0.39	1299.49	374.80	6.61	1680.91
72	1458	262.44	39.37	22.31	0.39	1314.82	379.23	6.69	1700.74
73	1475	265.5	39.83	22.57	0.40	1330.16	383.65	6.77	1720.57
74	1492	268.56	40.28	22.83	0.40	1345.49	388.07	6.85	1740.40
75	1512	272.16	40.82	23.13	0.41	1363.52	393.27	6.94	1763.73
76	1564	281.52	42.23	23.93	0.42	1410.42	406.80	7.18	1824.39
77	1616	290.88	43.63	24.72	0.44	1457.31	420.32	7.42	1885.05

Annexes

78	1668	300.24	45.04	25.52	0.45	1504.20	433.85	7.66	1945.71
79	1720	309.6	46.44	26.32	0.46	1551.10	447.37	7.89	2006.36
80	1772	318.96	47.84	27.11	0.48	1597.99	460.90	8.13	2067.02
81	1810	325.8	48.87	27.69	0.49	1632.26	470.78	8.31	2111.35
82	1848	332.64	49.90	28.27	0.50	1666.53	480.66	8.48	2155.67
83	1886	339.48	50.92	28.86	0.51	1700.79	490.55	8.66	2200.00
84	1924	346.32	51.95	29.44	0.52	1735.06	500.43	8.83	2244.33
85	1962	353.16	52.97	30.02	0.53	1769.33	510.32	9.01	2288.65
86	1986	357.48	53.62	30.39	0.54	1790.97	516.56	9.12	2316.65
87	2011	361.98	54.30	30.77	0.54	1813.52	523.06	9.23	2345.81
88	2036	366.48	54.97	31.15	0.55	1836.06	529.56	9.35	2374.97
89	2061	370.98	55.65	31.53	0.56	1858.61	536.07	9.46	2404.14
90	2086	375.48	56.32	31.92	0.56	1881.15	542.57	9.57	2433.30

Annexe 2.6.

Additional energy requirements due to the chick provisioning for males and females breeders during the simulation with MORPH.

The days when breeders have to come back to the nest every three days to feed the chick is represented in grey.

Month	Breeding stage	Day	Additional energy requirements	
			for males	for females
May	Egg laying	1	0	0
		2	0	0
		3	0	0
	Incubation	4	0	0
		5	0	0
		6	0	0
		7	0	0
		8	0	0
		9	0	0
		10	0	0
		11	0	0
		12	0	0
		13	0	0
		14	0	0
		15	0	0
		16	0	0
		17	0	0
		18	0	0
		19	0	0
		20	0	0
		21	0	0
		22	0	0
		23	0	0
		24	0	0
		25	0	0
		26	0	0
		27	0	0
		28	53.66	0
		29	53.66	0
		30	53.66	54.05
		31	54.44	54.05
June	Chick hatching	1	54.44	54.05
	Chick provisioning	2	54.44	55.21
		3	57.55	55.21
		4	57.55	55.21
		5	57.55	61.82
		6	63.77	61.82
		7	63.77	61.82
		8	63.77	69.60
		9	73.10	69.60

Annexes

	10	73.10	69.60	
	11	73.10	80.10	
	12	83.99	80.10	
	13	83.99	80.10	
	14	83.99	93.32	
	15	97.99	93.32	
	16	97.99	93.32	
	17	97.99	107.32	
	18	112.76	107.32	
	19	112.76	107.32	
	20	112.76	121.31	
	21	125.59	121.31	
	22	125.59	121.31	
	23	125.59	139.20	
	24	148.53	139.20	
	25	148.53	139.20	
	26	148.53	167.20	
	27	176.53	167.20	
	28	176.53	167.20	
	29	176.53	198.30	
	30	209.19	198.30	
	July	1	209.19	198.30
		2	209.19	230.97
		3	242.24	230.97
		4	242.24	230.97
		5	242.24	264.79
		6	276.07	264.79
		7	276.07	264.79
		8	276.07	292.01
		9	296.29	292.01
10		296.29	292.01	
11		296.29	304.84	
12		309.51	304.84	
13		309.51	304.84	
14		309.51	338.28	
15		352.67	338.28	
16		352.67	338.2821	
17		352.67	382.61	
18		387.27	382.61	
19		387.27	382.61	
20		387.27	396.61	
21		401.27	396.61	
22		401.27	396.61	
23		401.27	418.38	
24		430.82	418.38	
25		430.82	418.38	
26		430.82	455.71	
27		468.93	455.71	
28		468.93	455.71	
29		468.93	482.93	
30		489.93	482.93	

Annexes

		31	489.93	482.93
August		1	489.93	504.70
		2	514.42	504.70
		3	514.42	504.70
		4	514.42	533.86
		5	543.58	533.86
		6	543.58	533.86
		7	543.58	560.30
		8	566.91	560.30
		9	566.91	560.30
		10	566.91	580.13
		11	587.91	580.13
		12	587.91	580.13
		13	587.91	608.13
		14	0	608.13
	chick fledging	15	0	0

Annexes

Annexe 3. Liste des communications

- Consequences of saltpans reconversion on the Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Camargue, first results. **Deville A-S.**, Grémillet, D., Gauthier-Clerc M., Béchet A. Ecology and Conservation of Mediterranean Seabirds (13th MedMaravis pan-Mediterranean Symposium). 14-17 octobre 2011. Alghero, Sardaigne (Italie). (Communication orale)
- Energetic requirements and spatial distribution of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Camargue: consequences of saltpans reconversion. **Deville A-S.**, Grémillet, D., Gauthier-Clerc M., Béchet A. Conservation sciences in the Mediterranean region. 8-10 décembre 2011. Tour du Valat, Arles (France). (Communication orale)
- Functional response in a filter feeder, the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*). **Deville A-S.**, Grémillet, D., Gauthier-Clerc M., Guillemain M., Von Houwald F, Gardelli B. & Béchet A. 8^{ème} Meeting Ecology and Behavior. 2-6 avril 2012. CEBC_CNRS Chizé (France).(Poster)
- Functional response in a filter feeder, the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*). **Deville A-S.**, Grémillet, D., Gauthier-Clerc M., Guillemain M., Von Houwald F, Gardelli B. & Béchet A. Réveil du Dodo (4^{ème} Edition). Mai 2012. Université de Bourgogne. (France). 2-4 mai 2012. (Poster)
- Greater flamingos facing salt pans reconversion in the Camargue Which factors rule their distribution? Consequences for their conservation? **Deville A-S.**, Grémillet, D., Gauthier-Clerc M. & Béchet A. European association of zoos and aquaria (EAZA). 24-26 mai 2013. Villars-les-Dombes (France). (Communication orale)
- Modeling the effects of land-use changes on wild populations: The case of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Camargue saltpans. **Deville A-S.**, Stillman R., Rullman J-P., Boutron O., Grémillet, D., Gauthier-Clerc M., Maillard S. & Béchet A. European. 9^{ème} conference of the European Ornithologists' Union. 27-31 août 2013. Université de. Norwich (Angleterre). (Poster)

« Gardiens de l'entre terre et mer, les flamants revendiquent une identité hybride que seule une partie des salins et des zones protégées du delta [...] peuvent encore leur offrir. Leur richesse est là, dans leur capacité à mobiliser les hommes autour de leur devenir – et celui du delta – autant que dans les spectacles grandioses chargés d'imaginaires dont ils les gratifient. »

Jean E. Roché et Chantal Aubry, Salins de Camargue, territoires convoités. 2009

RESUME

Comprendre et prédire l'impact des changements d'affectation des terres sur les espèces est fondamental pour réduire les effets négatifs sur la biodiversité. L'exploitation du sel de mer, menée dans des salins, a contribué à façonner des écosystèmes anthropisés abritant souvent une biodiversité remarquable. C'est notamment le cas de l'emblématique flamant rose (*Phoenicopterus roseus*) dans le bassin méditerranéen, les salins lui offrant à la fois des zones d'alimentation et de reproduction. Cependant, l'industrie salinière est aujourd'hui en profonde mutation. En Camargue (Sud de la France), les salins de Giraud, qui abritent l'unique site français de reproduction du flamant rose, ont récemment cessé leur production sur près de la moitié de la surface et la partie restante pourrait être convertie en vue d'autres activités. L'objectif de cette thèse est de comprendre et de prédire les impacts de ces changements sur la population nicheuse de flamants roses en utilisant un modèle mécaniste individu-centré. Ce modèle requiert notamment trois paramètres fondamentaux dont la détermination a structuré ce travail: i) l'efficacité d'ingestion du flamant en fonction de la densité et du type de proies, ii) les besoins énergétiques de l'espèce et iii) les facteurs environnementaux autres que la disponibilité alimentaire affectant la distribution des flamants dans les salins. Nos résultats mettent en évidence i) l'importance des proies présentes dans la colonne d'eau (e.g. *Artemia spp*), plus faciles à filtrer que celles contenues dans le sédiment (e.g. larves de chironomes), ii) une préférence pour les étangs de salinité basse et moyenne (<150 g.l⁻¹) et de forme géométrique simple (i.e. circulaire), iv) une plus grande sensibilité des mâles à une diminution de la ressource alimentaire dans les salins en raison de leurs besoins énergétiques plus élevés. Ces résultats ont permis de paramétrer un modèle mécaniste individu-centré qui offre un outil d'aide à la décision flexible pour penser et discuter du futur de la gestion des salins de Giraud. Nous encourageons l'utilisation de ce type d'outils prédictifs pour anticiper les effets des changements d'habitat sur la biodiversité et proposons des éléments de réflexion quant aux méthodes à employer pour anticiper ces impacts.

Mots-clés

Artemia spp, biologie de la conservation, écologie alimentaire, mesures compensatoires, modèles mécanistes individu-centrés, modèles énergétiques, MORPH, NicheMapper™, *Phoenicopterus roseus*, salins

ABSTRACT

Energetic needs and spatial distribution of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*), salt pans reconversion consequences for the conservation of the species.

Understanding and predicting the consequences of land-use changes on species are essential to decrease the negative effects on biodiversity. Salt harvesting in commercial saltpans shaped anthropogenic habitats harboring a typical biodiversity. This is particularly true for the emblematic Greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in the Mediterranean basin, saltpans offering foraging and nesting sites to this species. Nevertheless, the saltpans industry currently undergoes profound changes. In the Camargue (southern France), the saltpans of Salin-de-Giraud, which hold the unique French breeding site of the Greater flamingo, recently ceased their activity over half of the surface. The remaining part could be used for other industrial activities. Here, we aim at understanding and predicting the impacts of these changes on the breeding flamingo population, using an individual-based mechanistic model. This model needs three key parameters, the determination of which structured this work: i) the flamingo' efficiency to ingest food in function of the type and the density of prey, ii) flamingo energy requirements, iii) others environmental factors than food resources explaining flamingos' distribution in the saltpans. Our results show i) the importance of prey in the water column (e.g. *Artemia spp.*), easier to filter for flamingos comparing to prey in the sediment, ii) a flamingo preference for simple shaped ponds (i.e. circular) with low and medium salinity (<150 g.l⁻¹), iii) a higher sensitivity of males to a decrease of food resources due to their higher energy requirements comparing to females. This study allowed implementing an individual-based mechanistic model providing a decision-making tool to discuss the future management of the saltpans of Salin-de-Giraud. Our study argues in favour of further use and development of this type of predictive tool to anticipate the effects of land-use changes on biodiversity. We also open up perspectives about the methods available to anticipate these impacts.

Key words

Artemia spp., biological conservation, foraging ecology, ecological compensation, individual-based mechanistic models, energetic models, MORPH, NicheMapper™, *Phoenicopterus roseus*, saltpans

Laboratoires : i) Centre de recherche La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles; ii) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CNRS UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier, France