THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie et Biodiversité

École doctorale GAIA

Unités de recherche : Tour du Valat - Office français de la biodiversité

Modélisation de la répartition spatio-temporelle des oiseaux d'eau en Camargue - un outil pour la gestion

Présentée par David VALLECILLO
Le 17 décembre 2021

Sous la direction de Matthieu GUILLEMAIN
et co-encadrée par Jocelyn CHAMPAGNON

Devant le jury composé de

Céline ARZEL, Assistant-Professeur, Université de Turku	Rapporteure
Emmanuelle CAM, Professeur, Université de Bretagne Occidentale	Rapporteure
Olivier GIMENEZ, Directeur de Recherche, CNRS CEFE Montpellier	Examinateur
Franck RICHARD, Professeur, CNRS CEFE Montpellier	Examinateur
Gwenaël QUAINTENNE, Responsable de programme Enquêtes & Suivis Avifaunistiques, LPO/BirdLife France, Rochefort	Examinatrice
Matthieu GUILLEMAIN, Responsable de l'Unité Avifaune Migratrice OFB, Arles	Directeur de thèse

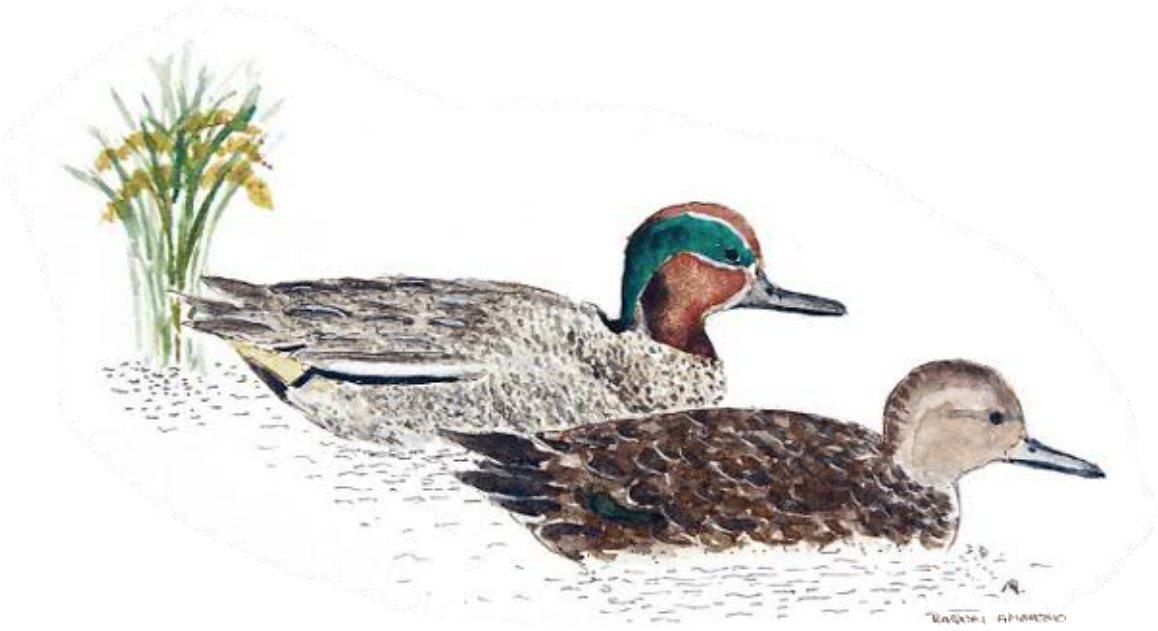
UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Avant-propos

Cette thèse en écologie et biodiversité a été financée grâce à un appel à projets du Pôle nature de la Fondation François Sommer. Ce travail a aussi bénéficié du support de la Tour du Valat (porteur du projet) et de l'Office français de la biodiversité. Les études présentées dans ce manuscrit ont été conduites avec plusieurs collaborateurs : Matthieu Guillemain et Jocelyn Champagnon (directeur de thèse et co-encadrant), Michel Gauthier-Clerc, Marion Vittecoq, Philippe Vandewalle, Benjamin Roche, Matthieu Authier, Colin Bouchard, Damien Cohez, Emmanuel Vialet, Grégoire Massez, Sébastien Roques, Jean-Baptiste Mouronval, Alain Tamisier, Arthur Jacquemin, Pierre Defos Du Rau et Emilienne Grzegorczyk.

Ce travail est basé, en grande partie, sur des programmes de suivis de terrain (comptages aériens et terrestres) qui présentent la particularité d'exister depuis de très nombreuses années sous une forme extrêmement stable. Je n'aurais pas eu l'opportunité de travailler sur ces jeux de données sans l'implication essentielle de nombreuses personnes qui ont réussi à faire perdurer ces suivis depuis plus de 50 ans.

Le manuscrit est composé de 6 parties principales : une introduction, une première section traitant du processus d'observation qui génère les données de comptage (composée de 3 articles), une seconde section sur la dynamique spatio-temporelle des effectifs de sarcelles d'hiver hivernant en Camargue (composée de 2 articles), une discussion générale, une conclusion et une annexe.



Liste des publications

Vallecillo, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Vittecoq, M., Vandewalle, P., Roche, B., & Champagnon, J. (2021). Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. *Ecology and evolution*, *11*(5), 2249-2260.

Vallecillo, D., Guillemain, M., Authier, M., Bouchard, C., Cohez, D., Vialet, E., Massez, G., Vandewalle, P., & Champagnon, J. Accounting for detection probability with overestimation by integrating double monitoring programs over 40 years. En révision pour *PLOS One*.

Vallecillo, D., Guillemain, M., Roques, S., Bouchard, C., & Champagnon, J. Changes of hydraulic management for the conversation of waterfowl: a case study of Teal. En préparation pour *Biodiversity and Conservation.*

Guillemain, M., Vallecillo, D., Grzegorczyk, E., Mouronval, J. B., Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A., & Champagnon, J. (2021). Consequences of shortened hunting seasons by the Birds Directive on late winter teal *Anas crecca* abundance in France. *Wildlife Biology*, *2021*(3), wlb-00845.

Jacquemin, A., Vallecillo, D., Guillemain, M., Defos du Rau, P., & Champagnon, J. Evaluation of the distance sampling technique to monitor gregarious species: a simulation exercise. Submitted in *Wildlife Society Bulletin*.

Liste des communications

Poster. Vallecillo, D., Guillemain, M., & Champagnon, J. (2019). Modeling the spatio-temporal distribution of waterbirds in Camargue - a tool for management. *6th Young Natural History scientists Meeting*. Paris, France.

Oral. Vallecillo, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Vittecoq, M., Vandewalle, P., Roche, B., & Champagnon, J. (2020). Long-term monitoring of wildlife populations: is a standardized protocol necessary to detect trends ? *GdR Ecostats*. Rennes, France.

Poster. Vallecillo, D., Guillemain, M., Authier, M., Bouchard, C., Cohez, D., Vialet, E., Massez, G., Vandewalle, P., & Champagnon, J. (2021). Accounting for detection probability with overestimation by integrating double monitoring programs over 40 years. *EURING meeting*. Videoconferencing.

Poster. Grzegorczyk, E., Vallecillo, D., Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A., Guillemain, M. & Champagnon, J. (2021) On the consequences of the Birds Directive: testing the effect of earlier hunting closure on Teal (*Anas crecca*) numbers at a major stopover site. *35th Congress of the International Union of Game Biologists & 15th Perdix Congress*, Budapest, Hongrie.

Remerciements

Je peux maintenant vous affirmer que le bon déroulement d'une thèse est fortement conditionné par la qualité de son encadrement. C'est pour cela que mes premiers remerciements s'adressent à vous **Matthieu Guillemain** et **Jocelyn Champagnon**. Je ne pourrai vous remercier suffisamment pour ce travail, pour m'avoir fait confiance au cours de ces trois années et d'avoir été là sur le plan scientifique et humain. Vous m'avez permis de me construire scientifiquement par votre grande disponibilité tout en m'apportant votre soutien permanent pour tous les différents évènements qui se sont déroulés au cours de cette thèse. Je ne pouvais pas rêver de mieux comme encadrement pour ma thèse.

Matthieu, pour ta sympathie et ton humour ! Merci de m'avoir transmis une partie de tes connaissances (il y en a beaucoup trop et il aurait fallu beaucoup plus de trois ans pour toutes les assimiler) et ta vision qui m'ont permis de m'éclairer à de nombreuses reprises. Merci pour nos nombreuses discussions, tes conseils, ton recul et ton incroyable efficacité lors des multiples relectures et commentaires !

Jocelyn, pour ta bonne humeur, ta sympathie et tes qualités humaines ! Merci pour tes idées, conseils et nos échanges qui ont forgé ma rigueur scientifique. Tu as su me remotiver dans les moments difficiles et je t'en suis très reconnaissant.

Ce fut un plaisir de travailler avec vous, et je garde de fabuleux souvenirs de ces trois années de thèse. J'espère sincèrement que nos chemins se recroiseront.

Je tiens, également, à adresser mes remerciements aux membres de mon jury de thèse qui ont accepté d'évaluer ce travail. Plus particulièrement à **Céline Arzel** (Université de Turku), **Emmanuelle Cam** (Université de Bretagne Occidentale), **Olivier Gimenez** (CNRS CEFE Montpellier), **Franck Richard** (CNRS CEFE Montpellier) et **Gwenaël Quaintenne** (LPO).

Je souhaite également remercier les membres de mon comité de suivi de thèse : **Julien Papaïx**, **Léo Bacon**, **Olivier Duriez**, **Emmanuelle Richard**, **Michel Gauthier-Clerc**, **Thomas Galewski**, **Caroline Moussy**, **Aurélien Besnard** et **Clémence Gaudard**. Vos remarques constructives m'ont permis de bien canaliser mes objectifs.

Merci à la **Fondation François Sommer** pour le financement de ce projet.

Je souhaite également remercier l'implication exceptionnelle d'**Alain Tamisier**, **Michel Gauthier-Clerc** et **Jean-Baptiste Mouronval** lors des comptages aériens sur l'ensemble de la Camargue. Mes remerciements vont également aux nombreuses personnes qui ont réalisé les comptages terrestres.

Merci à la **Tour du Valat** et l'**Office français de la biodiversité** qui jouissent d'un personnel motivé et dynamique. Je remercie **Jean Jalbert** et **Patrick Grillas** pour m'avoir accueilli au sein de l'institut de recherche de la Tour du Valat, et l'équipe Espèce pour m'avoir pleinement intégré à l'équipe. Je suis profondément reconnaissant envers mes nombreux collègues pour leur contribution parfois invisible mais indispensable à cette thèse.

Ma sincère gratitude à **Florence Daubigney** pour ta gentillesse et pour m'avoir aidé lors des successives périodes de confinement.

À **Marie-Antoinette Diaz** pour ton sourire et ta bienveillance exceptionnelle.

À mes stagiaires, **Nicolas Malèvre** et **Arthur Jacquemin**, qui par leurs travaux apportent une plus-value à cette thèse.

Merci aux deux **Charlotte**, **Perrot** et **Francesiaz**, pour m'avoir aidé à me lancer dans cette aventure.

Je souhaite également remercier toutes les personnes qui m'ont soutenu sur le plan personnel, sans qui cette expérience aurait eu une toute autre saveur :

Olivier Pineau, papi, pour tes chips dégueulasses et ton rhum de qualité. Mais aussi pour la découverte de la Camargue à dos d'un cheval incroyable et pour ces belles sorties de chasse.

Le trio légendaire **Thomas Blanchon**, **Samuel Hilaire** et **Antoine Arnaud**. Vous êtes des gens bien, ne l'oubliez jamais.

Anthony Olivier pour ton extrême gentillesse.

Mr. **Colin Bouchard**, malgré ton passage éclair à la Tour du Valat, une très belle rencontre et une très belle soirée Gdr à Renne : "Pourquoi vous ne m'avez jamais invité au Gdr ?". Je passerai te voir dans le Pays basque, promis.

Fabien Verniest, on n'aura pas eu tout ce qu'on voulait mais on aura bien rigolé.

Cédric Cairello et **Yannick Michelier** pour ces repas partagés devant l'atelier et pour ces échanges à la guitare.

Carole Leray pour ta bonne humeur constante qui fait un bien fou.

Sébastien Roques qui m'a grandement inspiré par son travail de thèse.

Robin (Léo Bacon) merci de m'avoir épaulé lors de cette première année de thèse pour combattre le crime à la Tour de Gotham city. Et je m'excuse encore d'avoir été le dominant tout au long de cette année à tel point que tu aies dû quitter Gotham city.

Sylvain Ceyte pour ton humour et nos nombreux échanges en soirée. Très solide le type quand même, grosse concu ! Reste comme tu es, tu es une perle.

Xabi Darthayette pour ces cessions de kitesurf incroyables et ces moments passés ensemble. J'espère qu'il y en aura beaucoup d'autres. En tout cas, n'hésite pas à continuer de passer à la Tour du Valat, ça te réussit plutôt pas mal !

Tom Crassard pour ta gentillesse et ta joie de vivre. Nos vacances passées à Barcelone resteront gravées dans ma mémoire.

Pierre Mallet, mon connard préféré, cette expérience aurait eu une saveur différente sans toi. Merci pour tous ces moments de rire, de discussion et de stress passés dans ce bureau canal. Tu m'as accompagné jusqu'à la fin de cette thèse et je t'en serai toujours reconnaissant. Je suis persuadé que tu vas faire un travail incroyable !

Raquel Ambrosio, raquelita, eres la puta ama ! tu presencia ilumina la vida a tu alrededor. He pasado momentos increíbles con tu y espero sinceramente que no sean los últimos. Sólo quiero mantenerte en mi vida.

Lucia Llorente, ma pichun d'amour trop mignonne. Qué puedo decir ? excepto que ya te lo he contado todo, tu llegada a mi vida ha cambiado considerablemente mi visión de las cosas y eres la persona más maravillosa que conozco, te admiro mucho por lo que eres y cada momento que pasamos juntos me llena de alegría, te quiero mucho.

Je dédie cette thèse à ma famille qui ont été présent, qui sont présent et qui seront présent dans tous les moments de ma vie. Tout ceci n'aurait jamais été possible sans vous ! Vous êtes parfait et je vous aime énormément.

Merci à toutes les personnes que j'ai oublié et qui ont contribué de près ou de loin à ce travail.

Résumé

De nombreux programmes de suivis utilisent des données de comptage pour quantifier et prévoir les tendances temporelles et spatiales d'évolution des estimations d'abondance. L'objectif principal est d'identifier les espèces nécessitant le plus d'attention en matière de conservation et de gestion. Les méthodes de comptage sont rarement en mesure de fournir des tailles de population absolues, poussant à recourir à l'échantillonnage de la population concernée. Par définition, les données collectées dans tout protocole d'échantillonnage présentent des biais, il est donc important d'évaluer l'influence des biais de comptage sur la compréhension de la dynamique spatio-temporelle de la faune sauvage.

À travers cette thèse, nous avons étudié l'influence des biais de comptage (erreur d'estimation des groupes et détection imparfaite des individus) sur les estimations d'abondance d'espèces grégaires et pris en compte ces biais pour modéliser les évolutions de répartition spatiale au cours du temps. Pour cela, nous avons utilisé une série de données exceptionnelle, de par sa couverture spatiale et temporelle, de comptages d'oiseaux d'eau en Camargue, au sud de la France. Cette thèse s'articule autour de 2 sections.

La première section visait à mieux comprendre le processus d'observation qui génère les données de comptage. Cette recherche méthodologique a porté sur l'amélioration de la collecte des données afin de réduire les biais et/ou d'accroître la précision des estimations d'abondance, et sur le développement de méthodes statistiques capables de prendre en compte les biais ou l'incertitude des données collectées.

Le premier article de cette section a montré à quel point il est important de considérer et minimiser les changements d'observateurs dans le temps lorsque l'on souhaite évaluer les tendances d'espèces grégaires, compte tenu de l'erreur d'estimation de la taille des groupes. Dans le deuxième article, nous avons développé un modèle combinant des données de comptage de sources différentes (aérienne et terrestre) afin de prendre en compte la détection imparfaite des individus tout en considérant les surestimations (double comptage, erreur d'identification) qui peuvent survenir durant les comptages. Le troisième article a révélé que la mise en place d'une méthode d'échantillonnage par distance de détection est réaliste d'un point de vue à la fois statistique et économique pour des espèces grégaires caractérisées par une forte hétérogénéité spatiale dans la distribution des groupes. Cependant, la capacité de cette méthode à estimer précisément l'abondance par espèce reste à démontrer.

Sur la base de cette première section, la seconde section de cette thèse visait à mieux comprendre les mécanismes écologiques d'évolution temporels et spatiaux de l'abondance de la Sarcelle d'hiver (*Anas crecca*) dans le delta de Camargue.

Le quatrième article applique les modèles développés ci-avant pour montrer que des changements rapides (d'une saison d'hivernage à une autre) dans la gestion hydraulique d'une unité fonctionnelle (remise diurne et zones de gagnages nocturnes à proximité) influencent directement les variations annuelles des effectifs de Sarcelles d'hiver sur la remise. Le cinquième article a montré que l'arrêt de plus en plus précoce de la chasse au cours des 50 dernières années a conduit à une plus grande utilisation de la région par la Sarcelle en début de printemps.

Les résultats obtenus en termes de compréhension des méthodes de comptage, de l'écologie des anatidés et de réflexion sur l'évolution des pratiques de gestion des zones humides pourront être mobilisés à l'échelle nationale et internationale pour mieux gérer les espèces grégaires, leurs habitats et la biodiversité associée.

Summary

Monitoring programmes often use count data to quantify and predict the temporal and spatial patterns of abundance estimates, in order to identify the species most in need of conservation and management actions. Counting methods are rarely able to provide absolute population sizes, so that one must resort to sampling the population of interest. By definition, the data collected in any sampling protocol is biased, so it is important to assess the influence of counting biases on the understanding of the spatio-temporal dynamics of wildlife populations.

In this thesis, we studied the influence of counting biases (group estimation error and imperfect detection of individuals) on abundance estimates of gregarious species and we considered these biases when modelling spatial distribution changes over time. For this purpose, we used exceptional long-term waterbird count data from the Camargue, southern France. This thesis is divided into two sections.

The first section aimed to better understand the observation process that generates count data. This methodological research focuses on improving data collection in order to reduce bias and/or increase the precision of abundance estimates, and on developing statistical methods capable of accounting for bias or uncertainty in the data collected.

The first paper in this section warns on the importance of minimising changes in observers over time when estimating trends in gregarious species, given the error in estimating group size. In the second paper we developed a model combining count data from different sources (aerial and terrestrial) in order to account for the imperfect detection of individuals while considering overestimation (double counting, species identification error) that can occur in counts of gregarious species. The third paper revealed that the implementation of a detection distance sampling method is realistic on both statistical and economic grounds for gregarious species characterised by high spatial heterogeneity in group distribution. However, the ability of this method to accurately estimate abundance by species remains to be demonstrated.

Based on this first section, the second section of this thesis aimed to better understand the ecological mechanisms of temporal and spatial evolution of Teal (*Anas crecca*) abundance in the Camargue delta.

The fourth paper applied the model presented above to show that rapid changes (from one wintering season to another) in the hydraulic management of a functional unit (diurnal day-roost and nearby nocturnal foraging areas) directly influence annual variations in the numbers of Teal on the day-roost. The fifth paper showed that the increasingly early termination of the hunting season over the last 50 years led to a greater use of the area by the Teal during early spring.

Overall, the results obtained in terms of understanding of counting methods, wildfowl ecology and reflection on possible changes in wetland management practices can be mobilised on a national and international scale to better care for gregarious species, their habitats and associated biodiversity.

Glossaire

Abondance : le nombre d'individus d'une espèce observés chaque année sur un secteur défini.

Biais (ou erreur) : degré qui indique la proximité des mesures d'une quantité avec la valeur réelle de cette quantité (Balazs 2008).

Dénombrement ou **Recensement** (*census* en anglais) : un relevé permettant de collecter des informations sur chaque individu de la population (c.-à-d. un comptage exhaustif).

Échantillonnage : un relevé/dénombrement permettant de collecter des informations sur une portion réduite et représentative de la population.

Faux zéros : type de zéros obtenus lors des comptages. Ces zéros résultent du processus d'observation et peuvent survenir de deux manières : (i) un individu peut être présent sur le site mais ne pas être détecté par l'observateur, ce qui est communément appelé "détection imparfaite", et (ii) un individu d'une espèce mobile avec un grand domaine vital peut utiliser régulièrement un site mais en être absent au moment du suivi, parce qu'il visite une partie de son domaine vital en dehors de l'unité d'échantillonnage. De telles causes de fausses absences sont susceptibles de se produire lorsque les espèces ont de vastes domaines vitaux ou ne sont pas détectées en raison de leur comportement cryptique et de leur camouflage.

Modèle intégré et modèle combiné: « Le processus de rassemblement des données a de nombreuses appellations, par exemple, fusion (Peng et al. 2011), assimilation (Lahoz et al. 2010), combinaison (Huelsenbeck et al. 1996) ou intégration (Reichman et al. 2011) des données. Certains termes énoncés ont plusieurs significations et leurs définitions varient en fonction du contexte (Ogle and Barber 2008). Deux termes ressortent principalement, la combinaison et l'intégration de données. La combinaison de données rassemble des observations provenant de différentes sources qui pourraient être modélisées par un seul modèle d'observation, en ignorant leurs disparités ou en réduisant les données à un dénominateur commun ; par exemple, les données de présence-absence peuvent être dégradées en données de présence uniquement afin d'être combinées avec d'autres sources de données dans un modèle de distribution de présence uniquement (Fletcher Jr et al. 2019). En revanche, l'intégration des données utilise des sous-modèles d'observation distincts pour chaque source de données. L'intégration de données est plus flexible car elle peut s'adapter à un plus grand nombre de types de données. Elle tient compte de la structure et des biais potentiels de chaque source tout en propageant autant d'informations que possible sur les estimations d'abondance ou de distribution d'espèces. » Définition d'après Isaac et al. (2020).

Modèles de population intégrés : modèles qui analysent conjointement (intègrent deux vraisemblances) les données sur la taille de la population et les données sur les paramètres démographiques. L'inférence porte sur la croissance de la population ainsi que sur les taux démographiques. Cette approche permet de mieux comprendre la dynamique des populations, car elle permet d'étudier les liens entre les facteurs d'impact (environnement et densité), la démographie et la croissance de la population. Voir la définition de Schaub & Abadi (2011).

Occurrence : l'observation d'une espèce, à une localisation et à une date définie, par un ou plusieurs observateurs selon des méthodes d'observation directes (de visu) ou indirectes (empreintes, fèces, etc.).

Population : en écologie, une population est l'ensemble des individus d'une même espèce qui coexistent et se reproduisent entre eux. Par commodité, en biologie de la conservation, le terme population est souvent employé pour désigner les groupes d'individus d'une unité administrative/de gestion (par exemple la population d'un site, la population nationale, la population de l'Union Européenne, etc. ; Begon et al., 1986).

Précision (ou variabilité) : degré d'imprécision, liée à la reproductibilité et à la répétabilité, auquel des mesures répétées dans des conditions inchangées donnent les mêmes résultats (indicateur de la dispersion) (Balazs 2008).

Relevé (*survey* en anglais) : une évaluation unique de l'état d'un paramètre donné, pouvant faire partie de la surveillance à long terme ou d'un suivi.

Richesse spécifique : une mesure de la biodiversité de tout ou partie d'un écosystème ; elle désigne le nombre d'espèces présentes dans un milieu donné.

Surveillance (*surveillance* en anglais) : des relevés (dénombrements ou échantillonnages) réalisés de manière répétée pour mesurer un paramètre (par exemple la taille de la population) afin de connaître son évolution dans le temps.

Suivi (*monitoring* en anglais) : la mesure systématique de variables au cours du temps (surveillance) afin de répondre à un objectif.

Table des matières

Introduction 1

Importance des suivis de la faune sauvage : espèces exploitées 1

Les programmes de suivis 3

Méthodes de suivis de la taille des populations : les comptages 5

Erreurs associées aux comptages 10

Importance de la prise en compte des erreurs de comptage 13

Adapter et améliorer les méthodes de comptage 15

Améliorer l'inférence 19

Utiliser des simulations 29

Modèle d'étude : les canards hivernant en Camargue 32

La Camargue, un territoire singulier 32

Une terre d'accueil pour les oiseaux d'eau 35

Les comptages 41

Objectifs et structure de la thèse 44

Première section : méthode de comptage et analyse des données 48

Article 1. Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends 52

Article 2. Accounting for detection probability with overestimation by integrating double monitoring programs over 40 years 72

Article 3. Evaluation of the distance sampling technique to monitor gregarious species: a simulation exercise 122

Deuxième section : Application des connaissances acquises dans la première section pour l'amélioration de la compréhension de l'écologie des anatidés – le cas de la sarcelle d'hiver (*Anas crecca*) hivernant en Camargue 155

Article 4. Changes of hydraulic management for the conversation of waterfowl: a case study of Teal 159

Article 5. Consequences of shortened hunting seasons by the Birds Directive on late winter teal Anas crecca abundance in France 195

Discussion et perspectives 204

Remarques générales 204

Collecte et analyse des données de comptage 204

Développement de nouvelles méthodes de comptage et optimisation des protocoles de suivi 204

Développement d'analyses statistiques 208

Quelles perspectives pour les méthodes de comptage et l'analyse de leurs données ? .. 210

Gestion des populations d'anatidés 214
Le cas camarguais 214
Le cas de l'Europe 219
Conclusion **221**
Références **221**
Annexe **244**

1 Introduction

1.1 Importance des suivis de la faune sauvage : espèces exploitées

Il est désormais largement reconnu (Duraiappah et al. 2005) que les activités humaines exercent sur la biodiversité un impact sans précédent (Vitousek et al. 1997). La population humaine et son augmentation sont directement liées ou du moins influencent fortement l'impact des composantes du changement global. Ces composantes sont généralement classées en trois grandes catégories : (1) l'exploitation (telle que la chasse), y compris l'exploitation accidentelle telle que la prise accessoire d'espèces dans les filets de pêche ; (2) les changements dans l'utilisation des sols (agriculture, urbanisation, tourisme...), comme le développement des infrastructures ; ces changements se sont accélérés avec la révolution industrielle et se sont rapidement accrus et diversifiés jusqu'à aujourd'hui et enfin (3) le changement climatique.

Quantifier les changements de la biodiversité est donc identifié comme une priorité de recherche par les principaux organismes internationaux pour évaluer les impacts anthropiques sur les écosystèmes, les priorités et l'efficacité des efforts de conservation (Balmford et al., 2003; Convention on Biological Diversity, 2010; Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2015). Dans un contexte de moyens contraints, il est clairement important de décider quelles sont les espèces vers lesquelles les efforts de conservation doivent être dirigés. Afin de déterminer les priorités en matière de conservation l'approche actuelle, en particulier pour les vertébrés, consiste principalement à quantifier l'étendue du déclin et le taux de déclin pour 3 grandes catégories d'espèces: les espèces rares et/ou emblématiques (voir la récente étude de Brust et al. 2017 pour un suivi visuel automatisé des gorilles des plaines de l'Ouest *Gorilla gorilla gorilla* à l'état sauvage), les espèces qui rendent des services écosystémiques (par exemple les chauves-souris, qui rendent de nombreux services comme le contrôle des ravageurs, suivis par des outils acoustiques, voir Frick 2013), ou les espèces exploitées (Sutherland 2008).

L'exploitation par l'homme semble avoir été un facteur dominant de l'érosion de la biodiversité dans le monde entier (Lyons et al. 2004), en combinaison avec les impacts sur l'habitat et le changement climatique (Burney and Flannery 2005; Koch and Barnosky 2006) : les modèles de démographie d'espèces de vertébrés de grande taille confirment que l'exploitation à elle seule était suffisante pour ne pas être durable (Alroy 2001). Aujourd'hui encore, de nombreuses espèces sauvages sont exploitées par l'homme pour leurs intérêts économique, sanitaire (médicaments), culturel, d'artisanat et de loisir (Klein 2000; Alroy 2001;

McKee 2003). Par exemple, un tiers des espèces d'oiseaux actuellement menacées l'est du fait de l'exploitation ; principalement des espèces de grande taille ayant des temps de génération longs (Owens and Bennett 2000). En effet, la vulnérabilité varie entre les espèces exploitées en fonction de plusieurs traits. Les traits des espèces les plus vulnérables sont caractéristiques de beaucoup d'espèces de vertébrés : (1) une grande taille les rendants attractifs pour les consommateurs, (2) une petite taille de population (voir glossaire) qui augmente l'effet de tout prélèvement absolu, ou encore (3) un grand domaine vital qui augmente les risques d'interaction avec les activités humaines (Lebreton 2011). Les espèces exploitées de vertébrés ont donc reçu une attention toute particulière en matière de conservation et de gestion (Conroy and Carroll 2009).

La gestion des populations d'espèces exploitées, est en général du ressort légal des états, mais souvent coordonnée à l'échelle internationale, en particulier pour les espèces migratrices (exemples d'instances internationales de gestion des oiseaux : Directive Européenne oiseaux, Accord sur la conservation des oiseaux d'eau migrateurs d'Afrique-Eurasie AEWA, Convention sur les espèces migratrices CMS, etc.). Dans une perspective de gestion durable de ces espèces exploitées, les gouvernements ont donc besoin d'informations fiables sur l'état des populations afin d'éclairer leurs processus nationaux d'élaboration des politiques et prises de décisions. L'importance de la gestion durable est aujourd'hui évidente, en particulier au regard des erreurs du passé. Le cas de l'extinction du Pigeon migrateur américain (*Ectopistes migratorius*) est un exemple frappant des conséquences d'une pression de chasse non régulée et d'un système d'information sur l'état de la population absent, conduisant rapidement à la disparition d'une espèce préalablement très abondante. L'effondrement actuel de la biodiversité alerte sur les besoins d'une gestion et de prélèvements adaptée à l'évolution de la taille des populations (Koh 2004; Laurance et al. 2012)**.** La pêche a un impact très important, au point qu'il existe un risque d'effondrement massif, avant 2050, de tous les poissons et fruits de mer aujourd'hui pêchés (Pinsky and Byler 2015; Holsman et al. 2020). Encore de nos jours, le prélèvement par la chasse est un facteur de déclin pour certaines espèces, et notamment l'avifaune (Hirschfeld and Heyd 2005). Plus particulièrement, les oiseaux d'eau ont été largement exploités par l'homme depuis des millénaires (Alison 1978; Kear 1990). Ils constituent toujours une composante importante du régime alimentaire des populations autochtones de l'Arctique (Tsuji et al. 2008) et de l'Afrique (Bridge et al. 2006), bien qu'aujourd'hui ils soient plus souvent prélevés par une chasse qualifiée d'activité de loisirs réglementée en Europe et dans l'essentiel de l'Amérique du Nord (Owen and Black 1990). Cependant, il est difficile de déterminer si le prélèvement annuel s'approche du seuil critique (selon la définition de Patterson, 1979) au-delà duquel la mortalité

induite par la chasse s'ajoute à la mortalité naturelle. La question du caractère additif ou compensatoire des prélèvements cynégétiques par rapport à la mortalité naturelle reste en effet encore largement ouverte concernant les oiseaux d'eau (Pöysä et al. 2013). Les restrictions visant la durabilité, comme l'application à la chasse au gibier d'eau la réglementation européenne tenant compte du cycle de vie des espèces migratrices, font souvent l'objet de débats, alors que l'exemple du chevreuil (*Capreolus capreolus*) et d'autres ongulés en France montre qu'une réglementation appropriée peut induire à la fois la durabilité et, à long terme, une augmentation du tableau de chasse (Saint-Andrieux et al. 2020).

L'érosion actuelle de la biodiversité contribue à ce qui parait être les premiers jours de la sixième crise d'extinction biologique massive de la planète. Cette crise démontre l'importance d'une gestion durable d'espèces exploitées, notamment par des prélèvements adaptés à l'évolution de la taille de leurs populations. Outre la question du volume de prélèvement, se pose donc aussi souvent celle de la taille de la population dans laquelle il s'exerce.

1.2 Les programmes de suivis

Des programmes nationaux et internationaux, tels que le programme de la liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN 2019), le Waterfowl Breeding Population and Habitat Survey (Cowardin and Golet 1995), l'International Waterbird Census (https://www.wetlands.org) ou les programmes de gestion adaptative des prélèvements (Madsen et al. 2017), visent à identifier les espèces qui ont le plus besoin d'attention en matière de conservation et de gestion, se basant le plus souvent sur des critères tels que l'évolution des tailles de populations sur un pas de temps donné (Gärdenfors 2001). Les principaux objectifs écologiques des programmes de suivis visent à (1) évaluer la taille des populations et définir les sites d'importance pour la conservation afin de répondre aux obligations nationales en matière de rapports requis en vertu, par exemple, de l'AEWA (https://www.unep-aewa.org/fr) ou de l'Article 12 de la Directive Oiseaux (https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/HTML/?uri=CELEX:32009L0147) pour les pays membres de l'Union européenne (2) estimer les tendances des populations afin d'ajuster le statut de conservation et prioriser les actions de conservation et (3) obtenir des connaissances sur l'écologie des espèces et fournir des informations précieuses sur la compréhension des principaux moteurs de ces changements. Des enjeux socio-économiques tels que le souhait de contribuer à satisfaire aux exigences des accords multilatéraux sur l'environnement (AME : groupe dont l'AEWA et la Directrice Oiseaux précédemment cités font partie) font également partie des objectifs des

programmes de suivis. Pour répondre à ces enjeux et objectifs, le processus global de mise en place et de fonctionnement d'un programme de suivi peut être divisé en trois phases : la phase de conception, la phase de mise en œuvre et la phase récurrente (Figure 1).

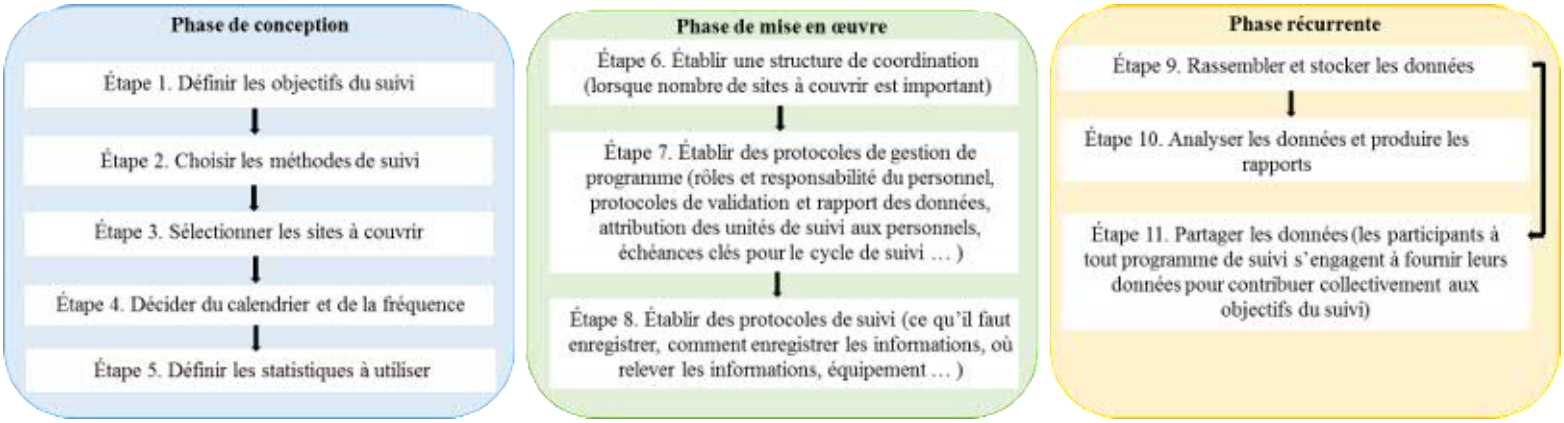


Figure 1. Vue d'ensemble du processus général de conception et de mise en œuvre d'un programme de suivi, modifié d'après Hearn et al. (2018).

L'exécution de ces différentes phases permet de fournir les données nécessaires pour répondre aux objectifs définis par les programmes de suivis. Tant les programmes scientifiques que les programmes de gestion reconnaissent l'importance du caractère dynamique des systèmes qu'ils étudient, se concentrant sur les réponses des variables d'état (l'abondance, l'occurrence et la richesse spécifique, voir glossaire) aux variations environnementales et, dans le cas des systèmes gérés, aux différentes actions de gestion. Le terme « suivis » est défini ici comme le processus de collecte d'informations sur certaines variables d'état du système d'intérêt (communautés ou populations) à différents moments et endroits dans le but d'évaluer l'état du système et de tirer des conclusions sur sa dynamique spatio-temporelle, notamment en étudiant comment les états du système interagissent avec leur environnement (Figure 2). De plus, les paramètres démographiques comme la survie ou la fécondité, qui gouvernent la dynamique de ces variables d'état, peuvent faire l'objet de suivis afin de fournir des indices sur les mécanismes démographiques sous-jacents (Figure 2).

Comme vu plus haut, l'estimation de la taille des populations est essentielle pour répondre aux objectifs de nombreux programmes de suivis allant de la biologie de la conservation à la gestion du gibier, ce qui fait de l'abondance un paramètre biologique fondamental à suivre (Andrewartha and Birch 1954; Krebs 1978; Gaston 1994; Caughley and Gunn 1996). L'abondance est également une variable facilement perçue par le grand public, avec un accent souvent mis par les médias sur l'évaluation des tendances populationnelles au cours du temps.

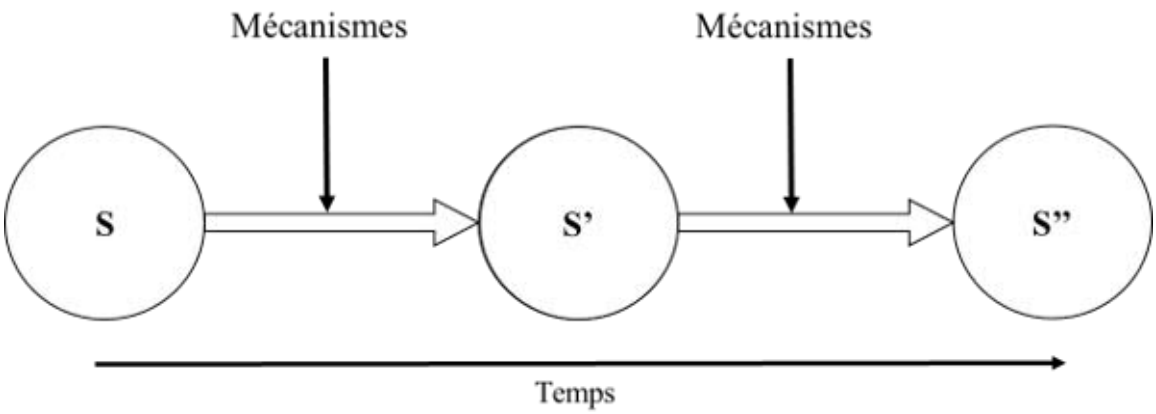


Figure 2. Evolution dans le temps d'un état S (par exemple l'abondance N) d'un système biologique. Ces changements sont gouvernés par les paramètres démographiques (la survie, la fécondité et la dispersion dans le cas de l'abondance). Les interactions entre le système biologique et son environnement représentent les mécanismes écologiques qui créent la dynamique temporelle que nous observons.

Pour répondre aux objectifs des suivis, de nombreux programmes sont donc conçus pour quantifier et prévoir les schémas temporels et spatiaux des estimations d'abondance (par exemple pour les oiseaux d'eau le Wetland Bird Survey au Royaume Uni ou le comptage des oiseaux d'eau à la mi-janvier en France, plus largement associé aux comptages Wetlands International, voir aussi Gärdenfors 2001; Elmberg et al. 2006; Schmaltz et al. 2020). Pour quantifier et prévoir au mieux les patrons spatio-temporels d'abondance se pose la question du choix de la méthode lors de la conception du programme de suivi.

1.3 Méthodes de suivis de la taille des populations : les comptages

Le choix de la méthode de suivi est déterminant et impacte directement la précision et le biais (voir glossaire) des estimations d'abondance obtenues. Par exemple, un recensement (voir glossaire) de la population peut être fortement biaisé (écart important entre taille de la population estimée et taille réelle de la population) alors qu'un échantillonnage (voir glossaire) non biaisé peut être très imprécis (intervalle de confiance important). Le choix de la méthode dépend de l'objectif du programme de suivi (en d'autres termes la question scientifique) mais aussi des aspects pratiques. Les facteurs clés de ce choix peuvent être regroupés en quatre catégories : (1) l'objectif d'obtenir ponctuellement une estimation de la taille absolue ou relative de la population (2) l'écologie de l'espèce suivie et les contraintes logistiques qu'elle impose pour les comptages (par exemple le caractère grégaire de l'espèce, la période du cycle biologique de l'espèce suivie, son rythme circadien ou les habitats fréquentés), (3) les risques d'erreurs et la capacité à respecter les postulats intrinsèquement associées à la méthode utilisée (choix de la méthode en fonction des erreurs à considérer comme par exemple l'erreur

d'estimation de la taille des groupes pour les espèces grégaires, voir partie 1.4) ou encore, et le plus souvent, (4) la balance entre précision des estimations d'abondance et coût économique des suivis.

Il existe trois approches pour mesurer la taille des populations dans une zone d'étude : le marquage, le comptage exhaustif et l'échantillonnage. Il est parfois possible d'obtenir le nombre total d'individus d'une population étudiée par marquage. On peut marquer les animaux lorsqu'ils sont vus pour la première fois ; en comptant le nombre d'animaux marqués à chaque pas de temps et leur évolution, et en comptabilisant la part des individus recapturés à l'occasion suivante, on peut déterminer le nombre total d'individus présents sous différentes hypothèses relatives au caractère fermé de la population (méthode utilisée par exemple pour le dénombrement de cinq espèces du genre *Microtus*, Hilborn et al. 1976).

L'approche la plus évidente est de procéder à un comptage exhaustif (taille absolue des populations), on parlera alors de recensement. Une estimation de la taille absolue d'une population vise à s'approcher le plus possible de la taille réelle de la population. L'approche consiste à compter de manière instantanée le nombre d'individus total directement sans les marquer, comme par exemple le nombre d'éléphants dans un troupeau (Bouché et al. 2012). La mise en place d'un comptage exhaustif est généralement utilisée lorsque les individus sont facilement détectables et lorsque les principales zones de rassemblement sont couvertes. En effet, il est généralement plus facile d'entreprendre un dénombrement (voir glossaire) de la zone d'étude d'une population dont la répartition est très groupée (par exemple les canards dans la partie septentrionale des aires d'hivernage) plutôt que dispersée (par exemple la Gallinule poule d'eau *Gallinula chloropus*). Mais les individus, même de la taille d'un éléphant, peuvent s'avérer difficiles à détecter et beaucoup de ces comptages directs s'avèrent, lorsque des études plus approfondies sont réalisées, très incomplets. Par exemple, des recensements sur de vastes zones géographiques sont souvent impossibles, surtout si les capacités techniques (observateurs, matériel optique, etc…) et les ressources sont limitées. Ainsi l'étude de F. R. Thompson & La Sorte (2008) utilise des données de comptage de 6 oiseaux forestiers pour comparer les estimations de tendances populationnelles entre des méthodes qui prennent en compte la probabilité de détection et celles qui utilisent les données brutes. Cette étude met en évidence que l'utilisation des données brutes n'est pas suffisante pour estimer sans biais les tendances de ces espèces, et qu'il est nécessaire de prendre en compte la probabilité de détection des individus.

Le comptage exhaustif peut être nécessaire à l'application de critères numériques (par exemple les critères 5 et 6 de la convention de Ramsar qui visent à l'identification des zones

humides d'importance internationale si elles abritent plus de 20 000 oiseaux d'eau ou 1 % des individus d'une population) ou à la définition de quotas de prélèvement dans des systèmes de gestion dynamique des prélèvements (comme la gestion adaptative du gibier d'eau en Amérique du nord, voir les travaux de Nichols et al. 2007). Les recensements servent, entre autres, à identifier les zones critiques pour la conservation des espèces, comme par exemple pour les oiseaux d'eau avec les IBA (Important Bird Area) référencées à l'échelle internationale ou les Zones de Protection Spéciales du réseau Natura 2000 dédiées à la conservation des oiseaux sauvages à l'échelle de l'Union Européenne.

Lorsque les comptages exhaustifs ne peuvent pas être mis en place, diverses méthodes ont été mises au point, qui consistent à réaliser un échantillonnage de la zone d'étude afin de compter une partie seulement des individus présents de sorte que la taille de la population locale puisse ensuite être extrapolée à partir de l'échantillon d'animaux (comme dans le cas des espèces dispersées, par exemple la gallinule, Frochot 2010). Cette extrapolation nécessite que les échantillons soient représentatifs de la population d'intérêt, couvrent une part relativement constante de la population et qu'une distribution homogène des individus soit observée au sein de la zone d'étude. Si le postulat d'homogénéité ne peut être vérifié sur l'ensemble de la zone d'étude, il est possible de la diviser en plusieurs sous-zones d'étude appelées strates, au sein desquelles cette homogénéité pourra être vérifiée. En fonction de la nature du terrain et de la distribution des animaux on peut alors envisager des méthodes d'échantillonnage différentes par strate. C'est ce qui a été utilisé pour le premier comptage d'éléphants à l'échelle continentale en Afrique, le Great Elephant Census (Chase et al. 2016), où les auteurs ont à la fois utilisé des recensements totaux, des échantillonnages transects et des blocs dans une même étude. Cependant, il n'est souvent pas facile, voire impossible, de faire des estimations de la taille absolue de la population, même à partir de zones échantillonnées, car d'autres types d'erreurs vont influencer fortement le processus d'observation, comme l'imperfection de détection des individus (voir partie 1.4).

Il est fréquent et souvent approprié d'utiliser la troisième approche, à savoir l'obtention d'un indice de la population (taille relative des populations), c'est-à-dire une mesure liée à la taille de la population, mais qui n'est pas une estimation de la taille réelle de la population. Une estimation de la taille relative des populations, basée sur le suivi d'un indice supposant que la même proportion de la population soit comptée d'année en année, est suffisante pour définir les tendances à différentes échelles géographiques et des méthodes beaucoup plus simples et moins couteuses suffisent (Hearn et al. 2018). Cependant, estimer des tailles relatives des populations ne permet pas de répondre à certains objectifs des suivis. Il est alors par exemple impossible

d'appliquer les critères 5 et 6 de la convention de Ramsar afin d'identifier les sites d'importance internationale. Lorsque les ressources le permettent, l'approche la plus efficace pour les programmes du suivi consiste généralement à combiner le suivi annuel des tendances avec des efforts périodiques pour estimer la taille absolue des populations, et à utiliser le résultat du suivi des tendances pour définir un indice d'estimation de la taille des populations entre deux estimations de la taille absolue. Cette méthode a été préconisée par exemple pour la gestion de la Tourterelle des bois (*Streptopelia turtur*) en France (Bacon et al. 2019).

De la même manière que pour les méthodes de recensement, des estimations de l'abondance relative par échantillons de populations peuvent être réalisées par les méthodes de marquage-recapture et de comptage d'individus non marqués. Supposons que l'on attrape un échantillon d'animaux dans une population, qu'on les marque et qu'on les relâche. Supposons encore qu'après avoir laissé aux animaux marqués le temps de se mélanger de manière homogène au reste de la population, on prélève un autre échantillon. Il est raisonnable de supposer que la proportion d'animaux marqués dans le second échantillon est la même que celle de la population dans son ensemble. D'autres méthodes où les marques (marque alaire, marque de couleur ou à code alphanumérique, marque nasale) peuvent être observées sans recapturer les animaux sont également utilisées. Il faut observer un échantillon d'animaux et compter combien sont marqués et combien ne le sont pas pour pouvoir évaluer la taille de population (en respectant certaines hypothèses, par exemple, les marques ne sont pas perdues ou mal lues, les individus marqués sont représentatifs de la population d'intérêt et les paramètres estimés à partir de la population marquée peuvent être inférés à la population non marquée ou encore les marques n'affectent pas le comportement ou la survie des individus marqués ; Lindberg 2012). En pratique, le baguage d'individus est applicable lorsque les individus sont facilement capturables et recapturables ou réobservables, les coûts écologiques pour l'espèce sont minimes ou absents (par exemple le port d'une bague n'augmente pas la probabilité de capture par un prédateur) et le budget le permet. On peut citer les travaux de Alisauskas et al. (2014) qui estiment les tailles de populations de canards colverts (*Anas platyrhynchos*) à partir des données de baguage et de prélèvement.

Lorsque ces conditions ne sont pas remplies, il est possible de procéder plutôt au comptage d'individus non marqués et des échantillonnages peuvent être mis en place. Différentes techniques peuvent être utilisées comme des comptages de zones ou en "bloc" (Buckland et al. 1993), des transects (Kingsford et al. 1999) et des comptages par points par exemple pour les oiseaux nicheurs ayant une répartition dispersée (par exemple l'étude de Volpato et al. 2009, qui utilisent la méthode des comptages par points pendant les périodes de

reproduction et de non-reproduction dans différents sites de la forêt atlantique brésilienne). L'utilisation du comptage par transects est très répandue et était déjà couramment utilisée dans les années 1950 (Banfield et al. 1955; Bowman 1955; Watson and Scott 1956). Cette méthode d'échantillonnage consiste à suivre des transects rectilignes plus ou moins espacés en fonction de l'intensité d'échantillonnage fixée et de ne compter que les individus compris dans une certaine bande de distance de chaque côté. Par exemple, c'est sur ce principe que sont comptés les oiseaux d'eaux sur une grande partie du territoire en Australie (Kingsford et al. 2020).

Les échantillonnages par bloc nécessitent de délimiter des petits polygones de comptage de taille égale et distribués aléatoirement dans la zone d'étude. Cette méthode est généralement utilisée dans les zones montagneuses car elle ne nécessite pas de conserver une altitude constante ou de suivre des lignes droites (Craig 2012). Une attention particulière peut être portée à l'utilisation d'outils aériens en écologie, qui a révolutionné les méthodes d'échantillonnage en permettant d'envisager des comptages à beaucoup plus grande échelle. Il est alors devenu possible de travailler à l'échelle d'écosystèmes entiers, comme le lac Eyre dans la zone aride d'Australie ou l' « Alligator River region » au nord de l'Australie (Morton et al. 1990; Kingsford and Porter 1993), pour un coût raisonnable grâce à l'utilisation d'avions ou d'hélicoptères. Les techniques aériennes présentent toutes l'avantage d'être rapides et de nécessiter peu de personnel, tout en étant finalement plus économiques que les recensements faits à pied ou en voiture pour une même surface. Un comptage au sol est estimé 4 fois plus cher qu'un comptage par avion (Jachmann 2001). Particulièrement utilisés en Afrique depuis le milieu des années 50 pour mesurer l'abondance des grands mammifères (Goddard 1967a; Spinage 1972), les comptages par avion sont aussi couramment utilisés pour le comptage d'oiseaux d'eau (Joensen 1968; Henny et al. 1972; Braithwaite et al. 1986), d'autres mammifères terrestres de taille moyenne tels que le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus)* (Rice and Harder 1977) ou les orangs-outans (*Pongo pygmaeus*) (Ancrenaz et al. 2004), ou encore les mammifères marins (Carretta et al. 2000).

Même qualifiées d'exhaustives, les méthodes de comptage sont rarement en mesure de fournir des tailles de population absolues, et nous devons recourir à l'échantillonnage de la population concernée que ce soit au niveau de la couverture spatiale et/ou du processus d'observation. Par définition tout protocole d'échantillonnage est en effet sujet à des biais/erreurs potentiels (Greenwood 1996).

1.4 Erreurs associées aux comptages

Outre les changements des effectifs comptés eux-mêmes, la variation des données de comptage résulte de plusieurs processus distincts et il est important de les comprendre pour estimer l'abondance avec précision (Martin et al. 2005). Le nombre d'individus comptés dépend en effet à la fois de l'abondance sous-jacente (réelle) des individus (processus écologique) et du processus de comptage (par exemple la détectabilité). Toutes les analyses des données de comptage font des hypothèses sur la variation de la proportion d'animaux comptés mais, souvent, ces hypothèses ne sont pas formulées explicitement. Les patrons temporaux ou spatiaux d'abondance relative sont seulement descriptifs de patrons correspondant à la population si la proportion d'individus comptés dans l'espace et dans le temps reste constante. Bien qu'il soit peu probable que la proportion comptée soit absolument constante dans l'espace ou dans le temps, la variation de cette proportion peut ne pas fausser l'estimation de l'abondance relative, à condition que la variation ne présente pas de patron spatial ou temporel. Si la proportion de la population comptée ne montre pas de tendance temporelle ou spatiale, cette variation est simplement une source d'inefficacité dans l'estimation de l'abondance relative. En revanche, si un patron existe, un biais est possible : les changements dans la proportion comptée pourraient facilement être interprétés à tort comme un changement de la taille de la population alors qu'ils représentent un changement de distribution géographique, par exemple. Pour illustrer cela, la figure 3 présente des données pour le Moineau domestique (*Passer domesticus*) sur la route 1 du Breeding bird survey en Alabama. La visualisation du patron temporel des comptages en fonction des années est celle d'un fort déclin de la population dans les années 1970, suivi d'une augmentation régulière au début des années 1980 jusqu'à arriver à un plateau à la fin des années 1980 (panneau supérieur de la Figure 3). Le panneau inférieur, cependant, révèle que cette dynamique temporelle est en fait le résultat d'artefacts des changements d'observateurs en 1973 et 1981, conduisant à des différences dans la proportion de la population effectivement recensée par chacun d'eux. Après avoir contrôlé la différence dans les capacités des observateurs, les comptages sont assez stables dans le temps (panneau inférieur, Figure 3).

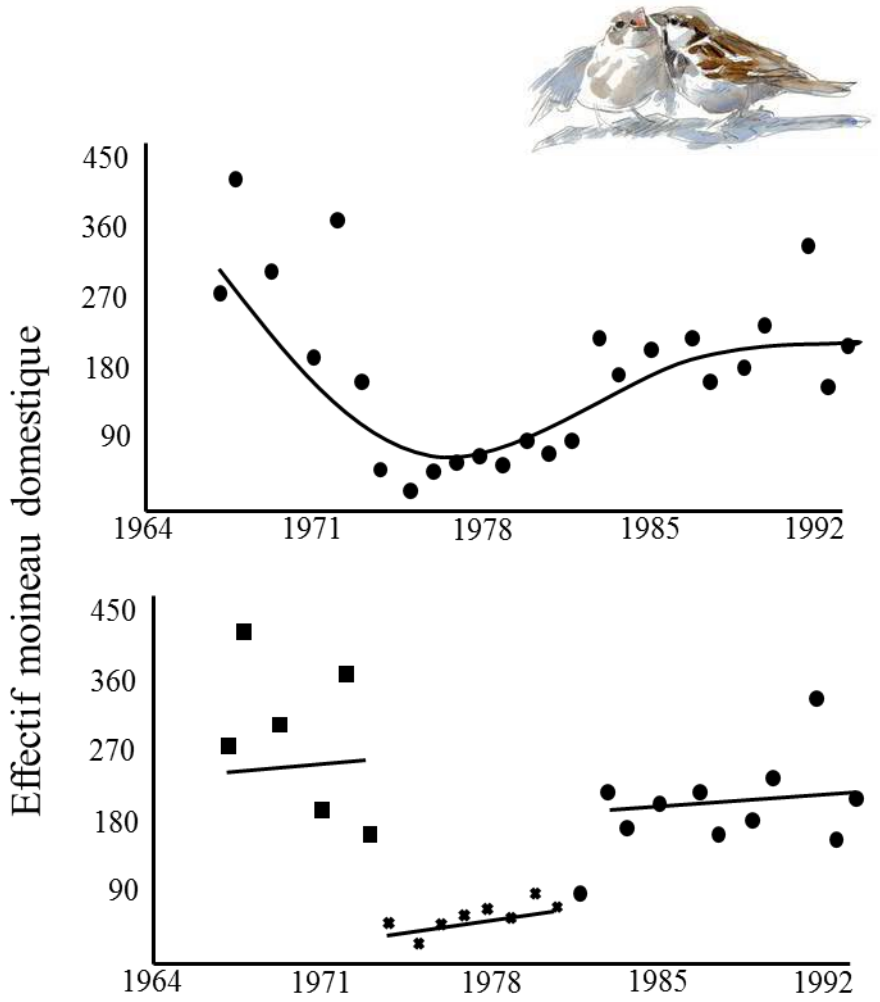


Figure 3. Données de comptage pour le Moineau domestique (*Passer domesticus*) de la route 1 du Breeding Bird Survey, Alabama. Le panneau supérieur comprend le lissage LOESS (paramètre de tension $f = 0,5$) sans contrôle des différences entre les observateurs. Le panneau inférieur comporte des symboles distincts pour chaque observateur et les valeurs estimées d'un modèle ANCOVA. Modifié d'après (Link and Sauer 1998). Dessin © Nick Derry.

Le comptage d'animaux peut en effet être difficile en raison de différentes erreurs qui vont influencer le processus d'observation. Ces erreurs peuvent conduire soit à une sous-estimation (erreur faussement négative) soit à une surestimation (erreur faussement positive) de l'effectif réel.

Concernant la sous-estimation plusieurs sources d'erreurs sont identifiées.

(1) Les sites échantillonnés peuvent ne pas comprendre toute la population concernée : même lorsqu'on croit savoir où se trouvent tous les individus que nous voulons compter, il est difficile d'être certain que d'autres ne se trouvent pas ailleurs. Par exemple, il est possible de manquer des animaux qui évitent l'observateur lorsqu'il pénètre dans leur domaine, ou qui vivent dans des parties rarement visitées de la zone d'étude (Newson et al. 2008). Certains

organismes se déplacent, ce qui rend les individus accessibles à la détection à certains moments et non disponibles pour la détection à d'autres moments (MacSwiney et al. 2008). Un individu d'une espèce mobile avec un grand domaine vital peut utiliser régulièrement un site mais en être absent au moment du suivi, parce qu'il visite une partie de son domaine vital en dehors de l'unité d'échantillonnage. Cette situation peut se produire si la zone d'échantillonnage est petite par rapport au domaine vital global et/ou si la durée de la visite est courte par rapport aux mouvements de l'espèce. On parle alors d'"émigration temporaire" ou "absence temporaire" (Tyre et al. 2003; Chandler et al. 2011).

(2) Beaucoup d'individus sont discrets, ce qui complique la détection. La visibilité d'un individu est limitée quand celui-ci est camouflé par d'autres animaux ou par des éléments de l'habitat comme des arbres ou des rochers, ce qui va impacter la probabilité de détection des individus. Comme de nombreuses espèces sont difficiles à détecter lors des suivis, un grand nombre d'études ont été consacrées à la compréhension de la détectabilité et de ses effets sur les estimations d'abondance (Farnsworth et al. 2002; Bailey et al. 2004; Conway et al. 2004; Pollock et al. 2004).

Parmi les erreurs faussement positives qui peuvent au contraire entrainer une surestimation des effectifs nous retrouvons le double comptage (mêmes individus recensés plusieurs fois) ou encore la mauvaise identification des espèces (Alldredge et al. 2008; Jenkins and Manly 2008; McKelvey et al. 2008). Des capacités imparfaites pour compter les animaux qui sont détectés, comme la capacité à estimer la taille de groupes d'individus d'espèces grégaires tels que les canards hivernant, peuvent entrainer des surestimations ou des sous-estimations des effectifs de groupe, même si une tendance générale à la sous-estimation est observée (Prater 1979; Erwin 1982; Frederick et al. 2003).

De plus, ces sources d'erreurs vont être influencées par différents facteurs. Ces facteurs, comme les conditions environnementales (type d'habitat, conditions météorologiques, etc.), le comportement des individus et les conditions logistiques (temps et équipement disponibles, méthode de suivi, etc.), peuvent fluctuer dans le temps et l'espace. Par exemple, la détection est en particulier influencée par le type d'habitat où l'observation est effectuée. Elle peut varier d'un site à l'autre, en raison de facteurs qui influencent la détection visuelle ou auditive indépendamment de l'observateur, comme la structure de l'habitat ou le bruit ambiant (Alldredge et al. 2007b). Les différences dans les traits des espèces, telles que la visibilité, le comportement, le cycle de vie et la rareté, la taille, la couleur peuvent également affecter la détection (Iknayan et al. 2014). Plusieurs travaux montrent une sous-estimation variable sur différents taxons : seuls 64% des Wapitis (*Cervus canadensis*) sont détectés (Buechner et al.

1951), 47% des Ours bruns (*Ursus arctos*) (Erickson and Siniff 1963), 29% des Rhinocéros noirs (*Diceros bicornis*) (Goddard 1967b), 57% des Kangourous rouge (*Megaleia rufa*) (Bailey 1971). Les individus avec un comportement grégaire ont plus de chances d'être détectés que ceux plus solitaires, et la probabilité de détection augmente avec la taille du groupe. Par exemple, la probabilité de détecter un seul âne (*Equus asinus*) sur un terrain ouvert était de 0.66, mais dans une même situation, pour un groupe de 8 cette probabilité montait à 0.91 selon Graham and Bell (1969). La détectabilité varie également en raison de facteurs spécifiques au suivi, tels que l'effort, l'observateur, la distance par rapport à l'observateur, la météo, la méthode d'échantillonnage ou le moment de la journée ou de l'année (Alldredge et al. 2008; Iknayan et al. 2014). Les différences considérables dans les capacités des observateurs à détecter les individus, estimer les tailles des groupes (Prater 1979; Erwin 1982) ou encore identifier les espèces sont considérées comme un facteur important qui impacte les différentes sources d'erreurs. Les effets de l'observateur sont répandus dans beaucoup de suivis (Nichols et al. 2000; Diefenbach et al. 2003). Ces différences ont des conséquences, comme le montre l'enquête annuelle sur les oiseaux nicheurs aux États-Unis, où le nombre d'oiseaux détectés chute l'année suivant la prise en charge d'un itinéraire de suivi par un nouvel observateur, ce qui entraîne ensuite un biais positif dans les estimations des tendances dont il faut tenir compte (Kendall et al. 1996), ou encore les travaux de Johnston et al. (2021) sur l'importance de prendre en compte les changements d'observateurs dans les données issues des sciences citoyennes.

Il est donc évident qu'il est important d'identifier et de prendre en compte les facteurs qui influencent les différentes sources d'erreurs associées aux comptages. Ces erreurs peuvent entraîner des changements dans la proportion comptée. Il faut alors mesurer s'il existe des preuves de différences temporelles ou spatiales dans les comptages liés à ces facteurs, mais pas aux changements de population.

1.5 Importance de la prise en compte des erreurs de comptage

Pour obtenir des inférences non biaisées de la distribution et de l'abondance d'une population, il est nécessaire de modéliser explicitement les processus d'erreur de mesure qui sous-tendent les données. Les études utilisant l'échantillonnage sont généralement confrontées à deux étapes inférentielles séquentielles (Figure 4). La première consiste à passer de l'échantillon de sites étudiés à une population statistique plus large de sites d'intérêt. Un modèle statistique est nécessaire pour décrire la variabilité entre ces sites et l'échantillonnage des sites étudiés, afin d'en déduire les effectifs dans la région entière. Un second modèle statistique est requis pour décrire le caractère aléatoire du processus de mesure, généralement pour estimer et

donc corriger les taux d'erreur faussement négatifs et faussement positifs. Comme exemple, on peut citer le suivi annuel des oiseaux d'eau nicheurs dans le centre du Canada, le centre-nord des États-Unis et l'Alaska depuis 1955 (Smith 1995). La zone d'étude de ce suivi comprend plus de 50 strates d'habitats associées à différentes pressions d'échantillonnage. Les canards sont comptés à partir de transects aériens, et les comptes sont ajustés à la hausse à partir de sous-échantillons de comptages au sol pour tenir compte des oiseaux qui ne sont pas observés par les équipes aériennes. Cette procédure d'échantillonnage en deux étapes est omniprésente en écologie, et notamment dans le suivi de la biodiversité (Bibby et al. 2000; Conroy and Carroll 2009; Cressie and Wikle 2015).

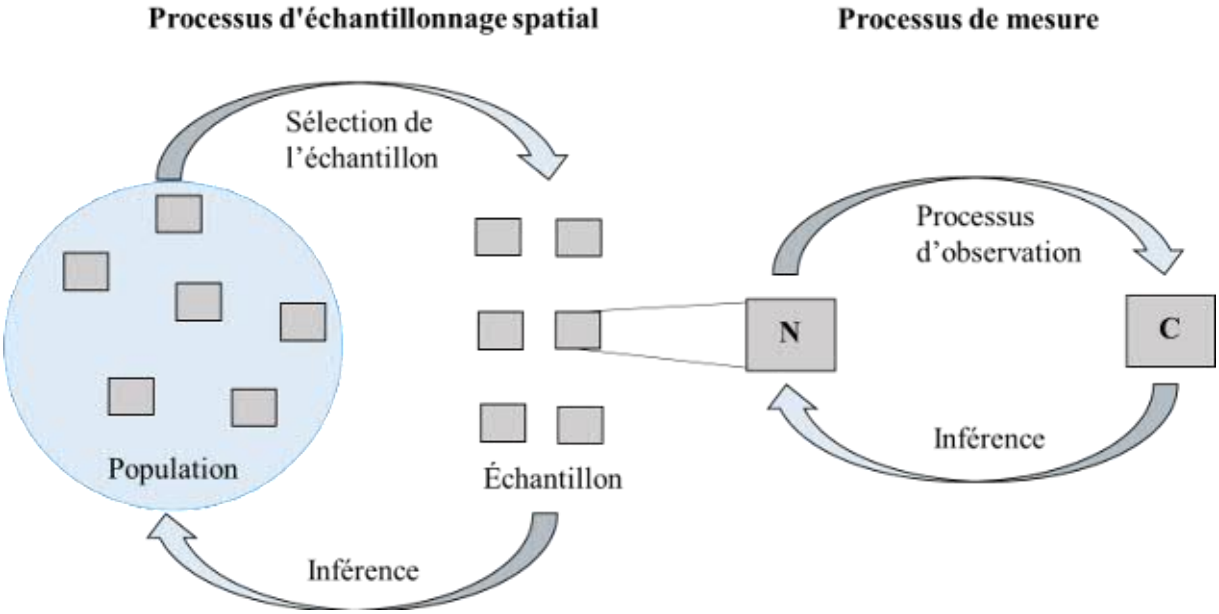


Figure 4. Les deux processus d'échantillonnage en écologie qui sous-tendent généralement la mesure de l'abondance : d'abord l'échantillonnage spatial puis la mesure de la quantité désirée. *N* désigne l'abondance réelle et *C* désigne la mesure, un comptage.

Un ensemble distinct de recherches s'est donc concentré sur le raffinement des techniques d'échantillonnage (Processus d'échantillonnage spatial, Sutherland, 2006) et sur l'amélioration des méthodes d'interprétation des données de comptage (Processus de mesure, Buckland et al., 2001; Zuur et al., 2007) afin de prendre en compte les différentes erreurs associées à ces deux processus. Lorsqu'elles fluctuent trop dans l'espace et dans le temps et ne sont pas prises en compte, ces erreurs (voir partie 1.4) peuvent introduire des biais d'estimation considérables et obscurcir d'importants patrons écologiques (Barker and Sauer 1992; Wenger and Freeman 2008). Ceci génère, par exemple, des difficultés d'interprétation de la précision des tendances obtenues (Kéry et al. 2009; Sanz-Pérez et al. 2020). Par conséquent, identifier les facteurs qui influencent les erreurs est nécessaire pour les prendre en compte dans l'analyse des

tendances des populations et pour estimer l'abondance avec précision (Denes et al. 2015; Martin et al. 2005). Le type d'erreurs à prendre en compte dans un cas donné est fonction de la situation et des facteurs clé énumérés en partie 1.3. (volonté d'estimer la taille absolue ou relative de la population, écologie de l'espèce suivie, erreurs et postulats associés à la méthode utilisée, balance entre précision des estimations d'abondance et coût économique). Par exemple, l'estimation de la taille des groupes d'individus détectés est considérée comme une erreur particulièrement importante qui doit être prise en compte dans certaines situations comme pour les espèces formant de grands groupes, telles que les oiseaux (Dervieux et al. 1980).

La recherche sur les méthodes de comptage et leurs statistiques d'analyse est donc fondamentale. Par exemple, des centaines de milliers, voire des millions, de comptages ponctuels - une méthode couramment utilisée pour recenser les oiseaux (Bibby et al. 2000) - sont effectués chaque année (Bart 2005; Alldredge et al. 2008). La recherche méthodologique porte généralement sur l'amélioration de la collecte des données afin de réduire les erreurs ou d'accroître la précision, ou sur le développement de méthodes statistiques capables de prendre en compte les erreurs ou l'incertitude des données collectées. Le défi majeur pour les écologues de terrain est de s'assurer que leurs données répondent aux postulats de base des analyses statistiques utilisées. À mesure que les méthodes statistiques deviennent plus sophistiquées, il est particulièrement important de comprendre et de tester ces postulats. En même temps, lorsqu'ils développent des méthodes analytiques, les écologues statisticiens doivent faire face aux contraintes logistiques auxquelles sont confrontées les collecteurs de données qui travaillent sur le terrain. Les statisticiens doivent également expliquer suffisamment clairement les méthodes analytiques pour que les personnes qui travaillent sur le terrain comprennent les postulats auxquelles leurs données doivent répondre, et les limites des déductions qui peuvent en être tirées. L'équilibre entre ces préoccupations exige une collaboration et une communication constantes entre les écologues qui connaissent finement les organismes qu'ils étudient, et ceux qui maîtrisent et mettent en œuvre les techniques quantitatives d'analyse.

L'erreur ou les erreurs à considérer peuvent alors être prises en compte au niveau de la méthode de comptage, de l'analyse statistique ou par la combinaison des deux.

1.5.1 Adapter et améliorer les méthodes de comptage

La valeur des données de comptage est renforcée par la standardisation des protocoles de collecte de données et la sélection minutieuse d'observateurs ou d'outils (par exemple les drones) capables d'identifier (visuellement ou auditivement) toutes les espèces susceptibles

d'être rencontrées sur leurs parcours. De nombreux protocoles de suivi nécessitent une formation minutieuse, et des outils informatiques ont été développés pour aider les chercheurs et observateurs à améliorer leurs compétences en préparation du travail sur le terrain, comme par exemple le logiciel Wildlife Counts qui permet de s'entraîner à estimer des groupes d'individus simulés sur ordinateur (Hodges 1993) ou encore le site internet du U.S. Fish and Wildlife Service (https://www.fws.gov/waterfowlsurveys/forms/identificationtest.jsp?menu=identification.test) qui permet de s'entrainer à l'identification d'espèces. La formation semble toutefois ne pas pouvoir éliminer certains effets de l'observateur, comme l'ont montré Alldredge et al. (2008a) qui ont constaté des différences substantielles entre observateurs jumelés lors de comptages ponctuels d'oiseaux, même lorsque les essais expérimentaux impliquaient des observateurs de terrain très expérimentés.

Il est important d'**adapter** le choix de la méthode de comptage en fonction de l'objectif du suivi et des conditions rencontrées sur le terrain. Si l'objectif du suivi est d'estimer une taille absolue, il est préférable de réaliser un comptage au sol qui est en général plus exhaustif si la zone à couvrir n'est pas trop grande et le financement le permet comme par exemple dans le cas d'une étude de Jachmann (2002) sur les herbivores africain ou encore cette autre étude sur la Tantale d'Amérique (*Mycteria americana*) (Rodgers Jr et al. 1995). Certains auteurs recommandent de restreindre les méthodes de comptage aérien aux espèces les plus visibles, principalement les grands à moyens herbivores vivant en groupe comme les éléphants de savane (*Loxodonta africana*), les buffles noirs des savanes (*Syncerus caffer*), les zèbres des plaines (*Equus burchellii*), les gnous (*Connochaetes*) et les antilopes (*Kobus leche*) (Jachmann 2002). Les comptages aériens sont cependant très largement utilisés pour les oiseaux et les mammifères marins (Kingsford and Porter 2009), que ce soit lors de comptages sur de très grandes surfaces avec une faible densité d'individus (par exemple pour les anatidés nicheurs ; Smith 1995) ou avec une distribution agrégée (les oiseaux marins comme le Fou de Bassan *Morus bassanus ;* Certain and Bretagnolle 2008).

L'**amélioration** des méthodes peut prendre de nombreuses formes. L'adoption d'une nouvelle technologie a souvent l'impact le plus immédiat. Par exemple, le développement de la radiotélémétrie et des enregistreurs de données autonomes qui peuvent être attachés aux animaux a révolutionné la compréhension de plusieurs domaines de la biologie des populations (Millspaugh and Marzluff 2001; Ropert-Coudert and Wilson 2005). Également, les pièges photo et les enregistreurs automatiques de sons sont de plus en plus utilisés pour évaluer les tailles de populations (Trolliet et al. 2014). L'introduction d'approches totalement nouvelles est

cependant rare, surtout pour un sujet bien développé comme le comptage des organismes, mais l'application de méthodes existantes à de nouvelles circonstances peut être tout aussi importante. Par exemple, les chercheurs ont utilisé des méthodes moléculaires pour estimer la taille des populations (ADN environnemental, Frantz et al., 2004) ou améliorer la détection des espèces (Gariepy et al. 2008), et ont utilisé l'analyse d'images pour compter les organismes (Hooper et al. 2006).

La prise de photographie aérienne permet de limiter, dans certains cas, les erreurs d'estimation des observateurs liée à la taille des groupes. Les comptages à partir de photographies aériennes ont tendance à diminuer le biais des estimations comparé à celui obtenu par comptage à vue, en témoignent les travaux de Sinclair (1972) et Bell et al. (1973). Norton-Griffiths (1975) recommande de photographier chaque groupe de plus de 10 individus pour les compter à posteriori. Il recommande aussi de compléter ces photos par une estimation visuelle sur le terrain pour éviter les nombreuses erreurs qui pourraient biaiser la photo. Il est en effet reconnu que les photographies sont loin d'être idéales pour connaître le nombre réel d'individus dans le groupe, en raison de certains biais qui peuvent survenir lors de la lecture de la photo (Mathisen and Lopp 1963; Norton- Griffiths 1975). Ces biais sont étroitement liés à la qualité de l'image (définition, mouvement, etc.) et peuvent être dus à la superposition des individus dans le cas de fortes densités. L'appareil photo se révèle ainsi moins efficace que l'œil humain quand les animaux peuvent être dissimulés derrière un obstacle (par exemple lors de comptages des lions de mer de Steller *Eumetopias jubatus* ; Mathisen & Lopp, 1963). En effet, un observateur peut voir un animal depuis plusieurs angles alors qu'une photo ne représente la scène que sous un seul angle. Photographier l'intégralité des individus peut aussi s'avérer rapidement coûteux en temps et en argent (Eberhardt et al. 1979). Si les coûts de développement des images ont disparu, le temps d'analyse des photographies reste toujours d'actualité, tant que des méthodes d'assignation automatique ne sont pas totalement au point. Il est possible d'utiliser les photos uniquement sur une petite proportion des groupes comptés. Elles seront ensuite comparées aux comptages visuels pour en vérifier la précision globale, comme par exemple dans le cas des travaux de Tamisier & Dehorter (1999) sur l'estimation des groupes de canards hivernant en Camargue.

Les technologies émergentes ainsi que l'accès et la plus grande résolution des données de télédétection sont de plus en plus utilisées par les écologues pour améliorer la collecte de données (Moll et al. 2007; Pimm et al. 2015; Hollings et al. 2018). Les techniques de détection des animaux à partir de l'imagerie de télédétection (satellites, véhicules aériens non habités UAV communément appelés drones et imagerie aérienne d'avions légers) ont amélioré le

potentiel d'estimation de l'abondance des animaux par comptage des individus (Pettorelli et al. 2014). La disponibilité, les contraintes, les limites et les coûts de chaque technique de collecte de données diffèrent considérablement. Les images satellitaires sont idéales pour les zones étendues et éloignées, par exemple en Antarctique pour le comptage du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) (Barber-Meyer et al. 2007), et/ou lorsque la résolution spatiale ne doit pas être supérieure à 50 cm, c'est-à-dire en général pour recenser des animaux ou des groupes de grande taille, comme par exemple le Phoque de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) (LaRue et al. 2011). L'imagerie aérienne à partir d'avions et de drones présente plusieurs avantages par rapport aux images satellitaires, notamment le fait que les images peuvent être collectées avec des résolutions spatiales beaucoup plus élevées, jusqu'à 2,5 cm (Aerometrex, 2016), ce qui peut être utile dans le cas de comptages d'espèces grégaires pour lesquelles il est difficile de pouvoir distinguer les individus du groupe dans le cadre d'images satellitaires.

Le drone est un outil avantageux pour collecter des ensembles de données sur les espèces qui s'agrègent et/ou qui fréquentent des sites de reproduction connus. Par exemple, il a été utilisé pour estimer la taille des groupes d'oies migratrices (Chabot and Bird 2012) ou pour améliorer la précision des recensements de colonies d'oiseaux de mer (Hodgson et al. 2016). Depuis maintenant plusieurs années les drones se démocratisent et s'avèrent être une technique efficace pour repérer, inventorier et cartographier la faune. Beaucoup moins coûteux qu'un avion, ils permettent de récolter de nombreuses données à haute résolution spatiale et temporelle, et d'accéder à de nouveaux sites qui étaient jusqu'alors inaccessibles à pied (Pagano and Arnold 2009). Des drones ont été utilisés pour compter des colonies d'oiseaux nicheurs (Sarda-Palomera et al. 2012), avec une détectabilité importante allant jusqu'à 96% (Chabot et al. 2015). La technologie des drones a également été utilisée pour estimer la taille des populations non reproductrices d'oiseaux rassemblés en grands groupes, comme les oies des neiges (*Anser caerulescens*) et les bernaches du Canada (*Branta canadensis*), où les drones ont détecté en moyenne 60 % d'individus de plus que les comptages au sol (Chabot and Bird 2012). Pour éviter de manquer des individus dissimulés derrière une couverture végétale ou pour réaliser des comptages nocturnes il est possible d'équiper les drones de caméras thermiques infrarouge. C'est par exemple le cas de l'étude de Bushaw et al. (2021) qui a montré que l'utilisation d'un drone équipé d'une caméra thermique a permis de doubler le nombre de couvées de canards détectées par rapport aux méthodes de comptage traditionnelles, et les suivis ont été réalisées trois fois plus rapidement. C'est aussi un moyen de compter des espèces beaucoup plus petites telles que des rongeurs (Bushaw et al. 2020), ce qui est inenvisageable depuis un avion.

Cependant, peu d'études ont quantifié de manière rigoureuse la précision des données des drones (Dulava et al. 2015; Afán et al. 2018; Hodgson et al. 2018; Barr et al. 2018; Santangeli et al. 2020). Malgré de nombreuses études illustratives utilisant diverses méthodes de détection des animaux à partir de données de télédétection, cela reste problématique dans de nombreuses situations. Les études qui établissent une mesure précise de la population à l'aide de techniques automatisées et semi-automatisées se sont généralement concentrées sur de petites zones ne dépassant pas quelques kilomètres carrés (Laliberte and Ripple 2003; Terletzky-Gese 2013; McMahon et al. 2014), visant souvent à valider la méthode plus qu'à évaluer de manière récurrente les effectifs de telle ou telle espèce, et/ou limitées à des environnements relativement homogènes où le contraste entre les animaux et le fond est élevé, comme la glace ou le sable (Groom et al. 2011). En outre, il peut être difficile de compter certaines espèces qui se regroupent ou se rassemblent en groupes serrés, et ce quelle que soit la technique de détection (Cunningham et al. 1996). Les écologues et les gestionnaires doivent également être conscients que différentes méthodes de prétraitement peuvent donner des résultats radicalement différents. Par exemple, la qualité de l'image et l'interprétabilité visuelle peuvent varier avec différentes méthodes de filtrage et de crénelage des images (Zheng 2012). De telles situations peuvent être inévitables lorsque l'on travaille sur de grandes étendues spatiales où différents ensembles d'images sont nécessaires, d'autant plus qu'il existe un seuil technique élevé pour mettre en œuvre la plupart des méthodes (Chabot and Francis 2016). En outre, certaines complexités écologiques, telles que la mobilité des individus, sont difficiles à traiter avec les techniques actuelles d'analyse des données de télédétection (Baxter and Hamilton 2018).

Actuellement, les principales limites sont donc le coût des données à haute résolution nécessaires pour compter les espèces grégaires, et la précision relativement faible des techniques de détection automatisée pour la plupart des applications à grande échelle et dans des environnements non homogènes (Chabot and Francis 2016; Hollings et al. 2018). Pour toutes ces raisons et malgré l'intérêt porté aux méthodes semi-automatiques ou automatisées de comptage des espèces grégaires, leur utilisation par les écologues et les gestionnaires reste pour l'heure très limitée (Chabot and Francis 2016) et les approches manuelles dominent toujours (Drever et al. 2015). C'est ensuite l'inférence basée sur ces données qui peut être améliorée.

1.5.2 Améliorer l'inférence

Parce que les comptages sont souvent insatisfaisants à des égards qui ne peuvent être résolus sur le terrain, de nombreuses méthodes d'analyse sont conçues pour améliorer les

inférences qui peuvent être faites à partir des données de terrain. Deux manières d'améliorer l'inférence sont de combiner une méthode de comptage avec une analyse statistique (comme par exemple la mise en place d'un protocole d'échantillonnage par distance de détection), ou d'imputer des méthodes d'analyse statistiques à partir de données de comptage déjà existantes (comme par exemple inférer l'abondance avec un modèle *N*-mixture). Bien qu'il reste manifestement du travail à faire, la détection imparfaite des individus a fait l'objet d'une attention particulière et d'un traitement approfondi (Royle and Dorazio 2008; Kéry and Schaub 2011; Schaub 2020). La reconnaissance du fait que la détection totale est rare dans les données écologiques a conduit au développement de méthodes statistiques pour tenir compte de l'erreur de détection dans les comptages de populations non marquées (c'est-à-dire lorsque les animaux ne sont pas identifiés individuellement) (Buckland et al. 2001; Thompson 2002; Simons et al. 2007; Royle and Dorazio 2008).

Une méthode courante, l'échantillonnage par distance de détection (*distance sampling* en anglais), permet d'estimer les taux de détection décroissants à mesure que les objets à recenser sont plus loin de l'observateur, et ainsi d'extrapoler la densité réelle de la population à partir des objets détectés (Buckland et al. 2001). Par exemple, l'échantillonnage par distance de détection à partir de pièges photographiques est utilisé pour estimer l'abondance du Chimpanzé verus (*Pan troglodytes verus*) dans le parc national de Taï, en Côte d'Ivoire (Cappelle et al. 2019). Comme toutes les méthodes d'extrapolation, l'échantillonnage par distance de détection s'accompagne de postulats clairs qui doivent être satisfaits par les données auxquelles il est appliqué. L'un de ces postulats est que tous les objets qui ne sont pas à distance de l'observateur sont détectés (Buckland et al. 2001; Laake and Borchers 2004). Parfois, cependant, ce postulat n'est pas respecté, par exemple, lors de comptages de mammifères marins qui passent une grande partie de leur temps sous l'eau (Laake et al. 1997; Skaug and Schweder 1999). Dans leur étude des populations d'ongulés, Jenkins & Manly (2008) ont montré que la détection des cerfs, en particulier lorsqu'ils sont en petits groupes, peut être assez faible même lorsqu'ils se trouvent sur le transect d'enquête, à distance zéro. Dans une étude similaire, Bächler & Liechti (2007) ont constaté que même lorsque la localisation des oiseaux est connue avec certitude, car ils ont été équipés d'émetteurs radio, ils peuvent être très difficiles à détecter. Plus inquiétant que ces résultats isolés pour des espèces individuelles, l'examen de 28 articles dans lesquels l'échantillonnage par distance de détection a été utilisé a montré qu'aucune d'entre-elles n'avait testé que le postulat était vérifié, une seule avait explicitement tenté de maximiser la détection à la distance zéro, et plus de la moitié n'avaient même pas mentionné la question (Bächler and Liechti 2007). Ces travaux, précédemment cités, mettent l'accent une fois de plus sur la

nécessité de s'assurer que leurs données répondent aux postulats de base des analyses statistiques utilisées et d'adapter la méthode en fonction des données de terrain.

Pour pallier ces problèmes de détectabilité lors des comptages, il existe plusieurs méthodes reposant sur la même base statistique (et donc les mêmes hypothèses) que les méthodes de marquage-recapture mais qui ne nécessitent pas la capture des animaux. L'hypothèse selon laquelle la détectabilité de tous les individus est identique s'applique à toutes ces méthodes. Une de ces méthodes consiste à demander à plusieurs observateurs de mener simultanément des suivis indépendants au même endroit, ce qui permet de corriger les erreurs de détection de chacun (Cook and Jacobson 1979; Graham and Bell 1989) : les observations respectives peuvent alors être utilisées dans un cadre d'élimination (Nichols et al. 2000) ou de capture-recapture (Alldredge et al. 2006) pour estimer le taux auquel chaque observateur a manqué des individus qui auraient pu être détectés.

Jenkins & Manly (2008) ont utilisé de telles méthodes à double observateurs pour estimer l'abondance des boulettes fécales du Wapiti de Roosevelt (*Cervus elaphus roosevelti*) et du Cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*), souvent difficiles à détecter, remplaçant ainsi les postulats clés de l'échantillonnage par distance de détection qui étaient violées dans les conditions de leur étude par des postulats qui semblaient plus raisonnables. De la même manière, la méthode du double observateur peut être mise en œuvre depuis un avion : elle implique que les deux observateurs soient placés l'un derrière l'autre dans le même avion et comptent simultanément et indépendamment dans la même bande d'échantillonnage. Les données de l'observateur avant constituent l'événement de marquage et celles de l'observateur arrière l'événement de recapture. Cette méthode est par exemple utilisée pour ajuster les comptages aériens de chevaux sauvages (*Equus caballus*) et de l'Âne commun (*Equus asinus*) au nord de l'Australie (Graham and Bell 1989).

Une autre méthode basée sur des observations multiples s'applique aux objets dont la position peut être cartographiée, comme les nids ou les animaux de grande taille et relativement immobiles. Deux relevés (voir glossaire) sont effectués indépendamment (c'est-à-dire par des observateurs différents, aucune personne ou équipe ne connaissant les résultats de l'autre). À partir des positions cartographiées, il est ensuite possible d'identifier les objets détectés dans les deux suivis et ceux détectés dans chacune d'elles qui n'ont pas été détectés dans l'autre. En substituant ces chiffres de manière appropriée dans les équations de la méthode de marquage-recapture à deux échantillons, les deux observateurs se substituant aux deux sessions de piégeage, on peut estimer la taille de population. Cette approche a, par exemple, été utilisée pour estimer l'abondance de cinq espèces d'oiseaux dans les forêts du sud-est de l'Alaska

(Kissling and Garton 2006). Par rapport à la méthode du double observateur en simultané, cette technique présente moins de problèmes pour assurer l'indépendance des deux suivis et produit des estimations plus précises avec plus d'informations.

Le double échantillonnage, une autre technique, fait référence à une manière formelle d'utiliser le calibrage basé sur un échantillon afin d'obtenir une estimation pour l'ensemble de la zone d'intérêt. L'idée est de prendre un échantillon aléatoire des parcelles dans lesquelles cette zone entière est divisée et d'obtenir un indice de population pour chacune d'elles (si des ressources suffisantes sont disponibles, cet échantillon peut inclure toute la population d'intérêt). Un sous-échantillon de parcelles fait également l'objet d'études plus intensives que les autres parcelles de l'échantillon et fournissent des estimations précises de la population pour chacune d'entre elles. L'indice est calibré sur la base des informations provenant du sous-échantillon, et ce calibrage permet d'estimer les populations pour les parcelles incluses dans l'échantillon principal, la population de l'ensemble de la zone étant ensuite estimée à partir de cet échantillon. Il suppose que toutes les placettes de l'échantillon soient de taille égale et utilise un estimateur de rapport pour le calibrage, entre les parcelles suivies de manière intensive et celles suivies de manière plus légère ; la méthode peut être étendue aux placettes de tailles inégales et peut utiliser des statistiques de calibrage autres que l'estimateur de rapport (voir Cochran & Rubin (1973) pour les détails statistiques, et Bart & Earnst (2002) pour une application plus moderne). Cette méthode est utile lorsqu'il est moins cher ou plus facile d'obtenir des indices plutôt que des recensements de la population sur les placettes d'échantillonnage. Dans un rapport paru en 1967 sur 5 années d'échantillonnage aérien R. Kahler Martinson et Charles F. Kaczynski détaillent l'utilisation d'un indice air : sol (Martinson and Kaczynski 1967). Sur une partie du transect qui se veut représentative de l'ensemble de la zone d'étude un double comptage aérien et au sol est réalisé. On présuppose que le comptage au sol détecte 100% des individus, il sert de référence pour estimer l'efficacité du comptage aérien. La proportion air:sol obtenue permet ainsi de corriger les résultats du comptage aérien dans les autres zones non suivies au sol, et d'obtenir des valeurs plus proches de la taille de la population réelle. Des comptages au sol sur des sous unités ont ainsi été réalisés sur les canards en Amérique du Nord (Pospahala et al. 1974; Williams et al. 2002) ou sur les orangs outans (*Pongo pygmaeus*) à Borneo (Ancrenaz et al. 2004).

Depuis quelques dizaines d'années de nouvelles méthodes, les modèles hiérarchiques, apparaissent pour inférer l'abondance (Kery and Royle 2010; Kéry and Schaub 2011). Par exemple, les modèles *N*-mixture, estiment la détectabilité sur la base de visites multiples ou uniques en employant des covariables (voir Anderson et al. (2014) pour l'application du modèle

N-mixture à visite unique sur la Perche de Roanoke *Percina rex* en utilisant comme covariable le débit du cours d'eau ; voir Royle (2004) pour le développement mathématique du modèle *N*-mixture à visites multiples et voir Sólymos et al. (2012) pour le développement mathématique du modèle *N*-mixture à visite unique). Les modèles hiérarchiques sont une séquence de modèles de probabilité ordonnés par leur structure de probabilité conditionnelle, dans le sens où ils décrivent des variables aléatoires conditionnellement dépendantes entre elles. Les modèles hiérarchiques utilisés en écologie décrivent ainsi le véritable état qui n'est pas observable ou l'est seulement partiellement (processus écologique), et l'erreur de mesure (processus d'observation). En général, les modèles hiérarchiques comportent un sous-modèle pour l'état réel d'intérêt et un autre pour l'erreur de mesure, bien que dans certains cas plus d'un sous-modèle pour l'un ou l'autre puisse être utilisé. Ils sont idéalement adaptés pour prendre en compte, dans un seul modèle, de multiples ensembles de données, de multiples sources de variabilité telles que la variabilité spatiale, temporelle et spatio-temporelle, et de multiples échelles de mesure, tout en propageant rigoureusement l'incertitude combinée dans chaque estimation du modèle (Cressie et al. 2009; Cressie and Wikle 2015; Hobbs and Hooten 2015).

Le modèle *N*-mixture à visite multiples pour les données de comptage combine un modèle linéaire généralisé (GLM) binomial (pour les comptages observés) et un modèle latent (sur base de distribution de Poisson ou binomiale négative, par exemple, en cas de surdispersion) pour l'abondance locale N_i (i = sites). En d'autres termes, les comptages sur un site sont considérés comme un processus binomial dépendant de la probabilité de détection *p* (c'est-à-dire le processus d'observation) et de l'abondance locale *Ni*, une variable aléatoire de Poisson (ou binomiale négative), c'est-à-dire le processus d'état sous-jacent. Le modèle suppose que la population échantillonnée soit fermée pendant la période d'échantillonnage en ce qui concerne la mortalité et les mouvements (Royle 2004). Il suppose également que les individus sont détectés indépendamment les uns des autres et que tous les individus enregistrés sur un site gardent la même probabilité de détection entre les visites (Royle 2004). En d'autres termes, tous les individus N_i présents à i ont une probabilité de détection identique p_{ij} à la visite j. De toute évidence, cela ne peut jamais être exactement vrai puisque les individus n'ont pas de données de détection individuelle Kéry & Royle (2020). Des variables explicatives supplémentaires peuvent être incluses dans les modèles d'abondance et de détection à l'aide de techniques standard de modélisation linéaire généralisée. La méthode génère des estimations des paramètres d'abondance entre les sites qui permettent d'évaluer les changements temporels d'abondance ou des comparaisons géographiques d'abondances. L'abondance totale peut être estimée a posteriori si les unités d'échantillonnage ont une superficie connue (Royle 2004). Ces

modèles fournissent des estimations de *p*, ce qui permet de tenir compte de l'erreur de détection et des faux zéros (voir glossaire) qui en résultent (Royle 2004). Walker et al. (2013) ont utilisé des modèles *N*-mixture (MacKenzie et al. 2017) pour estimer l'occupation de zones humides spécifiques par les couvées d'oiseaux d'eau, des méthodes qui peuvent être mises à l'échelle pour estimer l'abondance des couvées (Carrlson et al. 2018) et la production de canards à des échelles spatiales plus grandes, pertinentes pour les mesures de gestion (Kemink et al. 2019).

Des critiques récentes des modèles *N*-mixture sont cependant apparues car il peut être difficile de respecter les postulats du modèle, ce qui peut donner des résultats fortement biaisés concernant les estimations d'abondance. Voyons à présent quatre cas où les postulats sont violés : Toute variation d'effectif compté entre deux visites à l'intérieur d'un site est attribuable à la probabilité de détection *p*. Lorsque tous les comptages dans un site sont constants, la probabilité de détection sera estimée à 1. Ainsi, si *N* varie au cours d'une période où l'on suppose la population fermée et que l'hypothèse de fermeture est violée, la variabilité attribuée à la partie binomiale (processus d'observation) du modèle sera surestimée. Il en résultera une sous-estimation de *p* et une surestimation de *N*. En raison de la mobilité des individus, il est difficile de concevoir des procédures d'échantillonnage qui tiennent compte des mouvements à l'intérieur et à l'extérieur des zones d'études ayant des frontières fixes (Kendall 1999). Par exemple, Rota et al. (2009) ont constaté que 71 à 100 % des espèces d'oiseaux présentaient une violation de la fermeture sur des périodes de 3 semaines et 8 jours. Kéry et al. (2009) ont modifié le modèle original *N*-mixture présenté par Royle (2004) pour tenir compte de la violation de l'hypothèse de fermeture. Un tel modèle a été utilisé par exemple pour analyser les données de comptage du Tétras des armoises (*Centrocercus urophasianus*) dans l'ouest de l'Amérique du Nord (McCaffery et al. 2016).

De même, la distribution binomiale en tant que description de l'erreur de mesure de l'abondance induit l'hypothèse qu'il n'y a pas de faux positifs, c'est à dire pas de double comptage ou de mauvaise identification d'espèces. Cette hypothèse est nécessaire pour que la loi binomiale puisse être une description adéquate du processus d'observation. Si la biologie d'une espèce entraîne un nombre substantiel d'erreurs faussement positives (par exemple lors des comptages aériens des canards qui sont grégaires en période hivernale), le *N*-mixture n'est pas un cadre approprié pour inférer l'abondance. En outre, la distribution binomiale implique implicitement que les individus sont détectés indépendamment les uns des autres. S'ils se déplacent en groupes la détection d'un individu rendra plus probable la détection d'autres membres du groupe, et le modèle standard *N*-mixture ne sera plus une représentation adéquate du processus d'observation sous-jacent aux comptages.

Le modèle N-mixture utilise en entrée non pas des données de détection individuelle, mais de simples comptages d'individus uniques. C'est-à-dire que les données distinguent les sites *i* et les occasions d'échantillonnage *j*, mais aucune trace des individus n'est gardée dans les comptages C*ij*. L'identité individuelle est perdue dans les données de comptage répliquées, d'où l'hypothèse implicite que tous les individus N*i* présents sur un site *i* ont une probabilité de détection identique p*ij* à la visite *j*. Par exemple, cette hypothèse offense probablement tous les utilisateurs de l'échantillonnage par de distance de détection, dont l'hypothèse fondamentale est que les individus plus proches d'un observateur sont plus facilement détectables que les individus plus éloignés (Efford and Dawson 2009). L'hétérogénéité de détection non modélisée conduira toujours à une sous-estimation de *N*.

Face à ces problèmes, les développements récents des modèles *N*-mixture se concentrent sur la gestion des violations des hypothèses ou des exigences d'échantillonnage (Dail and Madsen 2011; Hostetler and Chandler 2015). Chandler et al. (2011) ont développé une variation du modèle pour tenir compte explicitement de l'émigration temporaire en ajoutant un niveau binomial d'inflation zéro où chaque individu est considéré comme se trouvant à l'intérieur du site suivi avec une probabilité ϕ (d'où 1 - ϕ est la probabilité d'émigration temporaire). La variation dans ϕ peut être modélisée en fonction des sites et de variables spécifiques aux sites, bien que souvent cette variation sera plus probablement le résultat de la disparité entre les tailles des sites suivis par rapport au domaine vital de l'espèce (Chandler et al. 2011). Martin et al. (2011) ont développé un modèle bêta-binomial *N*-mixture pour tenir compte de la détection non indépendante (corrélée) des individus entre eux. Ce modèle a été appliqué par exemple pour l'estimation de la densité du Faisan prélat (*Lophura diardi*). Outre la question de la grégarité évoquée plus haut, la non-indépendance des individus entre eux peut aussi se produire lorsque le comportement d'un animal affecte la probabilité de détection d'autres individus (par exemple, lorsque le comportement de chant chez les oiseaux et les amphibiens suscite une réponse d'un individu voisin).

L'erreur de détection peut également être modélisée, en n'utilisant qu'une seule visite sur chaque site, si les covariables qui affectent la détection et l'abondance sont disponibles (Lele et al. 2012; Sólymos et al. 2012). Le modèle binomial-ZIP mixture remplace à la fois le besoin de données de visites répétées et l'hypothèse de fermeture de la population requise par les approches à visites multiples, par l'utilisation d'ensembles non chevauchants de covariables qui affectent la détection et/ou l'abondance (Sólymos et al. 2012). Les ensembles de covariables de détection et d'abondance doivent différer par au moins une covariable continue (c'est-à-dire qu'ils peuvent partager des covariables à condition qu'au moins une covariable continue soit

unique à chaque ensemble). Mais les modèles de ce type souffrent aussi de contraintes, notamment des problèmes d'identifiabilité et d'estimation d'abondances absolues lorsque des fonctions de liaison particulières sont utilisées (liaisons logarithmiques pour l'abondance et la probabilité de détection). Ces problèmes ont été identifiés, par exemple, lors de l'analyse des données du Canard colvert (*Anas platyrhynchos*) du suivi Suisse sur les oiseaux nicheurs en 2002 (Knape and Korner- Nievergelt 2015).

Les méthodes d'analyse décrites ci-dessus diffèrent dans leurs exigences du plan d'échantillonnage (par exemple, données de comptage ou de détection/non-détection, visites uniques ou multiples, données de covariables) et leur adéquation à une étude particulière dépendra des caractéristiques de l'espèce étudiée, de l'échelle et des objectifs de l'étude, ainsi que des considérations financières et logistiques. En effet, le nombre de réplicats pour ces méthodes d'analyse doit être conséquent pour estimer l'abondance avec suffisamment de précision. Par exemple, Gomez et al. (2018) ont constaté que la taille d'échantillon minimale requise pour une estimation précise de la densité des organismes tropicaux diminuait lorsque la densité réelle et probabilité de détection augmentaient. Pour les tailles d'échantillon évaluées, il n'y avait aucune combinaison du nombre de comptages par points et de visites (réplicats temporel) qui permettait d'estimer des densités avec moins de 7 individus par 100 ha en utilisant des modèles *N*-mixture mono-espèces. Pour ce seuil de 7 individus par 100 ha, l'effort d'échantillonnage requis est très élevé. Par exemple, pour les espèces ayant une probabilité de détection de 0,5, la taille d'échantillon requise pour obtenir un biais inférieur à 0,1 est d'environ 50 comptages par points et plus de 6 visites dans chaque point, ou d'environ 40 comptages par point avec plus de 10 visites. Dans la réalité de l'écologue appliqué des tailles d'échantillon aussi importantes sont inenvisageables. De plus, souvent, cette réalité du terrain éloigne les gestionnaires de ces méthodes. Ils pensent que l'amélioration de la fiabilité des connaissances dérivées de ces modèles n'est pas assez importante pour justifier une telle augmentation des efforts sur le terrain, que les procédures sont trop difficiles à mettre en place sur le terrain ou lors de l'analyse des données, ou que le changement de méthode au cours des programmes de suivis à long terme implique un rejet des données antérieures.

Une manière de pallier à ces problèmes est de combiner ou d'intégrer (voir glossaire) dans des modèles statistiques des données issues de différentes méthodes ou protocoles ayant chacun leurs avantages. L'objectif principal des modèles intégrés est d'améliorer la précision des indicateurs écologiques (Fletcher Jr et al. 2019; Zipkin et al. 2019). Cet outil de modélisation, qui a récemment émergé en écologie, permet d'estimer les distributions (Miller et al. 2019; Isaac et al. 2020) et les paramètres démographiques d'espèces (Schaub and Abadi

2011). De nombreuses études ont appliqué des modèles de population intégrés (voir glossaire) chez les oiseaux ou les mammifères, utilisant par exemple des données de capture-recapture, sur l'âge lors du prélèvement de l'individu par la chasse et de télémétrie pour améliorer les estimations d'abondance chez l'Ours noir (*Ursus americanus*) (Fieberg et al. 2010) ou encore des données de comptage et de capture-recapture pour améliorer les estimations du sexe-ratio des naissances d'une population de moutons (*Ovis aries*) sur l'île de Hirta en Écosse (Tavecchia et al. 2009). Dans un exemple plus récent, Lauret et al. (2021) utilisent une approche qui combine deux ensembles de données (protocoles de suivis en avion et en bateau) dans un modèle intégré d'occupation à visite unique pour estimer la distribution du grand dauphin (*Tursiops truncatus*) dans le nord-ouest de la Méditerranée. Nichols et al. (2008) ont remarqué que la simple analyse des données de chaque méthode d'échantillonnage séparément est statistiquement inefficace dans leurs cas de figure. Ils ont alors intégré des données provenant de méthodes multiples pour estimer les probabilités d'occupation à deux échelles spatiales (à grande et petite échelle) et pour comparer les probabilités de détection associées aux différentes méthodes de détection. Il a été démontré, par exemple, que les Mouffettes rayées (*Mephitis mephitis*) sont plus facilement détectées à l'aide de caméras à distance équipées de capteurs infrarouges qu'avec des pièges à poils (Nichols et al. 2008). Les différences dans le taux de détection entre les méthodes dépendaient toutefois des conditions saisonnières dans lesquelles les suivis avaient lieu, ce qui suggère qu'une combinaison de méthodes est encore plus justifiée car chaque méthode apporte des informations différentes en fonction de la saison.

Étant donné que les différentes approches présentent des avantages différents, la combinaison de données provenant de différentes méthodes dans une approche intégrée pourrait devenir de plus en plus utile pour améliorer les estimations d'abondance, car une quantité croissante de différents types de données sur la biodiversité deviennent disponibles (Isaac et al. 2020).

Comme le montrent les méthodes décrites ci-dessus, l'accent pour améliorer le processus d'inférence a fortement porté sur la prise en compte de la probabilité de détection. D'autres problèmes d'échantillonnage bénéficieraient d'un niveau d'examen similaire sur une base systématique. Par exemple, en combinant des données de télédétection avec des informations sur l'utilisation de l'habitat, les chercheurs peuvent mieux identifier l'ensemble de l'aire de répartition d'une espèce qu'ils souhaitent dénombrer, ou vérifier si une population locale échantillonnée est représentative d'une population cible plus large. Cependant, les solutions bien développées à l'ensemble des problèmes de comptage ne sont pas d'usage

courant. Par exemple, les problèmes liés à la capacité d'identification des différentes espèces ont reçu très peu d'attention (Gomez et al. 2018). La demande de méthodes qui tiennent compte des faux positifs est susceptible de s'étendre, car les études de population à grande échelle et les programmes de surveillance utilisent de plus en plus les ensembles de données de la science citoyenne, où les observations faussement positives sont probablement plus courantes (Miller et al. 2013). De même, les effets d'erreurs d'estimation d'effectifs pour des groupes d'organismes (voir photo 1) ont fait l'objet d'une étude limitée, bien que le problème soit débattu depuis un demi-siècle (Matthews 1960) : des études ont estimé les erreurs commises lorsque des groupes sont comptés en utilisant des situations où le nombre réel d'individus est connu, par exemple en demandant à des observateurs d'estimer les nombres à partir de photographies (Prater 1979; Erwin 1982) ou de modèles à l'échelle (Frederick et al. 2003). Bien que ces études montrent systématiquement que les observateurs ont tendance à sous-estimer le nombre d'individus dans les grands groupes (Frederick et al. 2003), l'ampleur et la nature de l'erreur varient selon les études.



Photo 1. Photo montrant la difficulté d'estimation de l'effectif dans des groupes d'individus lors d'un comptage aérien en Camargue. Groupe constitué principalement de sarcelles d'hiver et de quelques canards souchet et foulques macroule. © Silke Befeld

Certaines données suggèrent également que l'erreur varie en fonction de la taille du groupe, la taille des petits groupes étant souvent surestimée et celle des grands groupes sous-estimée (Prater 1979). Si ce patron est répandu, il soulève de sérieuses inquiétudes car un déclin de la taille moyenne des groupes au fil du temps entraînerait le passage d'une situation où la taille de

la population est systématiquement sous-estimée à une situation où elle est systématiquement surestimée. Ainsi, l'estimation du déclin serait trop faible par rapport à la réalité, pouvant conduire à négliger les actions de conservation à mettre en place (Figure 5). D'autres études, cependant, n'ont pas trouvé de telles erreurs systématiques, et certains suggèrent que les surestimations et les sous-estimations s'annulent, alors que d'autres ne le font pas (Frederick et al. 2003). Une compréhension plus générale de la nature de ces erreurs, plutôt que de s'appuyer sur des études de cas isolés comme ceux décrits ici, nous permettrait de mieux reconnaître comment les erreurs de comptage peuvent affecter les inférences et comment développer des solutions.

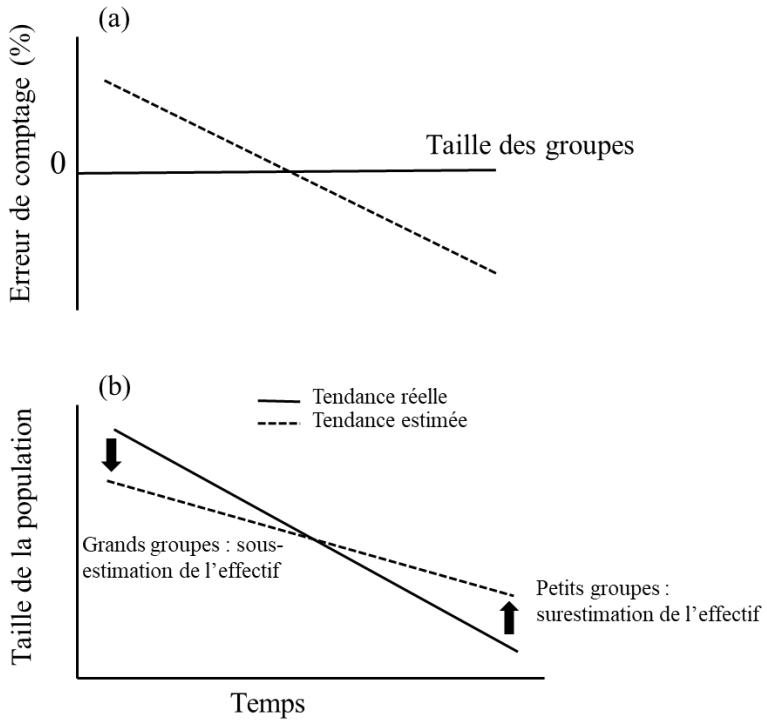


Figure 5 : les observateurs surestiment lorsqu'ils comptent des groupes relativement petits, et sous-estiment lorsqu'ils comptent des groupes importants (a, effectif réel en trait plein et effectif estimé en pointillés). Si la taille des groupes diminue proportionnellement à la taille de la population, alors les erreurs de comptage pourraient entraîner une sous-estimation systématique du déclin de la population (b). Figure modifiée d'après (Elphick 2008).

1.5.3 Utiliser des simulations

Le test ultime de toute méthode d'échantillonnage consiste à comparer l'estimation au nombre réel d'éléments dans la population. En écologie, cela est généralement impossible car la taille réelle de la population est en général inconnue, ce qui explique, bien sûr, le recours à l'échantillonnage. Par exemple, Jenkins & Manly (2008) ont constaté que leurs estimations de population se comparaient favorablement à des estimations approximatives antérieures, mais

ils n'avaient pas de point de référence ferme pour la comparaison. Bien que des estimations cohérentes provenant de différentes méthodes soient encourageantes, la confiance sera toujours limitée lorsqu'il existe une incertitude associée à chaque méthode utilisée (Newson et al. 2008). Des simulations peuvent toutefois donner un aperçu des biais des différentes méthodes.

Dans certains cas, la simulation peut impliquer des silhouettes physiques. Frederick et al. (2003), par exemple, ont construit un modèle d'une grande colonie d'échassiers où tout a été mis à l'échelle de façon à ce qu'une personne se tenant au-dessus des silhouettes ait une vue équivalente à celle d'un observateur effectuant un relevé (voir glossaire) depuis un avion. Ils ont ensuite comparé les estimations des observateurs avec la réalité et ont montré que leurs estimations étaient en moyenne inférieures de 29 % à l'effectif réel. Brook et al. (2008) ont adopté une approche similaire, simulant l'échantillonnage d'invertébrés en dispersant des quantités connues de petites billes en plastique dans des prairies de fauche et en déterminant comment le taux de récupération lors de l'échantillonnage par aspiration variait en fonction de la hauteur de la pelouse. Pearse et al. (2008) ont quant à eux réalisé une expérience grandeur nature en utilisant des leurres de canards comme substituts de canards vivants pour estimer le biais de détection associé aux suivis aérien sur les canards hivernant dans le Mississippi, aux États-Unis. Ils ont constaté que la détection des groupes de leurres était liée au type d'habitats (ouverts ou boisés), à la taille du groupe et à l'interaction de ces variables. Les observateurs qui ont détecté des groupes de leurres ont estimé des groupes qui représentaient en moyenne 78% des leurres réellement présents.

Les simulations informatiques sont souvent utilisées pour explorer des questions écologiques qui ne peuvent être facilement traitées de manière empirique, et pour faire des prédictions sur l'avenir (Borcard et al. 2011). De même, les simulations sont utiles pour évaluer les méthodes d'estimation car les vraies valeurs des paramètres peuvent être prédéfinies dans les données de test. Les simulations informatiques peuvent également être utilisées pour comparer les options d'échantillonnage (Gruber et al. 2008). Münzbergová et Ehrlén (2005) ont utilisé cette approche pour évaluer l'efficacité de différentes méthodes de collecte de données pour les modèles démographiques.

Malgré leurs nombreux avantages, ni les modèles informatiques ni les modèles physiques ne pourront jamais rendre compte de toute la complexité de l'échantillonnage réel. C'est le propre d'un modèle qui simplifie la réalité pour mieux comprendre et tester une hypothèse scientifique. Alldredge et ses collègues ont mis au point un système informatique de diffusion de chants d'oiseaux qu'ils peuvent utiliser pour tester les capacités des observateurs sur le terrain et pour déterminer les conséquences des erreurs des observateurs (Alldredge et

al., 2007, 2007b, 2007a). En utilisant ce système, ils ont estimé avec quelle précision les observateurs pouvaient localiser les oiseaux chanteurs (Alldredge et al., 2008b). Cet article va plus loin que la plupart des autres en simulant la réalité à laquelle sont confrontés les travailleurs sur le terrain. Malgré l'utilisation d'observateurs expérimentés et formés, ils ont constaté de nombreuses erreurs dans la cartographie des chants d'oiseaux simulés, ainsi qu'un taux élevé de double comptage. Encore plus troublant, après une analyse utilisant des méthodes de distance, leurs estimations de densité étaient ~70 % supérieures aux valeurs réelles. La variation considérable du degré de biais entre les espèces et entre les observateurs exclut toute correction simple de ces surestimations. Comme les auteurs connaissaient l'emplacement réel de chaque oiseau simulé, ils ont pu répéter leurs analyses en utilisant les distances correctes et analyser l'importance des différentes erreurs. Cela montre que le biais moyen tombe à ~5% lorsque les distances réelles sont utilisées, ce qui implique clairement que la mauvaise localisation des chants est le principal problème. La même étude a également révélé que des erreurs substantielles dans les estimations de taille de population persistent lorsque des méthodes à double observateur sont utilisées. L'erreur moyenne sur l'ensemble des expériences était faible, mais pour les tests individuels, elle allait d'estimations manquant un tiers des oiseaux, à celles surestimant de moitié. De plus, moins de la moitié des estimations incluaient la taille réelle de la population dans l'intervalle de confiance de 95 % (Alldredge et al., 2008b).

Cette partie 1.5 met l'accent sur l'importance de développer à la fois les méthodes et les protocoles de collecte de données sur le terrain puis d'analyse qui soient capables de mieux prendre en compte les biais inhérents aux données de comptage. Il est fondamental de comprendre l'effet de certains biais qui ont fait l'objet d'une étude limitée, comme le biais d'estimation d'effectifs des groupes d'organismes, pour améliorer les méthodes de comptage. Les erreurs à considérer dans le développement des méthodes de collecte de données et d'analyse doivent être fonction de l'objectif du suivi et des conditions rencontrées sur le terrain. Le propre d'un modèle étant de simplifier la réalité, il s'agit de sélectionner la ou les erreurs les plus importantes en fonction de la situation et d'utiliser le maximum d'informations disponibles pour estimer avec le plus de précision possible l'abondance des espèces et l'impact de variables environnementales sur son évolution spatiale ou temporelle ; par exemple via la combinaison de plusieurs sources de données selon une approche intégrée. Dans les travaux qui sont présentés dans cette thèse nous avons utilisé des simulations informatiques dans de nombreuses situations, notamment afin de caractériser de façon expérimentale la sous-estimation de plusieurs compteurs placés devant un écran d'ordinateur qui fait défiler des points représentant

des canards, afin de tester les limites d'application des modèles développés et leur pertinence à caractériser un phénomène, ou encore pour évaluer l'efficacité du distance sampling en simulant la répartition spatiale des canards en s'appuyant sur des données de comptage réelles.

1.6 Modèle d'étude : les canards hivernant en Camargue

1.6.1 La Camargue, un territoire singulier

La Camargue est la plus grande zone humide en France métropolitaine. Elle couvre l'ensemble du delta biogéographique du Rhône sur la rive Nord de la Méditerranée, s'étend sur plus de 170 000 ha et bénéficie du classement en Réserve de biosphère depuis 1977 (Figure 6).

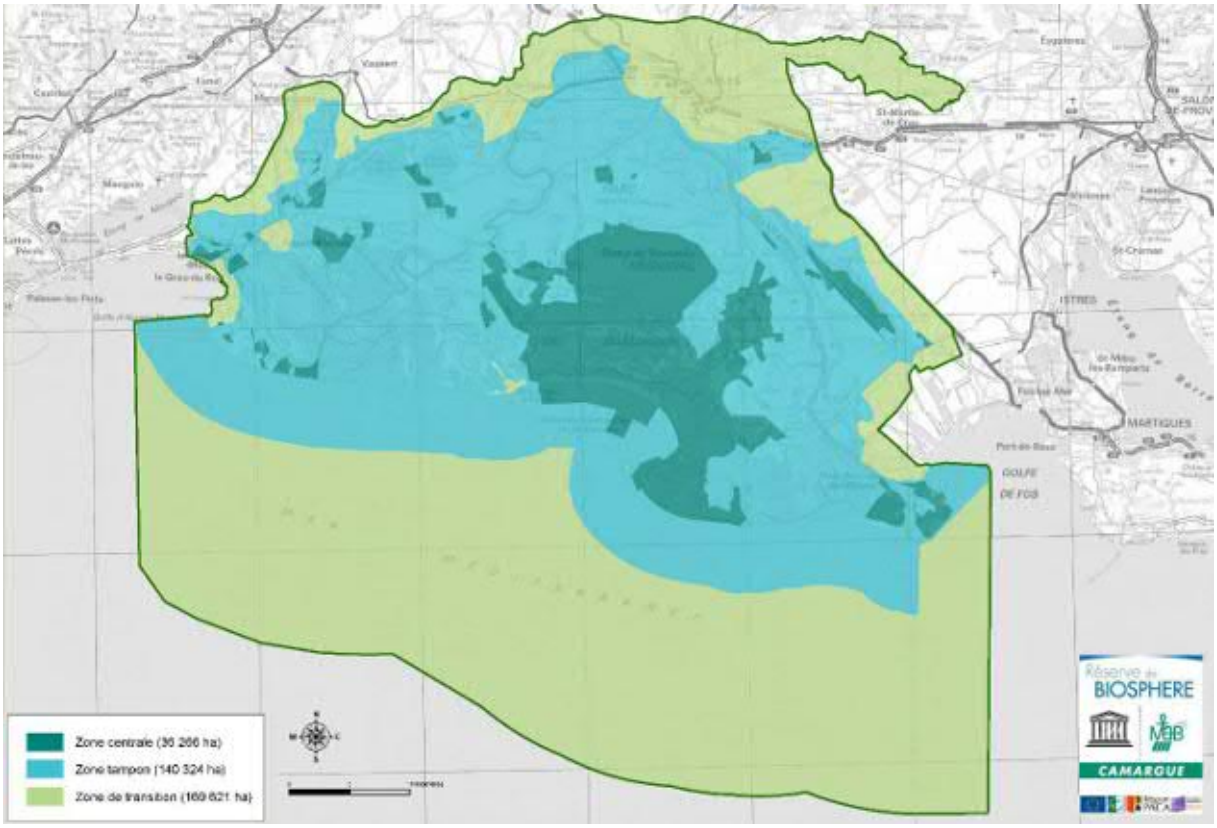


Figure 6 : Localisation et délimitation de la réserve de biosphère de Camargue en 2021. La zone tampon et la zone centrale en bleu clair et bleu foncé font plus de 170 000 ha. En vert clair est figurée la zone de transition. Source : Parc naturel régional de Camargue.

Le climat méditerranéen est une caractéristique forte de la région avec de très faibles précipitations en été et des pluies d'automne et d'hiver à forte variabilité interannuelle, allant de 250 à 1000 mm cumulés sur une année (Marazanof 1969). L'ensoleillement y est fort toute l'année avec des températures moyennes tempérées allant en moyenne de 4°C en janvier à 27°C en juillet (Marazanof 1969). La plus grande caractéristique du climat est sa variabilité : les écarts à la moyenne sont plus signifiants que les valeurs moyennes (Tamisier and Dehorter 1999). Ces températures et précipitations, couplées à un régime de vent presque permanent

(pendant plus de 80% du temps, mistral et vent de mer) occasionnent un fort déficit hydrique qui est compensé par des apports d'irrigation issus du Rhône, des entrées marines et des remontées des nappes phréatiques (Ullmann et al. 2007).

Le paysage camarguais peut se caractériser par une platitude liée à son origine géomorphologique, une étendue renforcée par une absence de relief et une monotonie dans les formes et couleurs. Cependant ces caractéristiques ne reflètent en rien la Camargue où diversité et variabilité sont les composantes essentielles (Blondel et al. 2013). La diversité repose sur trois caractéristiques (1) la topographie décroissante de la tête de Camargue (Arles à 4 mètres d'altitude) jusqu'à la mer, avec environ 20% de l'espace situé en-dessous du niveau de la mer, (2) la salinité des eaux et des sols globalement croissants du nord vers le sud, et (3) la nature des sols, à dominante sableuse vers l'ouest, limoneuse et argileuse vers l'est (Tamisier and Dehorter 1999). Ces trois gradients font que les milieux sont distribués sous la forme d'une mosaïque de paysages agricoles, de marais, de lagunes et d'étangs. La variabilité tient de l'effet du temps sur la diversité des paysages. Les fortes variations climatiques qui peuvent intervenir entre le jour et la nuit, d'un jour à l'autre ou entre les saisons engendrent des modifications importantes et rapides. Les écarts de température, d'ensoleillement ou d'hygrométrie peuvent être très grands et les milieux peuvent passer de submergés à faiblement inondés ou secs, ou encore de doux à saumâtres ou salés (Tamisier and Grillas 1994).

Pour s'affranchir des conditions naturelles, la Camargue a été fortement artificialisée. L'époque romaine est le début de la mise en culture du delta (Picon 2020). Elle se poursuit au Moyen-Âge avec une forte régression des boisements, la construction des premiers villages et le début de l'endiguement du fleuve (Picon 2020). Du XVIIe siècle au XIXe siècle l'aménagement du territoire s'accélère. Le Rhône est endigué sur la totalité de son cours au milieu du XIXe siècle, ce qui modifiera profondément sa dynamique (Picon 2020). Cet endiguement sera marqué par une forte extension des salins et des bourgs. La première moitié du XXe siècle voit la Camargue continuer à s'artificialiser avec une importante maitrise de l'eau (digues, canaux d'irrigation, etc.) (Dervieux 2005). L'après-guerre voit à la fois l'agriculture et les politiques de conservation du patrimoine paysager et naturel de la Camargue s'intensifier. Même si les niveaux d'eau et la salinité des étangs résultent en partie des précipitations et des entrées marines, la Camargue n'est plus alimentée en eau douce par les crues du Rhône mais principalement par pompage dans le fleuve puis écoulement d'une partie des eaux de drainage des bassins versants agricoles (riziculture depuis la moitié du XXème siècle principalement) dans les lagunes (Dervieux 2005).

Le fonctionnement des espaces en Camargue reflète donc les choix sociétaux en général, et les intérêts économiques en particulier. Les salins sont des bassins où l'eau de mer est concentrée en sel dissous jusqu'à cristallisation par la conjugaison du vent et du soleil, conduisant à la présence de milieux où la salinité dépasse largement celle de la mer. Ces exploitations se trouvent au sud de la Camargue à proximité immédiate de la Méditerranée. L'agriculture et en particulier l'élevage des célèbres taureaux noirs et chevaux blancs camarguais, ainsi que les cultures de riz, d'oléagineux, de fruits et du maraichage, est un secteur économique important en Camargue. Les activités agricoles sont principalement réparties sur la moitié nord de la Camargue et tout le long des deux bras du Rhône. Une partie de ce patrimoine naturel est géré, protégé et mis en valeur par plusieurs acteurs. On compte pas moins de neuf organismes de gestion d'espaces naturels protégés en Camargue, espaces qui se distinguent globalement par leurs caractères saumâtres à salés (salinité variable de 5 à 50 g/l). Le premier de ces espaces à avoir été créé est la Réserve naturelle nationale de Camargue en 1927, dont la gestion actuelle vise à retrouver ou conserver un fonctionnement naturel des écosystèmes en mettant en œuvre des programmes de suivis scientifiques tout en répondant à des attentes pédagogiques et culturelles.

Disposés en arc de cercle autour de la partie centrale du delta, des marais doux aménagés pour la chasse s'étalent sur plus de 50% de sa surface en zone humide. La Camargue est un espace de chasse important en France, notamment pour la chasse du gibier d'eau (Mondain-Monval and Girard 2000; Schricke 2000). Afin de réduire les contraintes naturelles (sel et assèchement estival), les territoires de chasse sont aujourd'hui souvent approvisionnés en eau douce par pompage dès juin/juillet, en vue de l'ouverture de la chasse au gibier d'eau en août. Cet approvisionnement permet de s'affranchir des conditions naturelles (assecs et salinisation durant l'été) et de fournir des conditions attractives aux anatidés et favorables à certains herbiers qu'ils consomment (Tamisier and Grillas 1994). La pêche, qu'elle soit de loisir ou professionnelle, constitue également un enjeux économique et sociétal important. Le tourisme et ses 5 millions de visiteurs (Picon 2020) constitue un autre secteur économique important dans le delta. Ce tourisme s'articule autour de la découverte du territoire camarguais, de ses traditions, son patrimoine naturel avec, entre autres, l'ornithologie. Les pratiques de gestion ayant cours sur le territoire ont des incidences significatives sur la physionomie des milieux naturels et sur leur fonctionnement écologique, notamment au plan hydrobiologique. Qu'elles soient mises en œuvre par les responsables d'aires protégées ou les propriétaires de domaines à vocation cynégétique, les pratiques de gestion des zones humides sont régulièrement controversées en Camargue (Mathevet et al. 2011; Picon 2020).

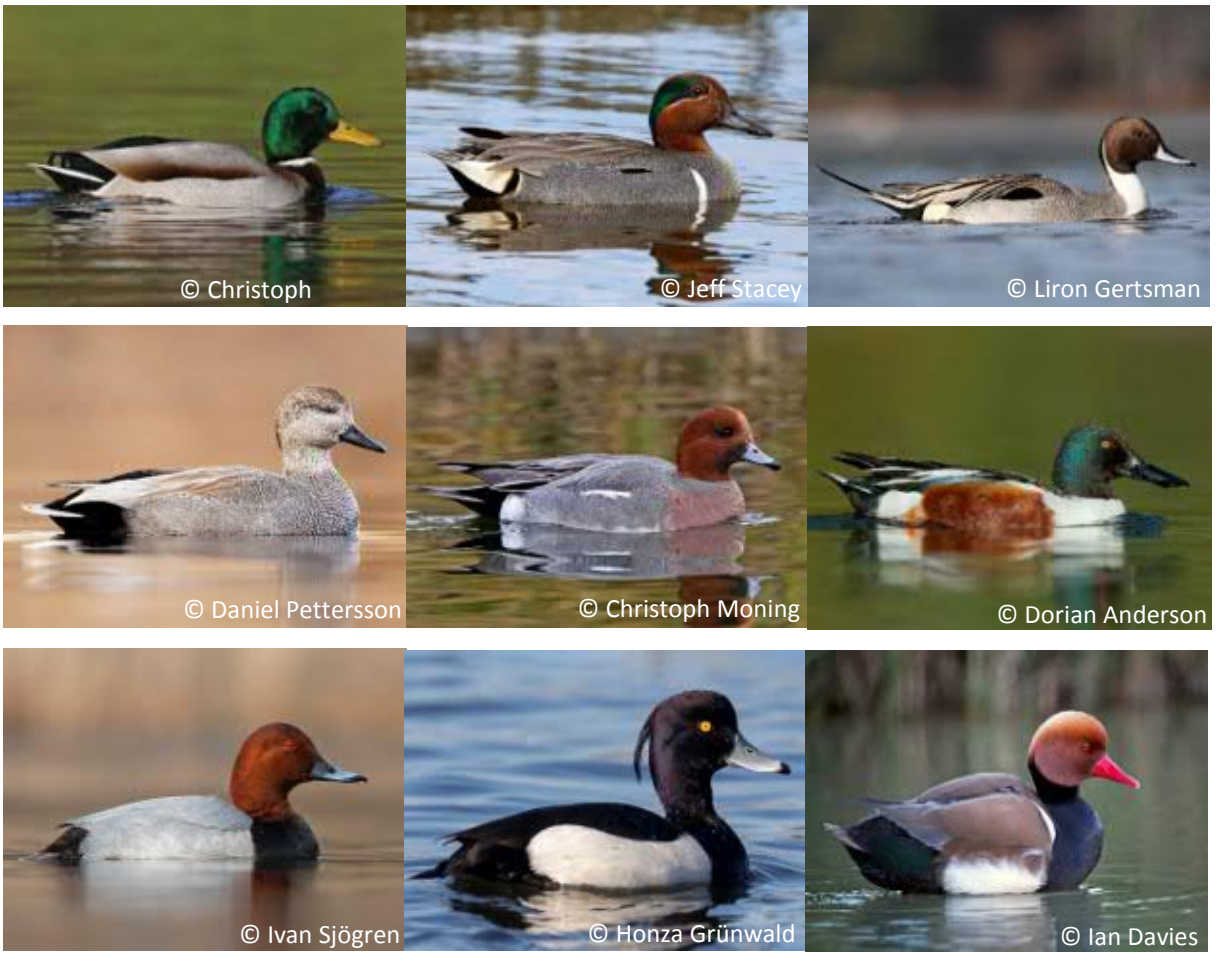
Au cours des 70 dernières années, l'espace camarguais a subi des modifications très profondes par suite de l'extension des espaces agricoles, saliniers et industriels (golfe de Fos). Les milieux de type étangs, marais, sansouïres et pelouses ont régressé avec de fortes pertes enregistrées au cours des années 50 et 60 (Tamisier and Grillas 1994). Actuellement, le delta est composé de plus de 60 000 ha de zones humides dont plus de 30 000 ha de zones protégées ; le reste de la superficie est constitué principalement de terres agricoles. A cette perte quantitative s'ajoute une perte qualitative. La plupart de ces milieux qui subsistent ont vu leur valeur biologique diminuer du fait des aménagements décrits plus haut (Tamisier and Grillas 1994; Tamisier and Dehorter 1999). Ces aménagements hydrauliques, associés principalement à l'activité cynégétique, banalisent les marais en leur faisant perdre leurs caractéristiques majeures (variabilité et imprévisibilité) par remplacement de la flore originale méditerranéenne par des communautés végétales moins diversifiées et plus typiques du climat océanique ou continental, en lien avec une inondation artificiellement prolongée.

Des conflits importants apparaissent donc entre les différents acteurs en ce qui concerne la gestion et l'orientation du territoire, en particulier autour de la question de l'eau, selon que le territoire est considéré comme le support d'une activité agricole, touristique, cynégétique, halieutique ou de protection de l'environnement. C'est vers ce territoire unique en France par son fonctionnement et sa diversité d'acteurs que chaque année des milliers d'oiseaux d'eau convergent pour passer l'hiver, pour se reproduire, ou en halte migratoire.

1.6.2 Une terre d'accueil pour les oiseaux d'eau

La Camargue est la zone humide la plus importante en France pour les oiseaux d'eau migrateur et hivernant (227 240 individus comptés en janvier 2020, Schmaltz et al. 2020). Grâce à la multiplicité et la variabilité de ses habitats, elle est utilisée à toutes les époques du cycle annuel des oiseaux : période de reproduction (printemps - été), période de migration (automne et fin d'hiver) et période d'hivernage (juillet à mars). Au total 113 espèces d'oiseaux d'eau exploitent la Camargue à une période ou l'autre de l'année (Kayser et al. 2003, 2008). Les familles les mieux représentés sont les Anatidés (cygnes, oies et canards) et les Rallidés (foulques, poules d'eau, râles d'eau) en hiver, les Laridés (mouettes, sternes et goélands), les Ardéidés (hérons et aigrettes) et les flamants au printemps, et les limicoles aux migrations. En hiver, il est possible d'observer sur les marais et les étangs, au moins 12 espèces de la famille des *Anatidae* et une espèce de la famille des *Rallidae* parmi tant d'autres (Tableau 1). Parmi ces oiseaux, les canards représentent un ensemble de 36 espèces vues au moins une fois au cours des 70 dernières années. 9 espèces y sont régulièrement et abondamment représentées

depuis les années 60 : Canard colvert (*Anas platyrhynchos*), Sarcelle d'hiver (*Anas crecca*), Canard pilet (*Anas acuta*), Canard chipeau (*Mareca strepera*), Canard siffleur (*Mareca penelope*), Canard souchet (*Spatula clypeata*), Fuligule milouin (*Aythya ferina*), Fuligule morillon (*Aythya fuligula*) et Nette rousse (*Netta rufina*) (Voir photographies).



Photographies : De haut en bas et de gauche à droite, des mâles de Canard colvert, Sarcelle d'hiver, Canard pilet, Canard chipeau, Canard siffleur, Canard souchet, Fuligule milouin, Fuligule morillon et Nette rousse.

La Camargue accueille chaque hiver une part importante des effectifs nationaux d'oiseaux d'eau (Schmaltz et al. 2020). Plus particulièrement, la Camargue est d'importance internationale pour l'hivernage et la conservation de six espèces de canards (critères 6 de la convention de Ramsar) (Schmaltz et al. 2020).

Espèce		Tendances estimées				Statut IUCN Europe
Nom latin	**Nom vernaculaire**	**Européen et méditerranéen**	**France long terme**	**France court terme**	**Camargue (Importance nationale)**	
Anas acuta (Linnaeus, 1758) •	Canard pilet	~	=	=	+ (1)	LC
Anas crecca (Linnaeus, 1758) •	Sarcelle d'hiver	+	+	=	- (1)	LC
Anas platyrhynchos (Linnaeus, 1758) •	Canard colvert	=	+	-	- (1)	LC
Anser anser (Linnaeus, 1758) •	Oie cendrée	+	+	-	~ (2)	LC
Aythya ferina (Linnaeus, 1758) •	Fuligule milouin	-	-	-	- (>10)	VU
Aythya fuligula (Linnaeus, 1758) •	Fuligule morillon	-	-	-	- (>10)	LC
Cygnus columbianus bewickii (Yarrel, 1830)	Cygne de Bewick	-	+	=	= (2)	EN
Cygnus olor (Gmelin, 1803)	Cygne tuberculé	+/=	+	+	+ (1)	LC
Mareca penelope (Linnaeus, 1758) •	Canard siffleur	-	=	-	= (1)	LC
Mareca strepera (Linnaeus, 1758) •	Canard chipeau	+	+	=	= (1)	LC
Netta rufina (Pallas, 1773) •	Nette rousse	+	+	+	= (1)	LC
Spatula clypeata (Linnaeus, 1758) •	Canard souchet	=/~	+	+	+ (1)	LC
Fulica atra (Linnaeus, 1758) •	Foulque macroule	=/-	+	-	= (1)	NT

Tableau 1: Présentation des tendances observées à différentes échelles pour douze espèces d'Anatidés et une espèce de Rallidé hivernant en Camargue. Les tendances paléarctiques occidentales sont évaluées de 1980 à 2018, en France sur le long terme de 1980 à 2020 et sur le court terme de 2009 à 2020 (Schmaltz et al. 2020). Les tendances en Camargue sont calculées de 2000 à 2020 (Dulac et al. 2021). + : augmentation des effectifs. = : effectifs stables. - : effectifs en diminution. ~ : effectifs fluctuants. Pour la Camargue, le chiffre entre parenthèses donne son classement national en termes d'effectif accueilli en janvier 2016 (>10 veut dire hors du top 10). Les espèces dont le nom latin est marqué d'un « • » sont des espèces chassables en France.

Les tendances des effectifs en Camargue ne sont pas en adéquation avec les tendances nationales pour le Canard pilet, la Sarcelle d'hiver, l'Oie cendrée, le Canard siffleur, la Nette rousse et la Foulque macroule (Tableau 1). Ces différences peuvent s'expliquer pour certaines

espèces par la présence de la Camargue dans une voie de migration différente de celle à laquelle appartiennent les espèces présentes sur la côte atlantique française et par une baisse des arrivées de migrateurs en conséquence d'un déplacement des aires d'hivernage plus au nord, en lien avec le réchauffement climatique (cas du canard colvert, Guillemain et al., 2015). Ce constat est cependant à nuancer pour les canards Siffleurs et les canards Pilets, dont les baisses des effectifs nationaux et européens sont en contradiction avec les tendances stables et en augmentation en Camargue. En pratique il est difficile d'appliquer les tendances globales à l'évolution des effectifs dans une zone donnée, tant les conditions environnementales locales peuvent affecter l'abondance à petite échelle chez ces espèces.

Les estimations d'abondance vraie (par exemple corrigées de l'imperfection de détectabilité) peuvent varier selon les sites ou les périodes d'échantillonnage en raison de multiples processus écologiques, notamment les variations climatiques, les gradients saisonniers ou environnementaux, la dynamique des métapopulations, les interactions entre espèces et la densité-dépendance. Identifier ces processus et comprendre leur importance relative est un objectif commun des programmes de recherche (voir partie 1.2).

Les processus déterminant l'abondance des canards hivernant sont multifactoriels et peuvent effectivement agir à différentes échelles spatiales (à l'échelle de la Camargue ou d'un marais/étang). Les variations d'effectifs totaux en Camargue peuvent s'expliquer par des paramètres propres au territoire, en plus de l'abondance globale à l'échelle de la voie de migration. Les variables environnementales telles que les conditions météorologiques en Camargue ou dans le reste de l'Europe, ou encore les changements climatiques globaux peuvent expliquer les tendances observées (Guillemain et al. 2013). Alain Tamisier a montré que l'espace disponible en Camargue semble démesurément grand avec des densités d'oiseaux 10 à 16 fois plus faibles que dans d'autres grands quartiers d'hiver, et en a conclu que la ressource alimentaire n'est pas pleinement exploitée et que la Camargue pourrait accueillir plus d'oiseaux sur ce seul critère (Tamisier and Dehorter 1999).

De la même manière certaines variables locales comme les modes de gestion des habitats, les fonctionnalités de l'habitat disponible, la pression de chasse et le prélèvement associé ou encore l'impact des autres activités humaines telles que le tourisme ou l'agriculture peuvent influencer l'évolution des effectifs de canards à l'échelle d'un marais ou d'un étang (Baldassarre and Bolen 1984; Weller and Batt 1988; Tamisier and Dehorter 1999; Brochet et al. 2009; Davis et al. 2014). Alain Tamisier a montré qu'en journée les canards et foulques hivernant ne sont pas dispersés sur tout l'espace mais au contraire fortement concentrés sur quelques sites (Tamisier 1976; Tamisier and Tamisier 1981). Les sites sont sélectionnés en

fonction de leur statut (chasse ou réserve) et de leur salinité (doux ou salé). Les densités de canards sont huit fois plus grandes dans les réserves d'eau douce et quatre fois plus dans les réserves d'eau salée de Camargue que dans les chasses environnantes (milieu doux).

Deux notions de vocabulaire sont importantes concernant la répartition des Anatidés et de la Foulque macroule : la remise diurne et les gagnages nocturnes. La remise est une surface en eau généralement étendue et dégagée, utilisée par les oiseaux d'eau de jour pour des activités dites de confort : repos, toilette, nage, etc. Le temps alloué à l'alimentation sur cette remise est généralement faible, aux alentours d'un quart de la journée voire moins. Les gagnages sont quant à eux des surfaces en eau principalement utilisées pour s'alimenter la nuit, souvent plus petites, moins profondes et plus végétalisées. Le temps alloué à l'alimentation est ici d'environ 80 % du temps passé sur les sites (Tamisier 1972; Campredon 1981; Allouche 1988). Concernant l'utilisation des remises et des gagnages pour la Foulque macroule et les Cygnes, la temporalité est inversée par rapport aux canards. Leur alimentation est principalement diurne et les activités dites de confort se font la nuit. Les canards passent des remises aux gagnages par des vols crépusculaires : remise et gagnages sont différenciés spatialement (Tamisier and Tamisier 1981; Johnson et al. 2014). L'ensemble constitué d'une remise et d'un ou plusieurs gagnages est appelé unité fonctionnelle, qui permet à une population donnée de satisfaire ses divers besoins (Tamisier and Tamisier 1981; Tamisier and Dehorter 1999). Les études menées sur le déplacement des canards évaluent la localisation des gagnages dans un rayon de 5 km d'une remise (Guillemain et al. 2008; Johnson et al. 2014). Elles montrent également une forte fidélité des individus à leur remise, leurs gagnages et aux trajets empruntés pour se rendre de l'un à l'autre (Tamisier and Tamisier 1981; Guillemain et al. 2002a, 2010).

En ce qui concerne les remises en Camargue, des travaux préalables ont montré l'importance de la superficie en eau, de la salinité et de la présence d'espaces protégés sur la répartition spatiale diurne des Anatidés migrateurs et de la Foulque macroule (Tamisier and Pradel 1992; Brochet et al. 2009). Les effectifs des populations seront souvent plus élevés sur de grands plans d'eau, alors que la salinité et le dérangement par la chasse semblent avoir un effet négatif sur la plupart de ces effectifs. Enfin, la hauteur d'eau d'un site influe également sur son utilisation pour certaines espèces, que ce soit pour les remises ou les gagnages (Green and Robins 1993; Guillemain 2000; Brochet et al. 2009). Des niveaux d'eau trop élevés peuvent en effet limiter la capacité d'alimentation de la plupart des espèces qui ne plongent pas et ne peuvent atteindre la ressource trophique (Clausen 2000; Guillemain et al. 2002b). Comme expliqué dans le paragraphe précédent, les canards passent une partie minime de leur journée à s'alimenter. Bien que minoritaire en termes de durée, cette phase alimentaire est cependant

nécessaire en particulier lors de leur arrivée entre août et octobre et à la fin de leur séjour en février et mars (Arzel et al. 2007). Ces alimentations diurnes s'expliquent par l'augmentation des besoins en nourriture pour compenser les fortes pertes énergétiques conséquentes à la migration d'arrivée ou pour préparer celle de départ (Tamisier et al. 1995; Guillemain et al. 2005; Arzel et al. 2007). Ceci est particulièrement vrai pour les espèces herbivores qui ont besoin d'ingurgiter une plus grande quantité de nourriture pour absorber autant d'énergie que des espèces granivores, et réclament donc des durées d'alimentation plus longues par 24h (Van Eerden 1998).

Un gagnage, lieu d'alimentation, est attractif en fonction de trois critères : la qualité, la quantité et l'accessibilité de la ressource alimentaire (Smith et al. 1989). Pour les anatidés, la qualité alimentaire des gagnages est directement liée au type d'habitat de ces derniers et aux espèces de plantes hygrophiles qui s'y développent. L'étude des habitats utilisés par les oiseaux pour s'alimenter peut se faire indirectement par l'observation du bol alimentaire des individus prélevés à la chasse (Pirot et al. 1984; Mouronval et al. 2014). Il en ressort que les milieux doux (moins de 5 g.L-1 de sel) sont très utilisés par une majorité des espèces de canards tout au long de la saison en Camargue. C'est particulièrement vrai en début de saison pour les marais de chasse maintenus artificiellement en eau toute l'année afin de favoriser une forte biomasse végétale. Une partie des individus changent de gagnages vers octobre lorsque les milieux naturels (sansouïres, scirpaies, etc.) sont de nouveaux accessibles grâce aux pluies automnales qui les inondent (Pirot et al. 1984). Pour l'Oie cendrée, avec une alimentation exclusive de Scirpe maritime (*Bolboschoenus maritimus*) (Mouronval et al. 2014), la scirpaie est le seul habitat constituant un gagnage en Camargue (Desnouhes et al. 2007). Les milieux cultivés, principalement les rizières, sont très exploités par les espèces granivores (Sarcelle d'hiver, Canard colvert, Canard pilet) en début d'hiver après la moisson, s'ils sont inondés (Pernollet et al. 2017). Enfin, les milieux saumâtres (une salinité comprise entre 5 et 15 g.L-1) sont utilisés par quelques espèces : les canards siffleur, silet et souchet ainsi que le Fuligule milouin, les deux dernières espèces étant zoophage et omnivore, respectivement. La biomasse de ressources alimentaires disponibles sur un gagnage dépend de la salinité, de la durée d'assec et la date de mise en eau. L'augmentation de la biomasse végétale dans une étendue d'eau est effective au bout d'un à deux mois d'inondation du milieu. La date de mise en eau, en plus de jouer sur la composition spécifique de la végétation immergée, va donc également jouer sur l'abondance des ressources alimentaires disponibles, avec une décroissance de cette dernière au fur et à mesure que la date de mise en eau est avancée dans la saison (Grillas and Battedou 1998; Grillas et al. 2004). La salinité, au moins sur les milieux les plus doux, va quant à elle avoir un effet

sur la biomasse produite et l'effort reproducteur selon l'espèce végétale concernée. D'autres paramètres influencent négativement la biomasse de la végétation dans les étangs, comme la présence de résidus de produits chimiques ou les traces de métaux lourds (Espel et al. 2019). Enfin, la fluctuation des hauteurs d'eau, en plus d'influencer l'accessibilité physique à la ressource alimentaire pour de nombreuses espèces, impacte également le développement de la végétation subaquatique (Grillas 1992).

L'abondance et la répartition du peuplement d'oiseau d'eau sont donc directement liés à la gestion de l'eau, et constituent un enjeu tant en termes de conservation que de chasse, ce qui a justifié la mise en place de suivis réguliers de ce peuplement depuis plusieurs décennies dans le delta.

1.6.3 Les comptages

L'objectif des dénombrements d'oiseaux d'eau en Camargue est d'estimer une taille absolue des populations par des dénombrements dits exhaustif (qui ne le sont pas en réalité, voir partie 1.3.). Ils s'appliquent sur des espèces diurnes facilement détectables, lorsque l'espace géographique est relativement limité et que tous les sites utilisés par la ou les espèces à dénombrer sont visités. Le principe du dénombrement est calé sur deux caractéristiques hivernales des canards : ils sont grégaires et ils utilisent des sites de regroupement diurnes qui sont traditionnels.

Les comptages sont réalisés en Camargue par deux méthodes, aérienne et terrestre. Sur une sélection de sites, les deux techniques sont pratiquées simultanément ou à quelques jours d'intervalle. Sur la majorité des sites, cependant, seuls les comptages aériens sont réalisés. Les comptages terrestres et aériens ont en commun l'évaluation numérique des groupes par l'estimation du nombre d'individus dans chaque groupe.

Les dénombrements réalisés dans les années 1960 et début des années 1970 en Camargue ont été faits au sol par plusieurs équipes réparties chacune sur un secteur propre, l'ensemble des secteurs couvrant la quasi-totalité de la Camargue. Des difficultés diverses sont apparues : lourdeur de l'organisation, inaccessibilité de certains sites, déterminations spécifiques impossibles à cause de la distance sur les plus grands sites, manque de simultanéité des observations étalées sur toute la journée et grande sensibilité aux conditions climatiques. L'usage de l'avion a donc été rapidement envisagé. Actuellement, les comptages terrestres concernent 17 sites distincts, répartis sur l'ensemble de la Camargue. Ces dénombrements ont lieu autour du 15 de chaque mois de septembre à mars. Sur certains sites les dénombrements sont réalisés depuis moins de cinq ans ; sur d'autres depuis plus de trente. Onze structures

gestionnaires d'espaces naturels participent à ces comptages. En général, ces suivis concernent toutes les espèces d'oiseaux d'eau présentes sur les sites (pas seulement les anatidés et les foulques). Ils sont habituellement plus exhaustifs que les comptages aériens (Figure 7).

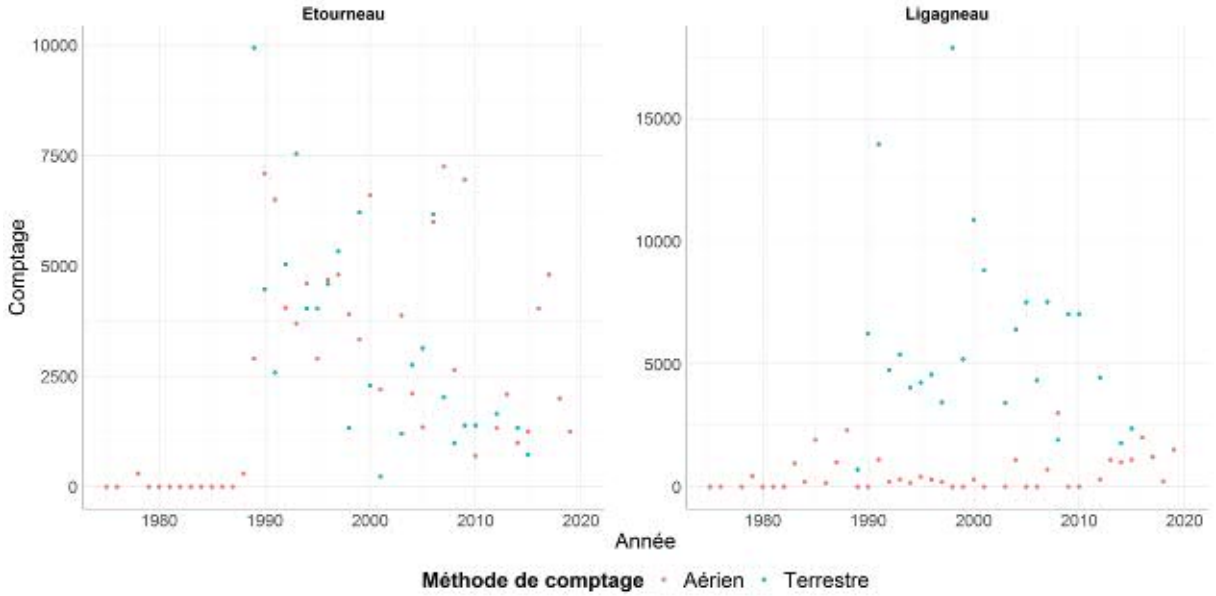


Figure 7 : Comptages de sarcelles d'hiver réalisés sur les deux sites des Marais du Vigueirat en Camargue. Les comptages terrestres (en bleu) sont en règle générale en Camargue plus exhaustifs que les comptages aériens (en rouge), comme sur le site du Ligagneau.

Les premiers dénombrements aériens des anatidés hivernant en Camargue furent initiés par Luc Hoffmann en 1955, avec pour objectif de les poursuivre sur le long terme afin d'analyser les tendances démographiques. En pratique les suivis réguliers ont commencé en 1964. Sur la base d'un protocole standardisé, ces dénombrements sont réalisés autour du 15 de chaque mois, de septembre à mars. Une des forces de ce jeu de données est que seulement 3 observateurs se sont succédés depuis le début des suivis. Ils ont été réalisés par Alain Tamisier, chercheur au CNRS, à partir de 1964 et jusqu'en 2002. Entre 2004 et 2013, c'est Michel Gauthier-Clerc, chercheur à la Tour du Valat, qui a effectué les suivis. Entre janvier 2014 et 2021, les survols ont été assuré par Jean-Baptiste Mouronval, préalablement à l'ONCFS et actuellement chargé de mission au Syndicat Mixte de la Camargue Gardoise (SMCG). L'observateur est assis à la droite du pilote. C'est lui qui guide le pilote d'un site à l'autre, mais aussi au-dessus de chaque site que l'avion enroule dans le sens des aiguilles d'une montre en restant à la verticale de la ligne de rivage que l'observateur peut toujours voir (exemple de trajet aérien : Figure 8.A.). Les oiseaux s'envolent au passage de l'avion ce qui permet leur identification spécifique et leur comptage (enregistrement sur magnétophone), plus aisé en vol pour les canards de surface. Le passage sur un site dure une à cinq minutes, le dérangement concerne tous les oiseaux pendant une durée moyenne d'une minute. Les canards de surface

vont plutôt s'envoler alors que les canards plongeurs vont rester sur l'eau (la détermination spécifique des canards plongeurs peut se faire lorsqu'ils sont posés sur l'eau). Le dénombrement total de la Camargue dure 4 à 6 heures.

Dès les premiers dénombrements, le plus grand nombre d'étangs et marais connus pour abriter occasionnellement ou régulièrement des oiseaux d'eau ont été systématiquement visités. Au fur et à mesure des connaissances certains sites ont été abandonnés, d'autres ajoutés, l'objectif étant de couvrir autant que possible tous les sites accueillant des oiseaux d'eau la journée afin que le dénombrement reste de type exhaustif. La Camargue a été découpée en polygones (= sites) et à chaque polygone est associé un comptage pour une date donnée. Ces polygones correspondent à des délimitations visuelles d'ensembles de masses d'eau cohérentes et permettent de localiser les effectifs dénombrés lors des suivis. Certains des polygones des dénombrements aériens ont été redécoupés en subdivisions selon les observateurs. Afin de travailler avec toutes les données disponibles, les subdivisions de certains observateurs ont été refusionnées en un seul site et leurs effectifs sommés afin d'obtenir des sites d'étude stables dans le temps pour le présent travail. Actuellement 130 polygones sont dénombrés, dont les surfaces varient de 8 ha pour Mon canard (site situé sur le domaine de la Tour du Valat) à 1 885 ha pour les Impériaux (site situé à proximité de la Réserve naturelle nationale de Camargue, et géré par le Conseil départemental des Bouches du Rhône) (Figure 8. B.).

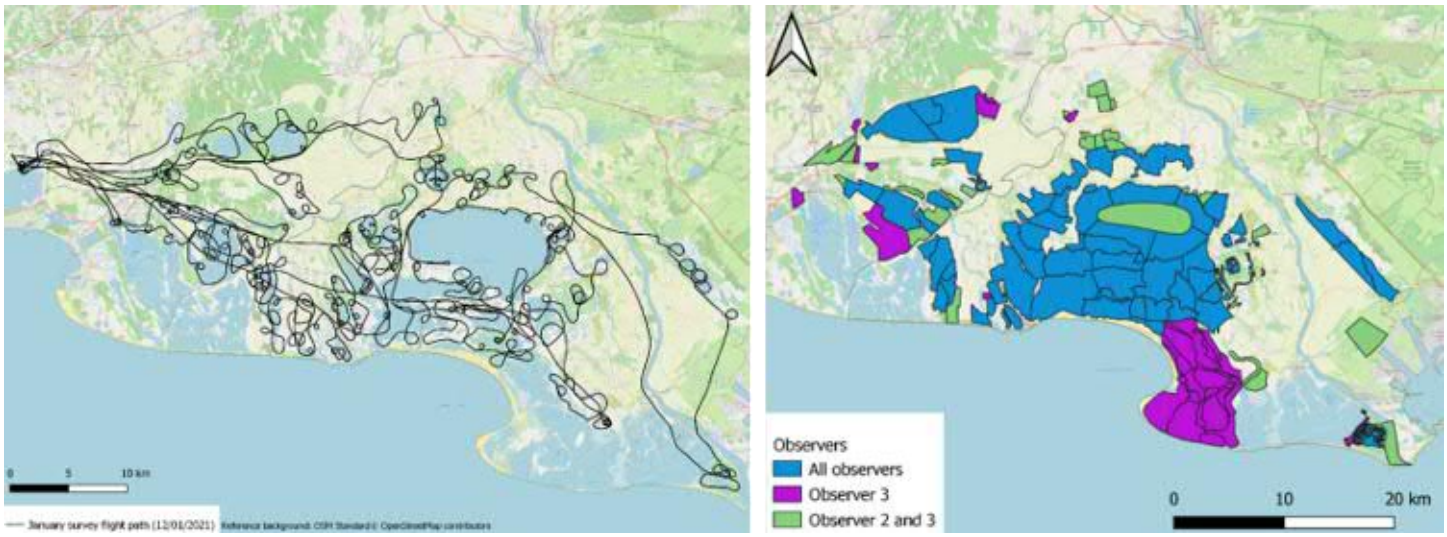


Figure 8. A. Exemple de trajet aérien effectué en janvier 2021. B. Localisation et délimitation des 130 sites de comptage (= polygones). Les sites en bleu ont été comptés depuis le début du suivi. Les sites en vert et en violet ont été comptés depuis 2004 et 2014, respectivement.

Les données de comptage des oiseaux d'eau hivernant font l'objet d'une diffusion mensuelle auprès des acteurs locaux, dans le but d'informer et de répondre aux questionnements des gestionnaires d'espaces naturels, des chasseurs et autres acteurs du territoire intéressés par

le suivi des populations d'oiseaux d'eau. Le dénombrement de mi-janvier est réalisé dans le cadre du suivi international des peuplements d'oiseaux d'eau coordonné par Wetlands International (Delany 2010). Les données de comptage suggèrent que la distribution et l'abondance des canards hivernant ont évolué en parallèle aux pratiques de chasse et de gestion des marais (Brochet et al. 2009). Peu d'études récentes ont cependant été réalisées pour comprendre comment ces évolutions sont liées.

Comme indiqué au début de cette section, la Camargue joue un rôle d'importance nationale et internationale pour la conservation de nombreuses espèces oiseaux d'eau. Cette importance est d'autant plus marquée qu'elle rassemble divers acteurs associés à des pratiques de gestion tout autant diverses. En effet, l'avifaune aquatique, notamment les anatidés, constitue à la fois un enjeu de conservation biologique très fort, un enjeu économique lié au tourisme, en particulier ornithologique, ainsi qu'au développement de chasses commerciales au gibier d'eau au sein des grandes propriétés, et un enjeu social au travers des chasses populaires des domaines communaux. Les jeux de données disponibles sont uniques en France par leurs couvertures spatiales et temporelles, et le caractère grégaire des espèces suivies nous a permis de tester différentes hypothèses relatives aux méthodes de comptage et à leurs limites actuelles, afin d'en augmenter la validité et la précision. En effet, les comptages sont souvent remis en cause, d'où l'importance de connaitre leurs limites, leur biais et leur précision. Cette connaissance sera utilisée pour mieux comprendre l'évolution de la distribution spatio-temporelle des canards hivernant en Camargue, et tester différentes hypothèses quant à l'influence des modes de gestion.

1.7 Objectifs et structure de la thèse

L'objectif de la thèse est de mieux comprendre l'influence des erreurs associées aux données de comptage, pour les prendre en compte dans l'évaluation de la dynamique spatio-temporelle de la faune sauvage. Je me suis focalisé sur deux types d'erreurs qui peuvent particulièrement influencer notre compréhension de la dynamique de population d'espèces grégaires : (1) l'erreur d'estimation des groupes et (2) la probabilité de détection.

Le modèle d'étude retenu est constitué des anatidés hivernant en Camargue. Outre les objectifs théoriques décrits ci-dessus, les résultats obtenus en termes de compréhension des méthodes de comptage, de l'écologie des anatidés et de réflexion sur l'évolution des pratiques de gestion des zones humides pourront être mobilisés à l'échelle nationale et internationale pour mieux gérer ces espèces et leurs habitats.

La première section de la thèse vise à mieux **comprendre le processus d'observation qui génère les données de comptage**. Cette recherche méthodologique porte sur l'amélioration de la collecte des données afin de réduire les erreurs ou d'accroître la précision (article 1 et 3), ou sur le développement de méthodes statistiques capables de prendre en compte les erreurs ou l'incertitude des données collectées (article 2) (voir partie 1.5. Importance de la prise en compte des erreurs de comptage). Les résultats de cette section constituent une première étape essentielle pour comprendre la dynamique des populations de la faune sauvage (aspects écologiques des changements d'abondance dans l'espace et dans le temps). Cette section est constituée de trois articles.

Dans le premier article nous nous sommes focalisés sur l'**erreur d'estimation des groupes d'individus afin de mieux comprendre comment cette erreur peut affecter les inférences sur l'abondance**. En effet, cette erreur a fait l'objet d'études de cas isolées bien que le problème soit débattu depuis de nombreuses années (voir partie 1.5.2. Améliorer l'inférence). Plus précisément, nous explorons l'impact du biais d'estimation de la taille des groupes sur i) la longueur minimale des séries chronologiques nécessaire pour détecter des tendances significatives et, ii) la capacité à estimer avec exactitude (biais et précision) la tendance d'évolution des effectifs selon plusieurs scénarios de changement d'observateurs dans le temps et dans l'espace. Les différences considérables dans les capacités des observateurs à estimer les tailles des groupes sont en effet un facteur potentiellement important à considérer (voir partie 1.4. Erreurs associées aux comptages). Cet article s'appuie sur un exercice de simulation (voir partie 1.5.3. Utiliser des simulations), et ses résultats sont valides pour toute espèce grégaire dont on voudrait évaluer les tendances d'effectifs au cours du temps.

Dans le second article, nous avons développé un **modèle Espace-Etat combinant deux sources de données de comptage**. Cette approche s'inscrit dans les outils de modélisation qui ont récemment émergé en écologie qui visent à combiner et intégrer différentes sources de données pour améliorer, entre autres, les estimations d'abondance (voir partie 1.5.2. Améliorer l'inférence). Nous avons estimé une probabilité conditionnelle de détection tout en prenant en compte les surestimations (double comptage, erreur d'identification d'espèces) importantes qui peuvent se dérouler dans le cadre de comptages d'espèces grégaires. Cette approche de portée générale permet d'utiliser le maximum d'information disponible pour estimer avec plus de fiabilité l'abondance d'une population lorsqu'une optimisation du protocole et/ou un changement de méthode de comptage est difficile à mettre en place sur le terrain. Elle est ici

appliquée pour évaluer les effectifs d'oiseaux d'eau hivernant en Camargue, où des comptages terrestres et aériens sont effectués depuis des décennies.

Sur la base de ce qui précède, et dans l'idée d'**optimiser les processus de comptage**, nous étudions dans le troisième article, par le biais de simulations (voir partie 1.5.3. Utiliser des simulations), la pertinence de la mise en place d'un comptage aérien en suivant un protocole d'échantillonnage par distance de détection afin de prendre en compte la probabilité de détection d'espèces grégaires et plus globalement de faire évoluer le système actuel de comptage aérien des oiseaux d'eau (voir partie 1.5.2. Améliorer l'inférence). En effet, il est plus difficile de procéder à un échantillonnage statistiquement valable d'une espèce à répartition groupée que dispersée, en raison de la plus grande variabilité de l'abondance dans les échantillons. C'est le cas des suivis d'espèces nicheuses coloniales, des anatidés en période hivernale, ou encore des limicoles des terres agricoles qui font l'objet de comptages d'écoute, de comptages au sol, de comptages à l'envol ou sur zones d'alimentations et dortoir. L'objectif est d'**évaluer si l'hétérogénéité spatiale dans la taille des groupes diminue trop fortement la précision des estimations d'abondance par échantillonnage par distance de détection**.

Sur la base de cette première section très fondamentale et analytique, la seconde section de cette thèse vise à mieux **comprendre les mécanismes écologiques d'évolution temporels et spatiaux de l'abondance de la Sarcelle d'hiver dans le delta**. Cette section est composée de deux articles.

Dans le quatrième article, notre premier objectif est de déterminer l'**importance relative des paramètres physico-chimiques, trophiques et anthropiques (5 variables locales) dans la détermination de l'emplacement des remises de la Sarcelle d'hiver** dans le delta, et la manière selon laquelle la distribution locale des oiseaux a pu varier au cours des dernières décennies. La répartition du peuplement d'oiseau d'eau est directement liée à la gestion de l'eau, et constitue un enjeu tant en termes de conservation que de chasse (voir partie 1.6.2. Une terre d'accueil pour les oiseaux d'eau). L'objectif est donc de mieux **comprendre l'impact des changements de gestion** sur l'évolution de la répartition de la Sarcelle d'hiver en Camargue. Pour cela nous avons estimé un indice d'abondance corrigé d'une probabilité de détection conditionnelle (estimé dans l'Article 2**).**

Dans le cinquième article, l'objectif est de **tester l'hypothèse selon laquelle la fermeture de la chasse au début de la période de migration prénuptiale permet une utilisation accrue de la Camargue** comme halte migratoire en préparation de la saison de reproduction à venir.

Dans ce chapitre les données de comptage à long terme de sarcelle d'hiver sont mobilisées au regard des profonds changements dans les dates de fermeture de la chasse en Camargue au cours des 4 dernières décennies.

2 Première section : méthode de comptage et analyse des données

Les résultats des trois articles de cette section, utilisant des données expérimentales et/ou de simulations, permettent d'améliorer la compréhension des méthodes de comptage d'espèces grégaires et peuvent être utilisés pour mieux gérer les espèces et leurs habitats, que ce soit par la prise en compte des erreurs de comptage lors de l'analyse statistique et/ou lors de l'établissement des protocoles de comptage (voir l'encadré 1). Cette section constitue une première étape essentielle pour comprendre la dynamique des populations de la faune sauvage et interpréter avec plus de fiabilité les aspects écologiques des changements d'abondance dans l'espace et dans le temps.

Dans l'**Article 1**, nous cherchons à comprendre l'impact des changements d'observateurs (inhérents aux suivis sur le long terme), en tenant compte de l'erreur d'estimation de la taille des groupes, sur la longueur minimale des séries temporelles nécessaire pour détecter des tendances significatives d'abondance. Cette étude combine des données expérimentales d'estimation de la taille des groupes et des simulations de différents scénarios de changements d'observateurs dans l'espace et dans le temps. Nous avons évalué l'effet des changements d'observateurs sur l'exactitude (biais et précision) des tendances estimées compte tenu de l'erreur d'estimation de la taille des groupes. Notre hypothèse était que les changements d'observateurs réduisent la confiance dans les estimations de tendance. Cette étude montre qu'il est important de considérer et minimiser les changements d'observateurs dans le temps lorsque l'on souhaite interpréter une tendance populationnelle d'une espèce grégaire. Les changements successifs d'observateurs au fil du temps augmentent en effet le nombre d'années de suivi nécessaires pour détecter une tendance, et réduisent notre capacité à estimer avec précision la tendance. Par exemple, avec un suivi de 10 années il est globalement impossible de détecter la tendance d'une espèce grégaire en déclin (catégorie IUCN), soit de 3.9 % par an, lorsque des changements d'observateurs se produisent tous les 5 ans. De plus, nos simulations montrent que pour tous les scénarios testés dans cette étude, les observateurs ont très peu réussi à détecter la valeur théorique des tendances populationnelles, quelle que soit la pente de la tendance testée et le nombre d'années de suivi. Les critères de liste rouge de l'IUCN considèrent par exemple qu'une population est Vulnérable lorsque ses effectifs diminuent de plus de 50 % en 10 ans ou 3 générations et que les causes de déclin sont comprises. Lorsqu'on s'appuie sur des données de comptage d'espèces grégaires, compte tenu des biais causés par l'erreur d'estimation de la taille des groupes, de telles valeurs seuils utilisées pour évaluer l'état de conservation d'une espèce

ou d'une population semblent inappropriées du fait de surestimations (coût économique : si la surestimation du déclin des populations entraîne une intervention de conservation là où elle n'est pas prioritaire) ou de sous estimations (coût écologique : si cela entraîne l'inaction là où elle serait souhaitable) des tendances estimées.

Nous nous sommes ensuite focalisés sur la probabilité de détection des individus, dans le cadre de l'**Article 2**. Nous avons développé un modèle log-Student Espace-Etat combinant des comptages terrestres et ariens effectués depuis des décennies en Camargue. Nous avons estimé une probabilité conditionnelle de détection (estimation des probabilités de détection par rapport à la valeur fixée pour l'un des paramètres) tout en prenant en compte les surestimations importantes qui peuvent survenir dans le cadre de comptages d'espèces grégaires. Une telle approche, bien que plus *ad hoc* que les modèles *N*-mixture difficilement applicables sur les espèces grégaires car ne prenant pas en compte les surestimations éventuelles, a eu l'avantage de permettre d'intégrer plusieurs jeux de données de comptage, dont le protocole a changé au fil du temps, afin d'évaluer avec plus de précision la dynamique des populations. Cette étude montre l'intérêt et la possibilité de combiner plusieurs sources de données de comptage d'espèces grégaires afin de prendre en compte la détection imparfaite des individus. Notre modèle log-Student Espace-Etat permet de mieux évaluer la dynamique des populations en estimant des indices d'abondance basés sur deux méthodes de suivi. Notre approche permet d'intégrer deux méthodes de comptage indépendantes (comptages terrestres et aériens dans notre cas) afin d'estimer une probabilité conditionnelle de détection qui dépend des observateurs (pour les comptages aériens) et des sites (pour les comptages terrestres). Les indices d'abondance estimés sont dans la plupart des cas supérieurs aux effectifs enregistrés pendant le suivi, ce qui indique que le modèle est capable d'estimer une probabilité conditionnelle de détection. Les différences de probabilités de détection estimées entre observateurs et entre sites renforcent l'importance d'intégrer au possible la probabilité de détection dans les analyses afin de comprendre plus finement la dynamique des populations de faune sauvage.

Dans le but d'optimiser et faire évoluer la méthode actuelle de comptage aérien des oiseaux d'eau, nous avons étudié dans l'**Article 3**, par le biais de simulations, la pertinence de la mise en place d'un comptage aérien utilisant l'échantillonnage par distance de détection qui permettrait de prendre en compte la probabilité de détection d'espèces grégaires. La méthode de comptage aérienne, dite exhaustive, utilisée depuis 54 ans en Camargue ne permet pas d'évaluer la précision des estimations (intervalles de confiance des estimations d'abondance). Ce travail de simulation vise à quantifier la précision atteignable avec un changement de

méthode au profit d'un échantillonnage par distance de détection et le coût qu'elle engendrerait pour les gestionnaires. A partir de données réelles d'abondance et de distribution de 14 espèces d'oiseaux d'eau en Camargue (anatidés et foulques), nous avons testé plusieurs scénarios d'échantillonnage par distance de détection avec différentes intensités d'échantillonnage. Nos résultats suggèrent que le scénario le plus pertinent correspond à une intensité d'échantillonnage avec des lignes de transects espacées de 1000 mètres, ce qui permet de se rapprocher de l'objectif de précision d'un coefficient de variation de 0,20 pour 2462 € par survol, soit un coût supplémentaire de seulement 526 € par vol par rapport à la méthode actuelle. Ces résultats sont en faveur d'un changement de méthode de comptage en Camargue pour la mesure des tendances démographiques du nombre total de canards. Ils ne permettent cependant pas de connaitre la pertinence d'un tel échantillonnage pour chaque espèce ou même pour les espèces les plus communes comme la sarcelle d'hiver. Il semble donc difficile d'envisager de passer à l'échantillonnage par distance de détection au lieu de la méthode actuelle, puisque la connaissance des effectifs par espèce est une priorité des recensements. Ces travaux montrent l'importance d'évaluer les coûts relatifs des différentes méthodes de comptage et de mesurer comment ces coûts se compensent avec l'amélioration des connaissances.

Ces travaux confirment qu'afin de prendre les bonnes décisions de gestion, les estimations d'abondance doivent être basées sur des données de comptage de la meilleure qualité possible (i.e. minimiser les biais et maximiser la précision des estimations d'abondance). L'amélioration des données de comptage peut passer par le développement de nouvelles méthodes de comptage (par exemple les drones), l'optimisation du protocole de suivi (par exemple minimiser les changements d'observateurs dans le temps). Le développement d'analyses statistiques comme des approches basées sur l'intégration ou la combinaison de données peut également être utilisé pour améliorer les estimations d'abondance.

Encadré 1 : Messages à retenir pour les gestionnaires dans le cadre de la mise en place d'un protocole de suivi d'espèces grégaires

- Minimiser les changements d'observateurs dans le temps lorsque l'on souhaite interpréter une tendance populationnelle. Cela permet de diminuer le temps requis pour détecter un changement dans la taille de la population et d'augmenter la précision de l'estimation de la tendance. En effet, dans le cadre d'une chute de la population de 50% en 10 ans, nos simulations montrent qu'il faut doubler le temps de suivi lorsque des changements d'observateurs interviennent tous les ans par rapport à une situation idéale où un seul observateur compte sur toute la période de suivi.
- Considérer l'importance du nombre d'observateurs répartis spatialement en fonction du nombre de sites : il est préférable de privilégier un seul observateur pour tous les sites lorsque seuls quelques sites doivent être suivis fréquemment, car cela diminue le temps requis pour détecter un changement dans la taille de la population et augmente la précision de la tendance estimée.
- Utiliser les nouveaux outils basés sur la télédétection, comme les drones, dans le cadre d'un protocole d'échantillonnage spatial représentatif de la population cible afin de minimiser les biais d'estimation de la taille des groupes ce qui permettra de diminuer les risques de prendre de mauvaises mesures de gestion ET/OU reconsidérer les valeurs seuils utilisées pour évaluer l'état de conservation d'une espèce, en fondant les décisions de gestion sur l'orientation et la durée des tendances estimées sans exiger que celles-ci franchissent des seuils précis et prédéfinis.
- Considérer l'importance de la mise en place d'un protocole d'échantillonnage lors de l'évaluation des tailles ou tendances populationnelles, ce qui permet de mesurer la précision des estimations. Il est important d'évaluer si les coûts de la mise en place d'un protocole d'échantillonnage sont effectivement compensés par l'amélioration des connaissances. Les premières analyses de la mise en place d'un échantillonnage par distance de détection en Camargue semblent être favorables de manière générale (pour l'ensemble de la communauté), mais l'impossibilité d'estimer à ce stade l'abondance de chaque espèce dans le delta rend ce protocole inutile en l'état.
- Lorsque ces améliorations ne sont pas possibles parce que le développement d'outils de télédétection n'est pas encore finalisé ou qu'une optimisation du protocole et un changement de méthode sont difficiles à mettre en place sur le terrain (coûts financiers ou logistiques limités), il est possible de combiner ou intégrer les informations de différentes sources de données dans un modèle statistique pour améliorer les connaissances de la dynamique des populations, afin de répondre au mieux aux différents objectifs des programmes de suivis de la faune sauvage. En combinant des données de comptages terrestres et aériens nous avons pu montrer une chute de l'abondance des Sarcelles d'hiver en Camargue au cours des 10 dernières années. Cette chute des effectifs de Sarcelles, probablement due aux successions de vagues de froid observées en Camargue, fait écho au ressenti de nombreuses personnes sur le terrain (communication personnelle) et n'aurait pas été observée si l'on ne s'intéressait qu'aux données brutes (voir annexe S5 de l'**article 4**).

Première section : méthode de comptage et analyse des données

Article 1. Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends

David Vallecillo, Michel Gauthier-Clerc, Matthieu Guillemain, Marion Vittecoq, Philippe Vandewalle, Benjamin Roche, Jocelyn Champagnon

Ecology and Evolution 11(5): 2249-2260 (2021)

Received: 15 June 2020 | Revised: 17 November 2020 | Accepted: 18 December 2020

DOI: 10.1002/ece3.7191

ORIGINAL RESEARCH

Ecology and Evolution Open Access WILEY

Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends

David Vallecillo[1,2] | Michel Gauthier-Clerc[3] | Matthieu Guillemain[2] | Marion Vittecoq[1] | Philippe Vandewalle[4] | Benjamin Roche[5,6,7] | Jocelyn Champagnon[1]

[1]Tour du Valat, Research institute for the conservation of Mediterranean wetlands, Arles, France

[2]OFB, Unité Avifaune migratrice, La Tour du Valat, Arles, France

[3]Chrono-Environnement UMR CNRS, Université de Franche-Comté, Besançon, France

[4]SNPN-RNN de Camargue, Arles, France

[5]IRD, Sorbonne Université, UMMISCO, Bondy, France

[6]MIVEGEC, IRD, CNRS, Université Montpellier, Montpellier, France

[7]Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, México

Correspondence
David Vallecillo, OFB, Unité Avifaune migratrice, La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France.
Email: vallecillo@tourduvalat.org

Funding information
Fondation François Sommer

Abstract

1. Population time series analysis is an integral part of conservation biology in the current context of global changes. To quantify changes in population size, wildlife counts only provide estimates because of various sources of error. When unaccounted for, such errors can obscure important ecological patterns and reduce confidence in the derived trend. In the case of highly gregarious species, which are common in the animal kingdom, the estimation of group size is an important potential bias, which is characterized by high variance among observers. In this context, it is crucial to quantify the impact of observer changes, inherent to population monitoring, on i) the minimum length of population time series required to detect significant trends and ii) the accuracy (bias and precision) of the trend estimate.
2. We acquired group size estimation error data by an experimental protocol where 24 experienced observers conducted counting simulation tests on group sizes. We used this empirical data to simulate observations over 25 years of a declining population distributed over 100 sites. Five scenarios of changes in observer identity over time and sites were tested for each of three simulated trends (true population size evolving according to deterministic models parameterized with declines of 1.1%, 3.9% or 7.4% per year that justify respectively a "declining," "vulnerable" or "endangered" population under IUCN criteria).
3. We found that under realistic field conditions observers detected the accurate value of the population trend in only 1.3% of the cases. Our results also show that trend estimates are similar if many observers are spatially distributed among the different sites, or if one single observer counts all sites. However, successive changes in observer identity over time lead to a clear decrease in the ability to reliably estimate a given population trend, and an increase in the number of years of monitoring required to adequately detect the trend.
4. Minimizing temporal changes of observers improve the quality of count data and help taking appropriate management decisions and setting conservation priorities. The same occurs when increasing the number of observers spread over 100

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
© 2021 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

sites. If the population surveyed is composed of few sites, then it is preferable to perform the survey by one observer. In this context, it is important to reconsider how we use estimated population trend values and potentially to scale our decisions according to the direction and duration of estimated trends, instead of setting too precise threshold values before action.

KEYWORDS

group size estimation error, population monitoring, sampling design, statistical power, time series

1 | INTRODUCTION

Conservationists and stakeholders often focus on population dynamics to quantify the scale and significance of ecological and human impacts on wildlife. Estimates of state variables (abundance, occurrence, and species richness, Royle & Dorazio, 2008) and demographic parameters are then critical. Population monitoring programs are therefore designed to quantify the patterns of these variables over time, in order to assess the present status and trends of the populations. National and international programs, such as the IUCN Species Survival Commission Red List Program (IUCN, 2019), U.S. Fish & Wildlife Service (Cowardin & Golet, 1995), or adaptive harvest management programs (Madsen et al., 2017), aim to identify those species most in need of conservation and management attention by using criteria such as quantified reductions in estimated population size (Gärdenfors, 2001; Gärdenfors et al., 2001).

However, wildlife counts only provide estimates and not actual population size, because of various sources of errors such as imperfect detection (Dénes et al., 2015), imperfect abilities to count animals that are detected (Seber, 2002; Thompson, 2002; Williams et al., 2002), misidentification of species or nonexhaustive geographical coverage. When unaccounted for, these errors can introduce considerable estimation bias and obscure important ecological patterns (Wenger & Freeman, 2008), which can reduce the power to detect trends and accuracy of any trends that are detected (Sanz-Pérez et al., 2020). Integration of systematic sources of count errors into population models can help. Nevertheless, to keep the model simple and avoid overparameterization (principle of parsimony, Vandekerckhove et al., 2015), only a selection of the most important errors should be modeled, according to the situation. In the specific case of highly gregarious species such as waterbirds (Tamisier & Dehorter, 1999), seabirds, and cetaceans (Barlow & Gerrodette, 1996), counts aim to estimate the size of groups of up to several tens of thousands of individuals. In this case, the estimation of group size is particularly likely to be biased and errors must be taken into account. Sources of bias in group size estimation include for instance the count methods, equipment, as well as observer identity. Some studies have focused on measuring this latter source of error. The results collectively suggest that visual estimates of large aggregations of individuals may generally be associated with underestimation combined with high variances within and among observers (Dervieux et al., 1980; Erwin, 1982; Prater, 1979). In these studies, measurement of bias in observer estimation over a range of group sizes is generally evaluated through comparison with aerial photographs (Dervieux et al., 1980; Erwin, 1982; Prater, 1979). However, it is recognized that photographs are far from ideal to assess the true number of individuals in groups, due to other biases that can occur when reading the photo (e.g., definition, movement; Descamps et al., 2011). Studies have therefore used ground counts as a proxy for the "true" number of individuals (Bouché et al., 2012; Smith, 1995), but these are always estimated with a margin of error, and this is particularly the case for high group densities where individuals overlap each other.

Sources of error that change over time, like observer identity, can generate incorrect estimates if they are not properly taken into account (Barker & Sauer, 1992). In particular, it is common over long time series that the staff in charge of counts changed over time. The magnitude of observer differences in estimation error of groups therefore can induce additional variability (Dervieux et al., 1980; Erwin, 1982; Prater, 1979), potentially leading to wrong conclusions regarding trends (McCain et al., 2016). Indeed, the lack of detection of a trend with a given statistical test may correspond to a real absence of a trend or an important type II error (β), hence a lack of statistical power (1−β) which can be due to short time series and/or changes of observers (Gerrodette, 1987; White, 2019). Short time series are potentially misleading: at least 10–20 years of continuous monitoring are generally necessary to achieve a high level of statistical power depending on species, trend strength, and study design (Reynolds et al., 2011; Rueda-Cediel et al., 2015; White, 2019). However, since both time and resources available for conservation are finite, time series are often shorter than statistically desirable (Field et al. 2007; Hughes et al. 2017). Therefore, managers need to know how much they can trust the apparent trend of a population to reliably identify the sites or species for which conservation action is really needed, and take management decisions (Giron-Nava et al., 2017; Martin et al., 2012, 2017). Earlier studies have thus examined potentially important trade-offs between spatial and temporal replication to minimize uncertainty in trend estimates (Rhodes & Jonzén, 2011) and measured the impact of sampling (i.e., count) frequency on trend estimates (Wauchope et al., 2019). However, we

are not aware of any study that has assessed the impact of changes in observers, taking into account group estimation error, on the minimum length of population time series (T_{min}) required to detect significant trends in abundance. This is what we propose to do here, through a simulation study with different scenarios of changes in observers. We also evaluated the effect of observer change on the accuracy (bias and precision) of the trend estimate given the error in estimating group size, with the hypothesis that observer changes reduce confidence in trend estimates.

2 | METHODS

2.1 | Population simulation

We simulated a population strictly distributed over 100 sites with initial numbers per site being randomly sampled from a Negative Binomial Distribution with mean *mu* = 300 individuals and the dispersion parameter *size* = 2. Thus, these parameters allow to sample initial group size within the range of values of the 120 group sizes used in the simulation software (see part 2. Group size estimation error). From the initial group size at each site, we simulated the change in "true total population size" (summed over the 100 sites) over time. We considered a simple deterministic model describing density-independent growth:

$$N_{t+1} = N_t \lambda \quad (1)$$

where N_t is population size in year *t*, and λ the population growth rate. Population size in year $t + 1$ depends on population size in year *t*, and the population growth rate remains constant over the entire monitoring period, representing a population evolving in a constant environment. This is an obvious simplification of reality, but not a problem for the present study, which aims at measuring the relative impact of scenarios of changes in observers on *Tmin* required to detect significant trends in abundance, and the accuracy of the trend estimates. The same growth rate was used for all sites. We applied 3 scenarios to the population, that is, declines of 1.1%, 3.9%, or 7.4% per year over 25 years. In this way, we covered most of the thresholds used in conservation programmes: the IUCN Red List applies the criteria of "10% decline over 10 years or 3 generations" (−1.1% per year) to identify Declining species, "30% decline over 10 years or 3 generations" (−3.9% per year) for Vulnerable species, and "50% decline over 10 years or 3 generations" (−7.4% per year) for Endangered species (IUCN, 2019).

2.2 | Group size estimation error

Group size estimation error data were obtained by an experimental protocol using animal counting simulation software Wildlife Counts (version 2.0.; Hodges, 1993). In this study, 24 experienced observers from the Camargue, Southern France, conducted counting simulation tests on group sizes ranging from 2 to 1,098 individuals with various spatial configurations. The 24 experienced observers sampled in our study are part of several institutions with conservation professionals involved in the counts in Camargue. These professionals have counted in several countries under different field conditions and have to estimate groups with very large numbers of individuals in a relatively short period of time (especially during airplane counts and during ground counts when birds are taking off). Each observer was subjected to 60 tests at average speed (2–21 s to count individuals depending on the size of the groups), and 60 tests at a maximum speed (1–7 s), for a total of 120 tests, identical in group size for all observers. Before each series of 60 tests, two practice tests were performed to prepare the observer. Obviously, display times in the field can be much longer than the times used in the computer tests, but the aim of such tests was only to expose a range of observers to standardized situations, without the aim of measuring their actual observation efficiency in realistic conditions. However, the very short display times for groups of individuals is also a reality in the field, particularly during aerial surveys but also during ground counts to some extent (e.g., when birds are disturbed and take flight).

2.3 | Simulation of observed population size

Here, the term "observed population size" referred to the sum of count estimates at the 100 sites. We fitted a local polynomial regression (loess regression, Cleveland et al., 1992) for each observer to compute observed group sizes as a function of actual group sizes. For this study, we kept the default parameters of the function, namely a degree of smoothing $\alpha = 0.75$, type-2 polynomials and a Gaussian family. We applied the predicted loess regression to the simulated population adding a random noise extracted from the observer specific loess regressions, because a given observer may underestimate or overestimate group size. For the 24 observers, the standard deviation (*SD*) extracted from the loess regression varied from 43 to 103 with an average of 66 ± 18 *SD*. In this way, for each observer, we simulated 100 observed group sizes from each of the 100 sites, over 25 years (Figure 1a; Table 1: scenario O1 T1). Based on these data, five scenarios of changes in observers were run (Table 1). Three gradual scenarios of temporal changes in observers were applied: (T1) the same observer performed the counts for the 25 years of the monitoring; (T5) observers identity changed every five years, that is, 4 observer changes over the entire monitoring period; and (T25) observers identity changed annually, that is, 24 observer changes. Each of the 24 experienced observers was randomly selected, without replacement, to perform monitoring over one year (T25) or for a period of five years (T5). Note that for T25, we randomly re-selected one of the 24 observers to complete the 25th year of the monitoring.

Two scenarios of spatial changes in observers were applied: (O1) the same observer performed the counts at all sites; (O24) observers differed at each of the sites. These spatial scenarios may reflect the aerial counts of wildlife (O1), where one person usually carries out the complete survey of many sites (Carretta et al., 2000; Jachmann, 2002). Conversely, (O24) may be more representative of

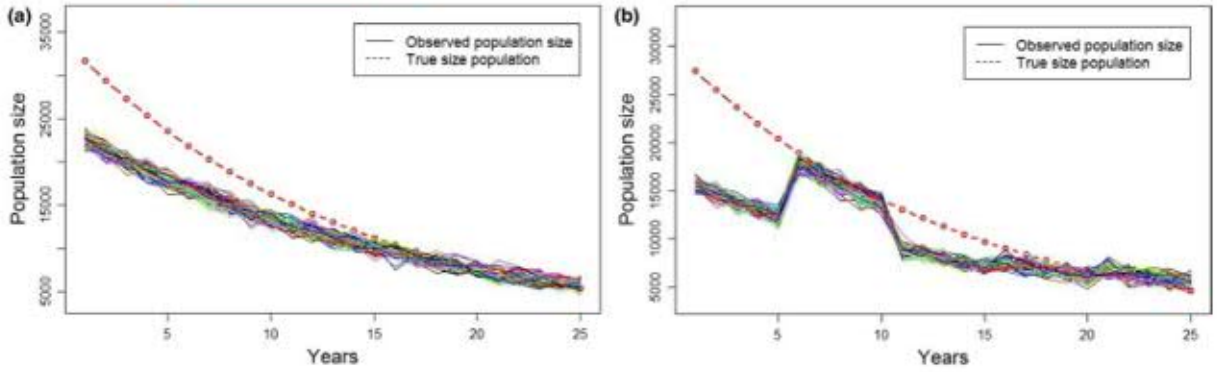


FIGURE 1 Change in observed and true population size. Population size refers to the total number of individuals over all sites. (a) Example of 100 simulations with random noise of observed population size for one observer in the O1T1 scenario (same observer throughout the study period). In this case sample size $N = 24$ which corresponds to the 24 experienced observers (the 23 other observers are not represented here). (b) Example of one random selection of observers with 100 simulations with random noise of observed population size in the O1T5 scenario (observer changes every 5 years). In this scenario, 99 other random selections were also made (but not represented here), therefore sample size $N = 100$ random selections of observers

TABLE 1 All scenarios tested for the three simulated true population trends (−1.1% per year, −3.9% per year, −7.4% per year)

	Temporal changes (T)		
Spatial changes (O)	**Same observer throughout the study period (T1)**	**Observers' identity change every 5 years (T5)**	**Observers' identity change every year (T25)**
Same observer at all sites (O1)	**O1 T1** ($N = 24$)	**O1 T5** ($N = 100$)	**O1 T25** ($N = 100$)
Observers differ for each of the sites (O24)	**O24 T1** ($N = 100$)	**O24 T5** ($N = 100$)	**O24 T25** ($N = 100$)

Note: N corresponds to the sample size; that is, for all scenarios involving observer changes, 100 random selections of observers were performed. For the scenario where the same observer counted all sites over the entire monitoring period, sample size was 24 which corresponds to the 24 experienced observers who completed the counting simulation tests. The plane icon was used to represent monitoring carried out by one single observer on all sites, as it is often the case during aerial surveys. The observer with binoculars icon was used to represent monitoring carried out by several observers distributed over the sites. Silhouettes reproduced from Flaticon (https://www.flaticon.com/).

the ground counts or national scheme, with some turnover in nature reserve staff, for example. For O24, the 24 experienced observers were randomly spread over the 100 sites, that is, 20 observers randomly counted four sites and four additional observers randomly counted five sites, respectively. Finally, a total of six scenarios were run for each of the three simulated trends (−1.1%, −3.9% and −7.4% per year, Table 1). In the five scenarios where observers' identity changed, 100 random selections of observers were performed for each of the scenarios (Figure 1b). The flow diagram in Figure 2 summarizes the different simulation steps.

2.4 | Power and accuracy analysis

One approach to determining T_{min} required to detect significant trends in abundance under the different scenarios of changes in observers is through repetitive simulations (Gerrodette, 1987; Gibbs et al., 1998; White, 2019). Under each scenario, for each random selections of observers, we calculated the proportion of simulations (hereafter statistical power) in which the slope parameter from linear regression was significantly different from 0, at the 0.05 threshold. Although there are many approaches to studying population trends, we used log-linear regression on the observed population size because this is the simplest and most commonly applied method (Thomas, 1996). The T_{min} required to be confident with the detection of a trend in abundance was considered to be obtained when statistical power was equal or greater than 0.8. The significance level 0.05 and statistical power 0.8 were used here as these are historically and commonly used thresholds (Cohen, 1992). When T_{min} was greater than 25 years, we set T_{min} at 25 years to avoid missing data when compiling the results.

We also evaluated the effect of observer change on the accuracy (bias and precision) of the trend estimate given the error in estimating group size. After checking the normality of the data, we performed *t*-tests to evaluate the bias of the trend estimate

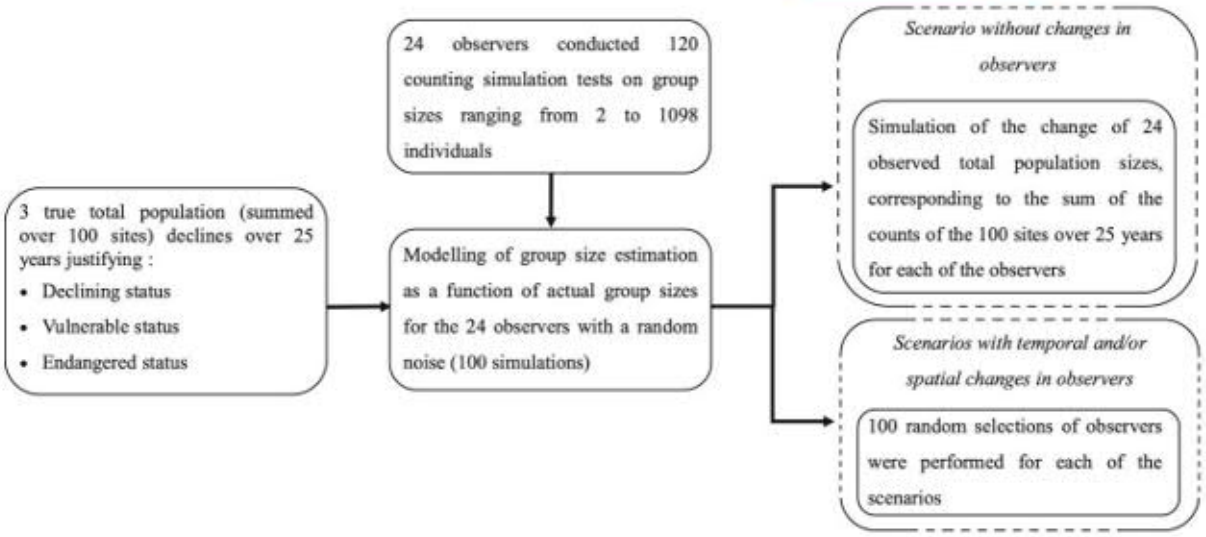


FIGURE 2 Diagram representing the set of steps used to obtain the observed population sizes for each of the scenarios

in relation to the simulated theoretical value in the model (1). For example, for a population growth rate of 0.93 (i.e., a trend equal to −7.4% per year), we compared the average of the trend estimates (100 simulations with random noise) for each random selections of observers under the different scenarios to the theoretical value −0.074. To assess the impact of the bias in terms of conservation measures, we had set limits, according to IUCN status, from which the estimated trends are biased. An estimated trend was then considered biased when it leads to a change in conservation status. For example, for the theoretical decline of Endangered species (−7.4%/year), all estimated trends higher than −7.4%/year and lower than −16.4%/year (that corresponds to Critically Endangered species, −80% over 10 years) are biased since the conservation decisions would not be adequate to the actual status of the species.

Normalized root-mean-square deviation (NRMSD) was used to measure and compare the precision of the trend estimate between the different scenarios (Hyndman & Koehler, 2006).

$$\text{NRMSD} = \frac{\sqrt{\frac{\sum_{t=1}^{T}(\hat{y}_t - y_t)^2}{T}}}{\bar{y}}$$

where $\hat{y}$ corresponds to the value predicted by the model in year t of monitoring, y corresponds to the count done in year t of monitoring, T is the number of monitoring years, and $\bar{y}$ is the mean of counts done on the number of corresponding monitoring years. NRMSD was calculated for all the number of monitoring years between 3 and 25 years for each of the 100 simulations (random noise) for each random selection of observers under the different scenarios. The lower the NRMSD value, the more precise the trend estimate, because lower values indicate less residual variance.

All analyses were conducted in R (R Core Team, 2017).

3 | RESULTS

3.1 | Group size estimation error

The computer exercises showed a frequent underestimation of group size by the observers. On average, they underestimated group sizes by 13% ± 28 (*SD*). Such underestimation was greater when there were more individuals to be counted. The data showed inter- and intra-observer variability in the estimates. For the 24 observers, average individual margin of error ranged from −0.31 (underestimation of 31%) to +0.21 (overestimation of 21%). Only two of the 24 experienced observers showed a persistent tendency to overestimate the counts on average. The average standard deviation of the mean margin of error for the 24 observers was 0.275, ranging from 0.185 to 0.379 (see data in Data Availability Statement).

3.2 | Effect of observer changes on the T_{min} required to detect significant trends

For each of the scenarios, T_{min} results show that steeper decreasing trends required less time to be detected (Figure 3). Temporal changes in observers influenced the number of years required to detect a trend when the same observer counted all sites in a given year (scenarios O1, Figure 3). The gradual increase in T_{min} values under the various O1 scenarios was the consequence of additional variability in the counting data due to more frequent temporal changes of observers. However, T_{min} remained similar to that of scenario O1 T1 when observer changes occurred spatially (scenario O24 T1) and both spatially and temporally (scenarios O24 T5 and O24 T25; Figure 3). In this configuration (20 observers randomly counted 4 sites and 4 additional observers

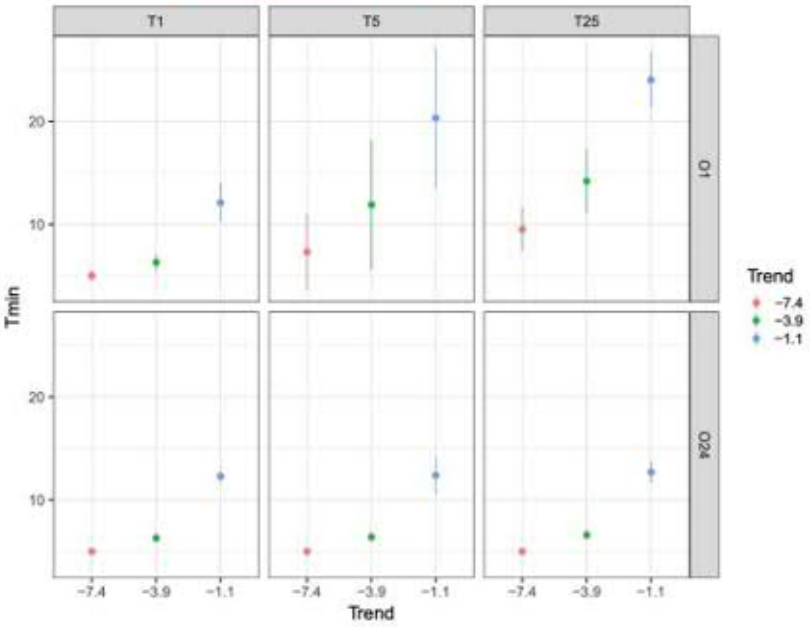


FIGURE 3 Minimum time required (in years) to detect significant trends in abundance (mean $T_{min} \pm SD$) under the different scenarios of changes in observers

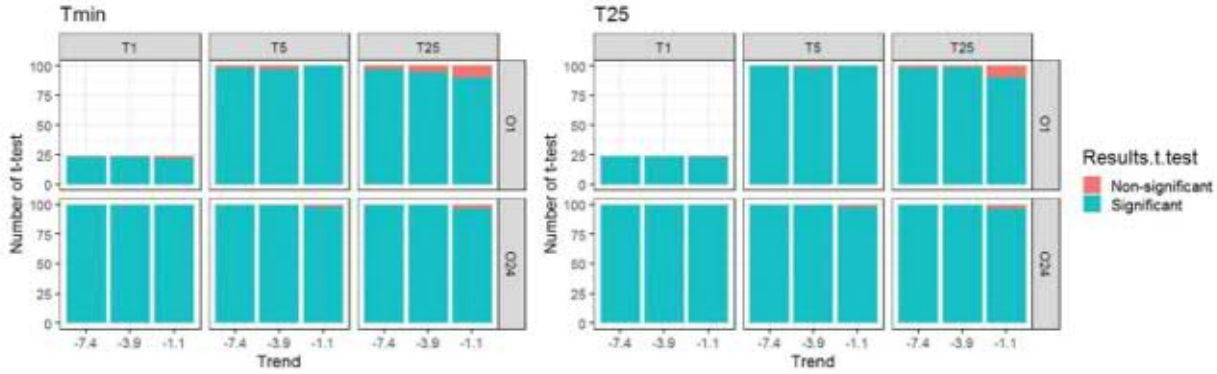


FIGURE 4 *t*-test results for T_{min} and 25 years of monitoring. The results are expressed as the number of nonsignificant (detection of the correct estimation of the actual trend value) and significant tests. Tests compared the average of the trend estimates (100 simulations with random noise) of each of the samples of the different scenarios to the actual values of trends

randomly counted 5 sites), observer spatial changes reduced the influence of observer temporal changes on T_{min} values. In scenario O1 T1, the differences in the capacity to estimate group size (values of random noise extract from the observer specific loess regressions, see Method section 3) among observers did not have a strong impact on the standard deviation. In this scenario, for the example of a trend of −7.4% per year, the observers needed 6 years to detect the trend when the random noise value was the highest, because of greater variability of the counts. For scenarios where observer changes occurred only temporally, the wide standard deviation highlighted the high variability of T_{min} values induced by the 100 random selections of observers (Figure 3). Changes of observers every five years (O1 T5) induced greater variability in T_{min} values compared to an annual change of observer (O1 T25; Figure 3).

3.3 | Effect of observer changes on the accuracy (bias and precision) of the trend estimate

3.3.1 | Trend bias analysis

In general, for all scenarios and trends, observers did not appear to be able to accurately estimate the actual rate of change in population size. However, the direction of the trend was detected in 94% of all cases considered (Table S1). Figure 4 shows the results of the *t*-tests for T_{min} and for 25 years of monitoring, respectively. The proportion of trends accurately detected was extremely low for each of the scenarios and trends (Figure 4). For all trends and all scenarios combined, 2% of simulations accurately detected the trends for T_{min} and 0.8% of simulations accurately detected the trends for 25 years of monitoring. In addition, according to IUCN status, for all trends and

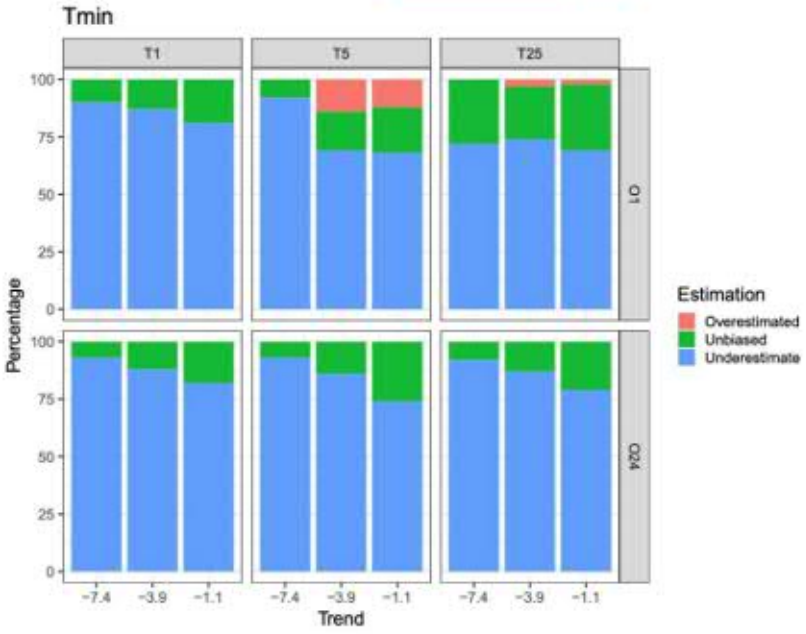


FIGURE 5 Plot representing the percentage of overestimated, unbiased, and underestimated trends for all scenarios and trends tested. These results are extracted from T_{min} to detect significant trends

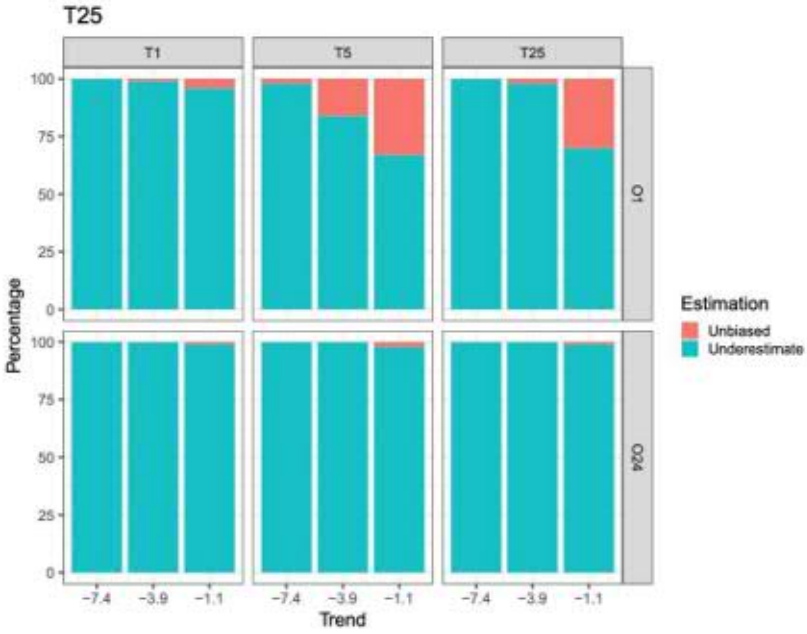


FIGURE 6 Plot representing the percentage of overestimated, unbiased, and underestimated trends for all scenarios and trends tested. These results are extracted from 25 years of monitoring

all scenarios combined, 16.6% of simulations are unbiased (81.3% underestimates and 2.1% overestimated the actual trend value) for T_{min} (Figure 5) and 5.8% of simulations are unbiased (94.2% underestimates the actual trend value) for 25 years of monitoring (Figure 6).

3.3.2 | Trend precision analysis

Similar values of NRMSD were obtained for a given scenario, regardless of the trends tested. For example, for scenarios O1 T1, initial mean values of NRMSD were between 0.01 and 0.025 for each of the trends and increased up to 25 years of monitoring to reach mean values between 0.02 and 0.08 (Figure S3). In this scenario, the increase of NRMSD over the time (Figure 7, O1 T1) reflected the increasing residual variance induced by variations in the counting abilities of the 24 experienced observers (values of random noise extracted from the observer specific loess regressions, see Method section 3).

On the other hand, changing the identity of observers over time (scenarios O1 T5 and O1 T25, Figure 7) led to a decrease in the precision of the slope parameter estimate. Mean NRMSD values

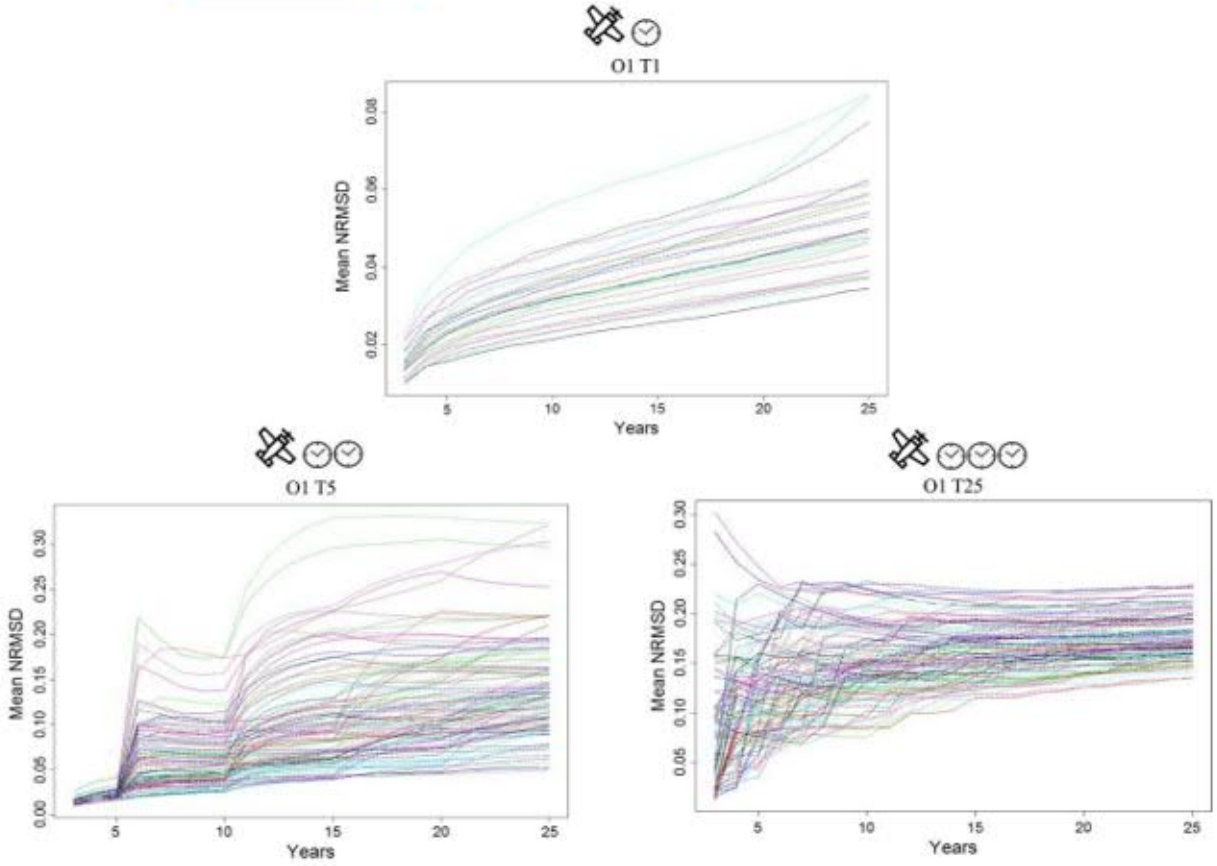


FIGURE 7 Mean NRMSD according to the number of years of monitoring for the trend − 7.4% per year and for all scenarios with only temporal changes in observers (100 simulations with random noise for each of the 24 observers for the scenario O1 T1 and for each of the 100 random selections of observers for scenarios O1 T5 and O1 T25)

increased (greater residual variance) as temporal changes became more frequent. For example, for a trend of −7.4% per year, we obtained: (a) Scenario O1 T1: mean NRMSD between 0.01 and 0.04 for 5 years of monitoring (the average T_{min}); (b) Scenario O1 T5: mean NRMSD between 0.02 and 0.19 for 7 years of monitoring (the average T_{min}); and (3) Scenario O1 T25: mean NRMSD between 0.07 and 0.23 for 10 years of monitoring (the average T_{min}) (Figure 7). The differences between the scenarios became clearer if the slope parameters were estimated over 25 years of monitoring. Very frequent changes of observers, such as in scenario O1 T25, induced high average NRMSD values (range 0.13–0.23) with a smaller amplitude than in scenario O1 T5 (range 0.03–0.34) (Figure 7). When observers' identity changed every fifth year, random draws of observers could induce low mean NRMSD values (Figure 7). However, the majority of the values remained high: 76% of the values were between 0.10 and 0.34 (Figure 7).

When observers' identity changed spatially (scenarios O24 T1, O24 T5, O24 T25), the temporal changes did not influence the NRMSD mean values, regardless of the trend value (Figure S4).

4 | DISCUSSION

This study shows that under realistic field conditions where observers' identity changes temporally and spatially, wildlife population size and trend estimates are similar if many observers are spatially distributed between the different sites, or if one single observer counts all sites. Our results also show that successive changes in observer identity over time reduce our ability to precisely estimate a given population trend and increase the number of years of monitoring required to adequately detect the trend.

In our study, the counting data were analyzed by log-linear regression and do not include statistical practices that adjust for variation among observers such as random-effect intercepts for individual observers (Link & Sauer, 1997). Techniques that fail to take into account the variation between observers remain popular among monitoring programs (Klvaňová & Voříšek 2007; Rosenstock et al., 2002). Indeed, the analysis of data that allows accounting for variations in inter-observer group size estimates is not always straightforward, and coordinators of monitoring programs are sometimes skeptical

about accounting for it because they find the analyses too complex. One example is the Pan-European Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS), which produces national and supranational indexes by using the TRIM software (TRends and Indices for Monitoring data; Klvaňová & Vořišek, 2007). TRIM is also used to assess conservation status for IUCN Red List assessments (Criterion A; Maes et al., 2015). While frequent changes in observers are inherent to monitoring, this study advocates for considering the identity of the observers in order to take into account the variations in inter-observer group size estimates during the statistical analysis.

Our study highlighted a general trend for observers to underestimate group size during counts (as found by Dervieux et al., 1980; Erwin, 1982; Prater, 1979), and their difficulty in precisely detecting the value of the trend (in this study the theoretical trend is detected in 1.3% of the cases). The computer tests also showed a wide variation in count ability among the observers, even though all of them were experienced fieldworkers. This observation is in line with studies on human counting capacities (Erwin, 1982; Prater, 1979). The ex situ protocol used in this study was however novel in that it allowed us to focus only on the intrinsic ability of observers to estimate group size, while standardizing other regular sources of group count errors such as habitat type, weather conditions, species behavior, time, and equipment available (Barker & Sauer, 1992) which may confound similar studies conducted on field data.

Our simulations show that keeping the same observer over time did not remove bias in the detection of a trend value. For all the scenarios tested in this study, observers performed very poorly at detecting the theoretical value of the population trend, regardless of the steepness of the trend tested and the number of years of monitoring. Trends tested in this study correspond to indicators commonly used in national and international monitoring programs (e.g., 30% decline over 10 years or three generations to classify species as having a Vulnerable status, Hearn et al., 2018; IUCN, 2019). Given these results, such threshold values used to assess the conservation status of a species or a population seem inappropriate when relying on counting data of highly gregarious species such as birds, in view of the biases caused by group size estimation error. Whether underestimated or overestimated compared to the real value, misestimating trends in population size is costly, either ecologically if this causes inaction where it would be desirable (in the case of underestimation of population declines) or financially if overestimation of population declines leads to conservation intervention where it is not a priority.

Although the estimated trend values remain highly biased, our results show that the gap between estimated and real population sizes decreased over longer monitoring periods, in the case of declining populations. This did not simply reflect a gradual improvement in observer accuracy over time, which could arise through learning (Garel et al., 2005; Williams et al., 2006), since this was not taken into account in our simulations. At the beginning of the counts when the population was still relatively large, there was a wide gap between estimated and actual population sizes, which decreased as the population gradually declined following the negative trends we used. Indeed, such improvement in the quality of the counts was due to the fact that, on average, observers tended to underestimate smaller group sizes to a lower extent (for group sizes between 2 and 201 individuals observers underestimated by 0.34% ± 10.5 (*SD*); for group sizes between 208 and 1,098 individuals observers underestimated by 26.4% ± 13.0 (*SD*)). Similarly, trend estimates would become increasingly underestimated over time in the case of a population increase.

In addition to the effect of group size, the number of years of monitoring appeared to improve trend precision (Supporting 2), although this occurred through a greater precision rather than a less biased mean estimated value (see also Yates, 1953). Some studies highlight that longer time series are needed to obtain smaller confidence intervals, and to detect a decline when it is of low magnitude, that is, −1% per year (Connors et al., 2014; Tománková et al., 2013; Wauchope et al., 2019; Wilson et al., 2011). Accordingly, we found that it is most challenging to detect the direction of a slight trend (sensu Wauchope et al., 2019) when temporal changes in observers occur (Table S1). Thus, for a large decrease in an initially abundant population, counts unadjusted for error in estimating groups may still allow detection of the direction of the trend, although not the precise value of the trend itself, even in the context of frequent changes of observers in time series as is often the case in the field (example of the Common Pochard, Folliot, 2018).

Our results show that having different observers counting different sites did not induce overall losses of statistical power and precision of estimated trends compared to a theoretical ideal situation where one single observer would count all sites. When the number of sites is large, the large number of observers allows for a high variability of estimation capabilities that actually buffer each other, leading to a lower uncertainty in the estimation of the trend. If the number of sites monitored remains large and the number of observers decreases, that is, fewer observers count more sites each, more time is needed to detect the trend (2 observers each monitoring 50 sites: mean T_{min}: 7 ± 1 (*SD*) years, which is on average two year longer than when 24 observers are spatially distributed between 100 sites) and a loss of precision of estimated trends is induced in some cases (Figure S5). This pattern likely arises because there are fewer individual processes to buffer each other, so that the poor abilities of one given observer are more likely to lead to biased overall results. In addition to this, when counts are carried out over smaller areas where fewer sites are counted, such as the 40 sites counted from the ground in Camargue nature reserves, in Southern France (Tamisier & Dehorter, 1999), spatial changes in observers decrease confidence in the estimation of derived trends (24 observers monitor each one site: mean T_{min}: 6 ± 1 (*SD*) years, which is on average one year longer than when 24 observers are spatially distributed over 100 sites and a loss of precision of estimated trends is induced, see Figure S6). In this context, it is preferable to favor a single observer for all sites where only a few sites need to be sampled frequently, especially if spatial autocorrelation in population dynamics is high (Rhodes & Jonzén, 2011).

To achieve an optimal balance between cost-effectiveness and precision of wildlife monitoring programmes, our study showed that the most important thing to avoid is temporal change

in observer identity. Indeed, a greater frequency of observer change gradually increased the period necessary to detect a significant trend, and decreased the precision of estimated trends for a given monitoring duration, although the direction of the trend was generally adequately detected (See also supporting 1). Wildlife management however depends on long-term monitoring databases, especially so for species with longer generation times (White, 2019). The collection of such data can be difficult, expensive, and labor-intensive (Williams et al., 2002). Consequently, many monitoring programs often require the use of a large number of observers, both instantaneously to cover the many sites used by the animal population, and over time as people change job or retire (Schwarz & Seber, 1999), which introduces an additional source of variability into observations. The results of this study therefore first call for sufficient and sustained funding of monitoring schemes, so that staff can receive the appropriate similar qualification and remain involved in monitoring for prolonged periods, instead of relying on successive volunteers of very unequal count abilities. Equally, our results suggest that long time series can help to compensate for some of the biases introduced by changing observer identity. In such cases, interpretation of short-term monitoring (e.g., 3–5 years for birds species) could be highly misleading. Ultimately, these results can help to design future counting protocols with the aim of finding the best compromise between high precision (minimizing temporal changes in observers to maximize the precision of the trend estimate), cost-effectiveness (minimizing temporal changes of observers to achieve high statistical power and decrease the monitoring period), and logistic feasibility (temporal changes of observers are inherent to population monitoring). This compromise must be adapted to the species in question (Ficetola et al., 2018), for example owing to its gregariousness and consequent difficulty to be counted, to the management objectives (Lindenmayer & Likens, 2009; McDonald-Madden et al., 2010) and adapted to time period to match those used in conservation schemes, such as IUCN criteria, while achieving high statistical power (White, 2019).

5 | CONCLUSIONS

In order to make the right management decisions, population trend analysis should be based on the highest possible quality of count data. Building a count protocol adapted to conservation objectives, minimizing temporal changes of observers trying to maintain staff positions, and considering the importance of the number of observers distributed spatially according to the number of sites monitored all improve the quality of count data. In addition, it is important to reconsider how we use estimated population trend values, and potentially to base our decisions on the direction and duration of estimated trends without requiring these to cross predefined, precise thresholds. Ensuring that we collect reliable count data will provide help taking appropriate management decisions and setting conservation priorities in this context. Alternative methods based on imagery have been gaining ground over the last decades (Akçay et al., 2020; Hodgson et al., 2018; Lyons et al., 2019), and more particularly with automated computer vision software (Chabot & Francis, 2016; Hollings et al., 2018). However, computer vision software may work under some particular conditions but they are generally biased and known to fail in several situations (Chabot & Francis, 2016; Hollings et al., 2018) even if considerable improvements are underway (González-Villa & Cruz, 2019). We expect that the continuing technological developments (sophisticated image analysis software and advances in camera and drone technology) in the analysis of remotely sensed data will control the error in estimating groups' size in many more situations than at present, where observers remain the most widely used means to monitor animal populations.

ACKNOWLEDGMENTS

Data collection was possible thanks to the 24 experienced observers from the Camargue that conducted the computer counting simulation tests. This work was supported by funding from the Foundation François Sommer. We thank Nigel Taylor for helpful comments and proofreading.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare this research was undertaken in absence of any conflict of interest.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

David Vallecillo: Conceptualization (equal); Data curation (equal); Formal analysis (equal); Methodology (equal); Software (equal); Validation (equal); Writing-original draft (lead); Writing-review & editing (equal). **Michel Gauthier-Clerc:** Conceptualization (equal); Data curation (equal); Funding acquisition (lead); Investigation (equal); Methodology (equal); Project administration (equal); Resources (equal); Validation (equal); Writing-original draft (supporting). **Matthieu Guillemain:** Conceptualization (equal); Methodology (equal); Project administration (equal); Supervision (equal); Validation (equal); Writing-original draft (lead); Writing-review & editing (equal). **Marion Vittecoq:** Conceptualization (equal); Formal analysis (equal); Methodology (equal); Validation (equal); Writing-original draft (supporting). **Philippe Vandewalle:** Conceptualization (equal); Data curation (equal); Investigation (equal); Validation (equal); Writing-original draft (supporting). **Benjamin Roche:** Conceptualization (equal); Formal analysis (equal); Methodology (equal); Validation (equal); Writing-original draft (supporting). **Jocelyn Champagnon:** Conceptualization (equal); Funding acquisition (equal); Methodology (equal); Project administration (equal); Resources (equal); Supervision (equal); Validation (equal); Writing-original draft (lead); Writing-review & editing (equal).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

All data used in our analysis are available from https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13498524.v1.

ORCID

David Vallecillo https://orcid.org/0000-0002-7586-8416
Marion Vittecoq https://orcid.org/0000-0002-8930-6051

REFERENCES

Akçay, H. G., Kabasakal, B., Aksu, D., Demir, N., Öz, M., & Erdoğan, A. (2020). Automated bird counting with deep learning for regional bird distribution mapping. *Animals*, *10*(7), 1207. https://doi.org/10.3390/ani10071207

Barker, R. J., & Sauer, J. R. (1992). Modelling population change from time series data. In D. R. McCullough, & R. H. Barrett (Eds.), *Wildlife 2001: Populations* (pp. 182–194). Springer Netherlands.

Barlow, J., & Gerrodette, T. (1996). *Abundance of cetaceans in California waters based on 1991 and 1993 ship surveys*.

Bouché, P., Lejeune, P., & Vermeulen, C. (2012). How to count elephants in West African savannahs? Synthesis and comparison of main game-count methods. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, *16*(1), 77–91.

Carretta, J. V., Lowry, M. S., Stinchcomb, C., Lynn, M. S., & Cosgrove, R. E. (2000). *Distribution and abundance of marine mammals at San Clemente Island and surrounding offshore waters: Results from aerial and ground surveys in 1998 and 1999*.

Chabot D., Francis C. M. (2016). Computer-automated bird detection and counts in high-resolution aerial images: a review. *Journal of Field Ornithology*, *87*(4), 343–359. http://dx.doi.org/10.1111/jofo.12171

Cleveland, W. S., Grosse, E., & Shyu, W. M. (1992). Local regression models. Chapter 8. In J. M. Chambers, & T. J. Hastie (Eds.), *Statistical models in S* (608 p.). Wadsworth & Brooks/Cole.

Cohen, J. (1992). A power primer. *Psychological Bulletin*, *112*(1), 155. https://doi.org/10.1037/0033-2909.112.1.155

Connors, B. M., Cooper, A. B., Peterman, R. M., & Dulvy, N. K. (2014). The false classification of extinction risk in noisy environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1787), 20132935. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2935

Cowardin, L. M., & Golet, F. C. (1995). US Fish and Wildlife Service 1979 wetland classification: A review. *Vegetatio*, *118*(1–2), 139–152. https://doi.org/10.1007/BF00045196

Dénes, F. V., Silveira, L. F., & Beissinger, S. R. (2015). Estimating abundance of unmarked animal populations: Accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(5), 543–556. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12333

Dervieux, A., Lebreton, J.-D., & Tamisier, A. (1980). Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. *Revue D'ecologie (La Terre Et La Vie)*, *34*(1), 69–99.

Descamps, S., Béchet, A., Descombes, X., Arnaud, A., & Zerubia, J. (2011). An automatic counter for aerial images of aggregations of large birds. *Bird Study*, *58*(3), 302–308. https://doi.org/10.1080/00063657.2011.588195

Erwin, R. M. (1982). Observer variability in estimating numbers: An experiment. *Journal of Field Ornithology*, *53*(2), 159–167.

Ficetola, G. F., Romano, A., Salvidio, S., & Sindaco, R. (2018). Optimizing monitoring schemes to detect trends in abundance over broad scales. *Animal Conservation*, *21*(3), 221–231. https://doi.org/10.1111/acv.12356

Field S. A., O'Connor P. J., Tyre A. J., Possingham H. P. (2007). Making monitoring meaningful. *Austral Ecology*, *32*(5), 485–491. http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01715.x

Folliot, B. (2018, December 17). *Dynamique des espèces exploitées: le cas du fuligule milouin (Aythya ferina) dans le Paléarctique* (thesis). Retrieved from http://www.theses.fr/2018MONTG043

Gärdenfors, U. (2001). Classifying threatened species at national versus global levels. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(9), 511–516. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02214-5

Gärdenfors, U., Hilton-Taylor, C., Mace, G. M., & Rodríguez, J. P. (2001). The application of IUCN red list criteria at regional levels. *Conservation Biology*, *15*(5), 1206–1212. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.00112.x

Garel, M., Cugnasse, J.-M., Gaillard, J.-M., Loison, A., Santosa, Y., & Maublanc, M.-L. (2005). Effect of observer experience on the monitoring of a mouflon population. *Acta Theriologica*, *50*(1), 109–114. https://doi.org/10.1007/BF03192623

Gerrodette, T. (1987). A power analysis for detecting trends. *Ecology*, *68*(5), 1364–1372. https://doi.org/10.2307/1939220

Gibbs, J. P., Droege, S., & Eagle, P. (1998). Monitoring populations of plants and animals. *BioScience*, *48*(11), 935–940. https://doi.org/10.2307/1313297

Giron-Nava, A., James, C. C., Johnson, A. F., Dannecker, D., Kolody, B., Lee, A., Nagarkar, M., Pao, G. M., Ye, H., Johns, D. G., & Sugihara, G. (2017). Quantitative argument for long-term ecological monitoring. *Marine Ecology Progress Series*, *572*, 269–274. https://doi.org/10.3354/meps12149

González-Villa, J., & Cruz, M. (2019). The CountEm software: Simple, efficient and unbiased population size estimation. *Ecography*, *43*(2), 251–255. https://doi.org/10.1111/ecog.04862

Hearn, R., Nagy, S., van Roomen, M., Hall, C., Citegese, G., Donald, P., Hagemeijer, W., Langendoen, T. (2018). Guidelines on waterbird monitoring. AEWA Conservation Guidelines No. 9. AEWA Technical Series No. XX. Bonn, Germany.

Hodges, J. I. (1993). COUNT: A simulation for learning to estimate wildlife numbers. *Wildlife Society Bulletin (1973–2006)*, *21*(1), 96–97.

Hodgson, J. C., Mott, R., Baylis, S. M., Pham, T. T., Wotherspoon, S., Kilpatrick, A. D., Raja Segaran, R., Reid, I., Terauds, A., & Koh, L. P. (2018). Drones count wildlife more accurately and precisely than humans. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*(5), 1160–1167. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12974

Hollings T., Burgman M., van Andel M., Gilbert M., Robinson T., Robinson A. (2018). How do you find the green sheep? A critical review of the use of remotely sensed imagery to detect and count animals. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*(4), 881–892. http://dx.doi.org/10.1111/2041-210x.12973

Hughes B. B., Beas-Luna R., Barner A. K., Brewitt K., Brumbaugh D. R., Cerny-Chipman E. B., Close S. L., Coblentz K. E., de Nesnera K. L., Drobnitch S. T., Figurski J. D., Focht B., Friedman M., Freiwald J., Heady K. K., Heady W. N., Hettinger A., Johnson A., Karr K. A., … & Carr Mark H. (2017). Long-Term Studies Contribute Disproportionately to Ecology and Policy. *BioScience*, *67*(3), 271–281. http://dx.doi.org/10.1093/biosci/biw185

Hyndman, R. J., & Koehler, A. B. (2006). Another look at measures of forecast accuracy. *International Journal of Forecasting*, *22*(4), 679–688. https://doi.org/10.1016/j.ijforecast.2006.03.001

IUCN. (2019). *The IUCN red list of threatened species. Version 2019-1*. Retrieved from http://www.iucnredlist.org

Jachmann, H. (2002). Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. *Journal of Applied Ecology*, *39*(5), 841–852. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00752.x

Klvaňová, A., & Voříšek, P. (2007). Review on large-scale generic population monitoring schemes in Europe 2007. *Bird Census News*, *20*(2), 50–56.

Lindenmayer, D. B., & Likens, G. E. (2009). Adaptive monitoring: A new paradigm for long-term research and monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(9), 482–486. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.005

Link W. A., Sauer J. R. (1997). Estimation of Population Trajectories from Count Data. *Biometrics*, *53*(2), 488. http://dx.doi.org/10.2307/2533952

Lyons, M. B., Brandis, K. J., Murray, N. J., Wilshire, J. H., McCann, J. A., Kingsford, R. T., & Callaghan, C. T. (2019). Monitoring large and complex wildlife aggregations with drones. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*(7), 1024–1035. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13194

Maes D., Isaac N. J. B., Harrower C. A., Collen B., van Strien A. J., Roy D. B. (2015). The use of opportunistic data for IUCN Red List assessments. *Biological Journal of the Linnean Society*, *115*(3), 690–706. http://dx.doi.org/10.1111/bij.12530

Madsen, J., Williams, J. H., Johnson, F. A., Tombre, I. M., Dereliev, S., & Kuijken, E. (2017). Implementation of the first adaptive management plan for a European migratory waterbird population: The case of the Svalbard pink-footed goose *Anser brachyrhynchus*. *Ambio*, *46*(S2), 275–289. https://doi.org/10.1007/s13280-016-0888-0

Martin, T. G., Camaclang, A. E., Possingham, H. P., Maguire, L. A., & Chadès, I. (2017). Timing of protection of critical habitat matters. *Conservation Letters*, *10*(3), 308–316. https://doi.org/10.1111/conl.12266

Martin, T. G., Nally, S., Burbidge, A. A., Arnall, S., Garnett, S. T., Hayward, M. W., Lumsden, L. F., Menkhorst, P., McDonald-Madden, E., & Possingham, H. P. (2012). Acting fast helps avoid extinction: Acting fast avoids extinctions. *Conservation Letters*, *5*(4), 274–280. https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00239.x

McCain, C., Szewczyk, T., & Bracy Knight, K. (2016). Population variability complicates the accurate detection of climate change responses. *Global Change Biology*, *22*(6), 2081–2093. https://doi.org/10.1111/gcb.13211

McDonald-Madden, E., Baxter, P. W., Fuller, R. A., Martin, T. G., Game, E. T., Montambault, J., & Possingham, H. P. (2010). Monitoring does not always count. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(10), 547–550. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.002

Prater, A. J. (1979). Trends in accuracy of counting birds. *Bird Study*, *26*(3), 198–200.

R Core Team. (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.

Reynolds, J. H., Thompson, W. L., & Russell, B. (2011). Planning for success: Identifying effective and efficient survey designs for monitoring. *Biological Conservation*, *144*(5), 1278–1284. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.002

Rhodes, J. R., & Jonzén, N. (2011). Monitoring temporal trends in spatially structured populations: How should sampling effort be allocated between space and time? *Ecography*, *34*(6), 1040–1048. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06370.x

Rosenstock S. S., Anderson D. R., Giesen K. M., Leukering T., Carter M. F. (2002). Landbird Counting Techniques: Current Practices and an Alternative. *The Auk*, *119*(1), 46–53. http://dx.doi.org/10.1093/auk/119.1.46

Royle, J. A., & Dorazio, R. M. (2008). *Hierarchical modeling and inference in ecology: The analysis of data from populations, metapopulations and communities*. Elsevier.

Rueda-Cediel, P., Anderson, K. E., Regan, T. J., Franklin, J., & Regan, H. M. (2015). Combined influences of model choice, data quality, and data quantity when estimating population trends. *PLoS One*, *10*(7), e0132255. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132255

Sanz-Pérez, A., Sollmann, R., Sardà-Palomera, F., Bota, G., & Giralt, D. (2020). The role of detectability on bird population trend estimates in an open farmland landscape. *Biodiversity and Conservation*, *29*(6), 1747–1765. https://doi.org/10.1007/s10531-020-01948-0

Schwarz, C. J., & Seber, G. A. (1999). Estimating animal abundance: Review III. *Statistical Science*, *14*, 427–456.

Seber, G. A. (2002). *The estimation of animal abundance and related parameters*. Blackburn Press. xvii.

Smith, G. W. (1995). *A critical review of the aerial and ground surveys of breeding waterfowl in North America. (No. FWS-SR-5)*. Fish and Wildlife Service Laurel MD Office of Migratory Bird Management. Retrieved from http://www.dtic.mil/docs/citations/ADA322667

Tamisier, A., & Dehorter, O. (1999). *Camargue, canards et foulques: fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver*. Centre ornithologique du Gard.

Thomas, L. (1996). Monitoring long-term population change: Why are there so many analysis methods? *Ecology*, *77*(1), 49–58. https://doi.org/10.2307/2265653

Thompson, W. L. (2002). Towards reliable bird surveys: Accounting for individuals present but not detected. *The Auk*, *119*(1), 18–25. https://doi.org/10.1093/auk/119.1.18

Tománková, I., Boland, H., Reid, N., & Fox, A. D. (2013). Assessing the extent to which temporal changes in waterbird community composition are driven by either local, regional or global factors. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *23*(2), 343–355. https://doi.org/10.1002/aqc.2303

Vandekerckhove, J., Matzke, D., & Wagenmakers, E.-J. (2015). In J. R. Busemeyer, Z. Wang, J. T. Townsend, & A. Eidels (Eds.), *Model comparison and the principle of parsimony* (Vol. 1). Oxford University Press.

Wauchope, H., Amano, T., Sutherland, W., & Johnston, A. (2019). When can we trust population trends? A method for quantifying the effects of sampling interval and duration. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*(12), 2067–2078. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13302

Wenger, S. J., & Freeman, M. C. (2008). Estimating species occurrence, abundance, and detection probability using zero-inflated distributions. *Ecology*, *89*(10), 2953–2959. https://doi.org/10.1890/07-1127.1

White, E. R. (2019). Minimum time required to detect population trends: The need for long-term monitoring programs. *BioScience*, *69*(1), 40–46. https://doi.org/10.1093/biosci/biy144

Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.

Williams, I. D., Walsh, W. J., Tissot, B. N., & Hallacher, L. E. (2006). Impact of observers' experience level on counts of fishes in underwater visual surveys. *Marine Ecology Progress Series*, *310*, 185–191. https://doi.org/10.3354/meps310185

Wilson, H. B., Kendall, B. E., & Possingham, H. P. (2011). Variability in population abundance and the classification of extinction risk. *Conservation Biology*, *25*(4), 747–757. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01671.x

Yates, F. (1953). *Sampling methods for censuses and surveys* (2nd ed.). London: Charles Griffin & Co., Ltd.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Vallecillo D, Gauthier-Clerc M, Guillemain M, et al. Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. *Ecol Evol*. 2021;00:1–12. https://doi.org/10.1002/ece3.7191

SUPPORTING INFORMATION – ARTICLE 1

Supporting 1: Percentage of simulations that detect a decline

Scenarios / Trends	O1 T1 (N=24)		O1 T5 (N=100)		O1 T25 (N=100)		O24 T1 (N=100)		O24 T5 (N=100)		O24 T25 (N=100)	
	Tmin	25 years	*Tmin*	25 years	*Tmin*	25 years	*Tmin*	25 years	*Tmin*	25 years	*Tmin*	25 years
- 7.4 % per year	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
- 3.9 % per year	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
- 1.1 % per year	100	100	78.6	78.6	97	97	100	100	100	100	100	100

Supporting Table A1. Percentage of simulations that detect a decline for Tmin and for 25 years of monitoring.

Supporting 2: Percentage precision

Method: We measured the percentage precision (PP) on the confidence interval (CI) of the trend estimate as a function of the number of monitoring years compared to 3 years of monitoring.

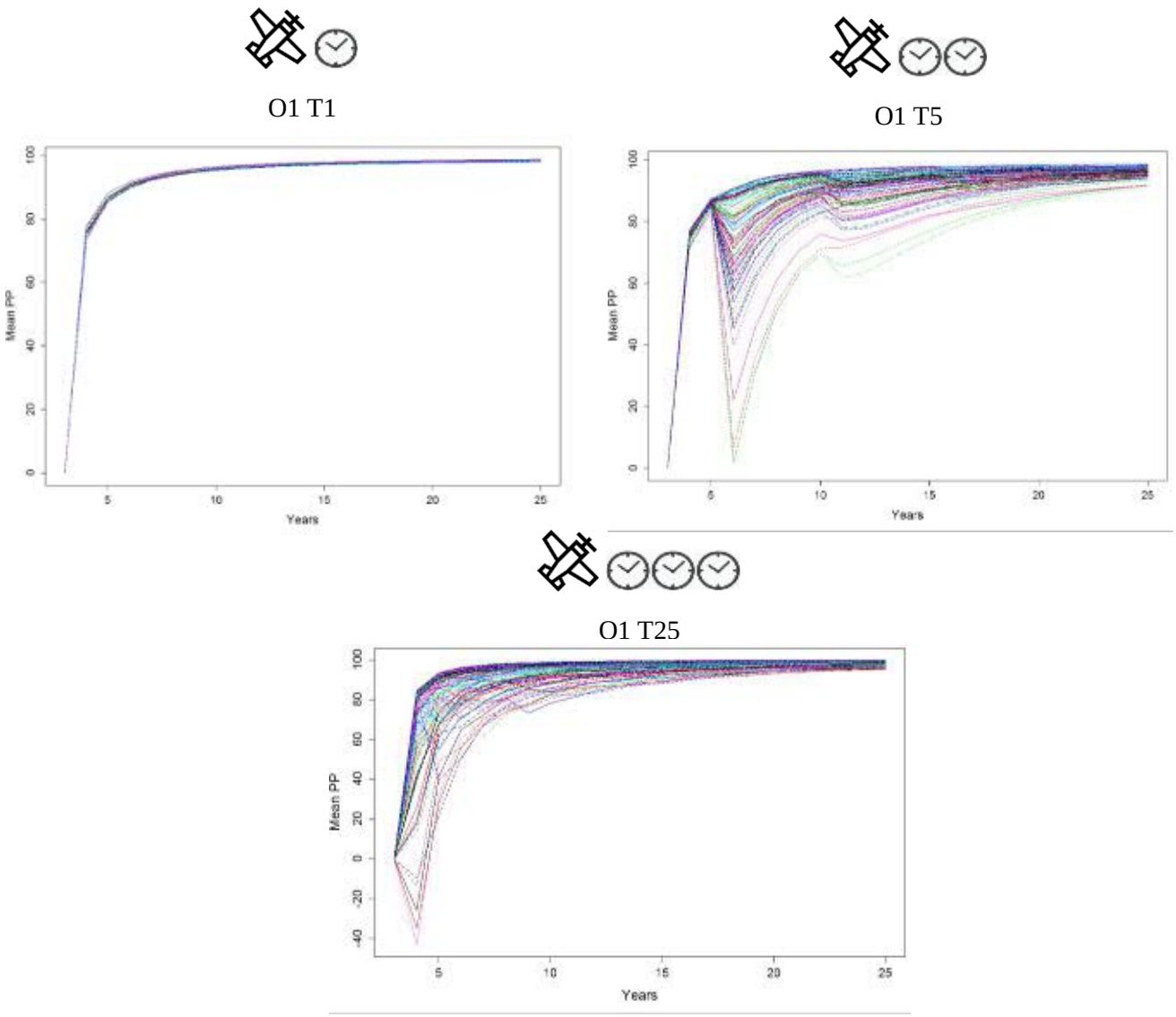
$$\text{PP} = 100 - \frac{(CI\ upper\ bound\ Ti - CI\ lower\ bound\ Ti) * 100}{(CI\ upper\ bound\ T3 - CI\ lower\ bound\ T3)}$$

where *CI upper bound Ti* corresponds to the value of the upper bound of the confidence interval of the trend estimate for all integers i between 4 and 25. *CI lower bound* corresponds to the value of the lower bound of the confidence interval of the trend estimate. *CI* T_3 corresponds to the confidence interval of the trend estimate for three monitoring years. 3 years of monitoring are the minimum required to calculate a confidence interval. For each of the 100 simulations (random noise) for each random selection of observers under the different scenarios, we evaluated the percentage precision for each monitoring duration, T_{+1}, T_{+2}, ..., T_{+22}, compared to three years of monitoring, $T_{=3}$.

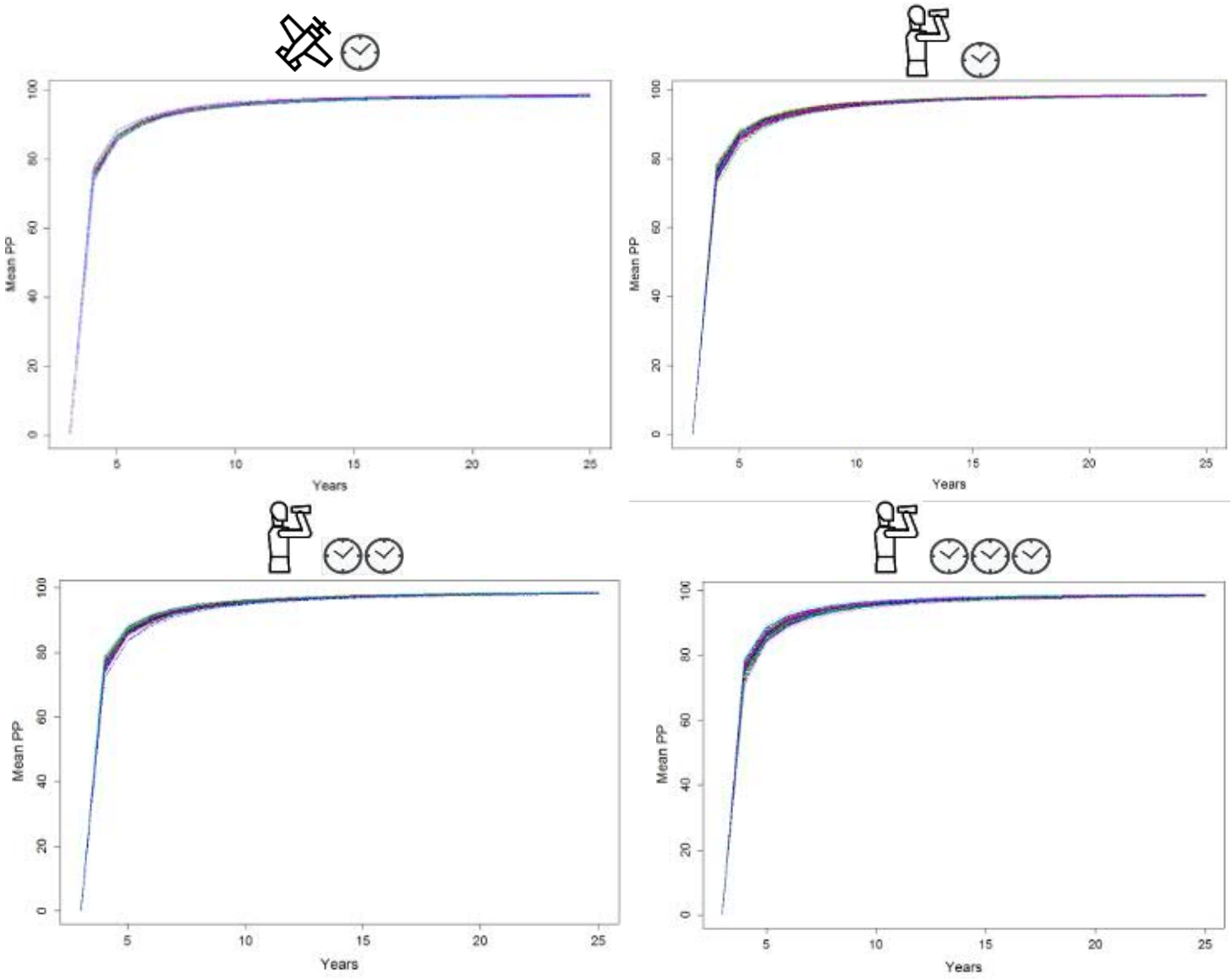
Result: The PP did not differ within the same scenario regardless of the strength of the trend tested. For example, for the scenario O1 T1, 5 years of monitoring generated more than 80% of PP (relative to three years of monitoring) for all trends (-7.4%, -3.9% or -1.1% per year). Temporal changes in observers may lead to a loss of precision of the CI (decrease in PP values). For example, for the trend - 7.4% per year for 5 years of monitoring, scenario O1 T1 generated

average PP values between 82.1 % and 88.3 % (Supporting Figure A1). In contrast, under scenarios O1 T5 and O1 T25, average PP values were lower: between 38 .7 % and 92.2 % (the average *Tmin* = 7 years) and between 76.1 % and 99.1 % (the average *Tmin* = 10 years), respectively (Supporting Figure A1).

When observers identity changed spatially (scenarios O24), the temporal changes of observers did not influence the PP for all trends tested. For example, for the trend - 7.4% per year, there was no change in PP between scenarios with spatial changes (Supporting Fig. A2). In addition, the PP values with spatial changes of observers were similar to those of scenario O1 T1 (Supporting Fig. A2). For example, after 5 years of monitoring, the average *Tmin* required to detect the trend for scenarios O1 T1, O24 T1, O24 T5, O24 T25, generated the same average PP of 85.8% ± 0.8 (s.d.).



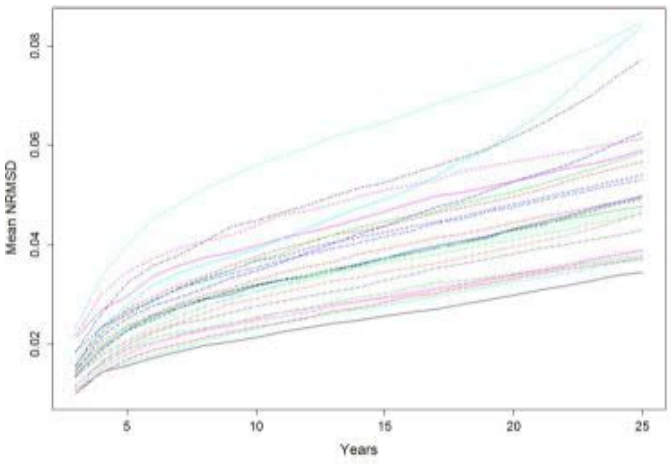
Supporting Figure A1. Mean PP according to the number of years of monitoring for the trend - 7.4% per year and for all scenarios with only temporal changes in observers (100 simulations with random noise for each of the 24 observers for the scenario O1 T1 and for each of the 100 random selections of observers for scenarios O1 T5 and O1 T25).



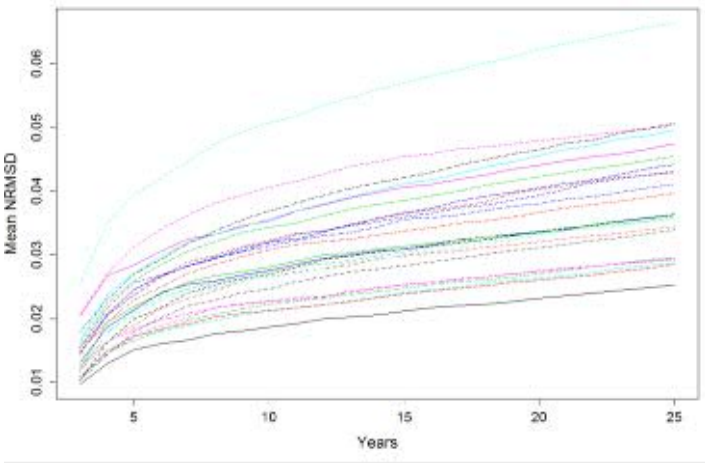
Supporting Figure A2. Mean PP according to the number of years of monitoring for the trend - 7.4% per year and for all scenarios with spatial and temporal changes in observers (100 simulations with random noise for each of the 24 observers for the scenario O1 T1 and for each of the 100 random selections of observers for scenarios O24 T1, O24 T5 and O24 T25).

Supporting 3: NRMSD

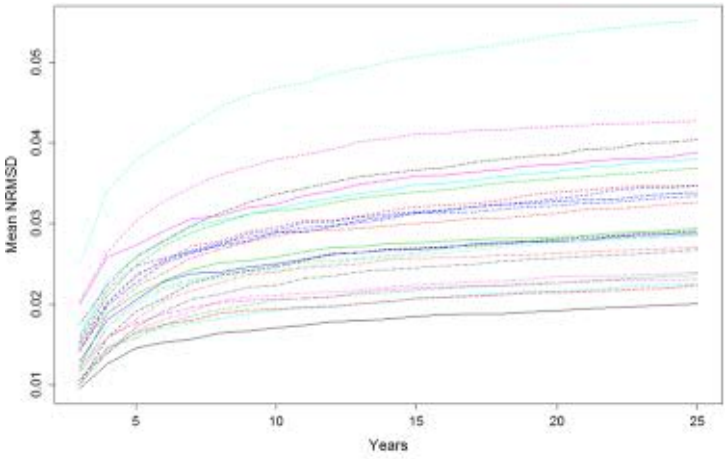
- 7.4% per year



- 3.9% per year

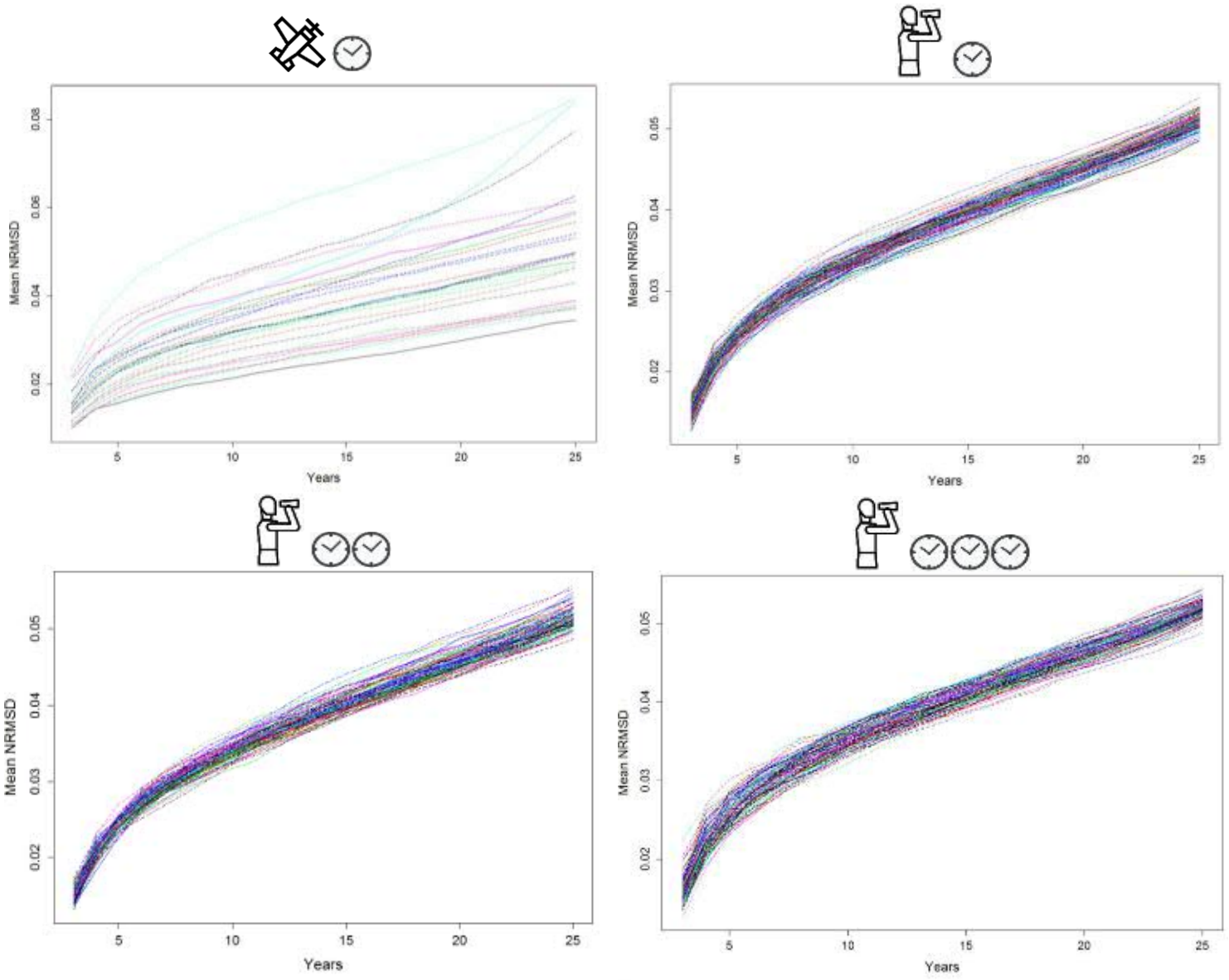


- 1.1% per year



Supporting Figure A3. Mean NRMSD according to the number of years of monitoring for the O1 T1 scenario and for all trends tested (100 simulations with random noise for each of the 24 experienced observers).

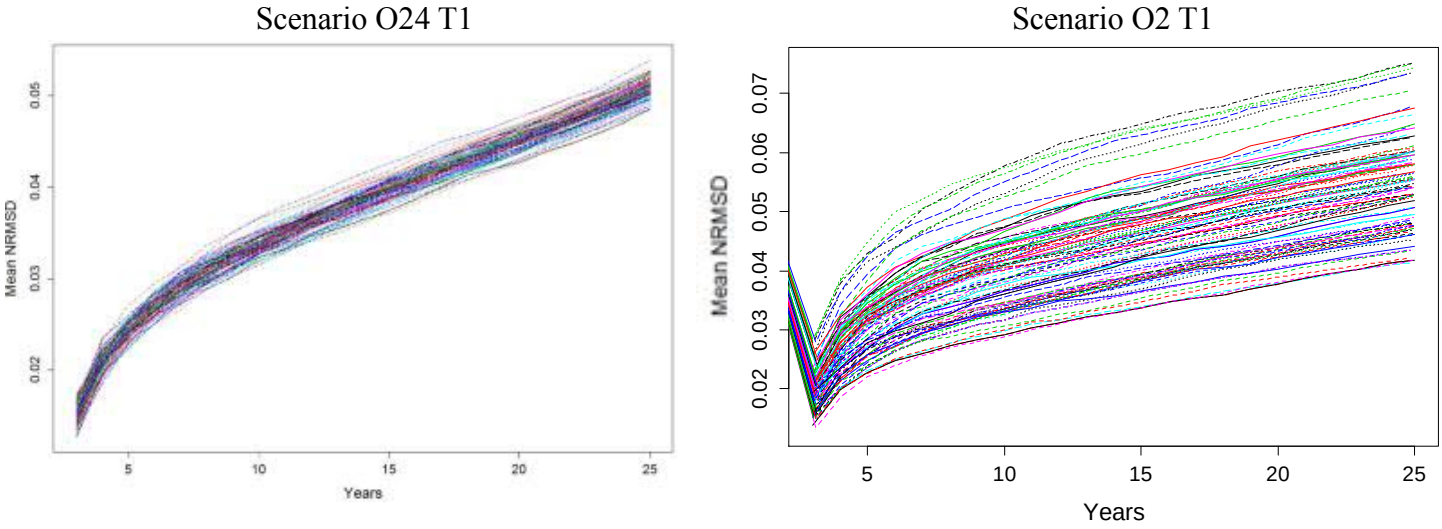
In this configuration (20 observers randomly counted 4 sites and 4 additional observers randomly counted 5 sites), observer spatial changes reduced the influence of observer temporal changes on NRMSD mean values. However, NRMSD mean values were lower in O1 T1 than in scenarios where observers changed spatially (Supporting Fig. A4), depending on the capacity of estimating groups among observers. In some cases, less residual variance (greater precision of the slope parameter estimate) was recorded when the observer counted all sites and over the entire monitoring period.



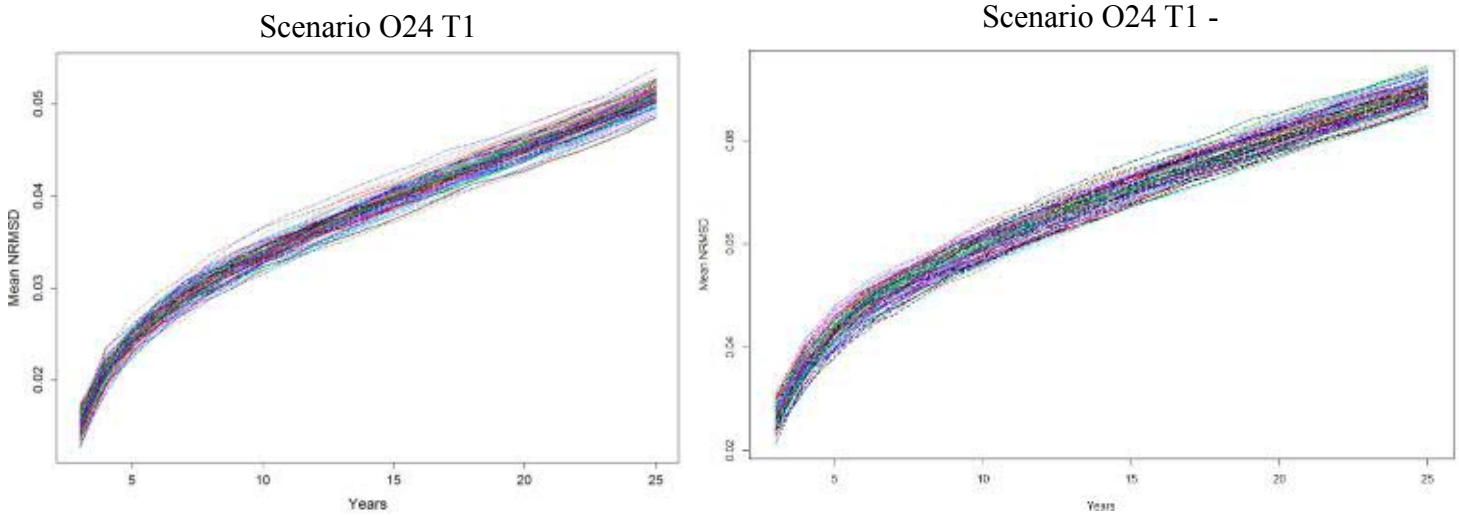
Supporting Figure A4. Mean NRMSD according to the number of years of monitoring for the trend - 7.4% per year and for all scenarios with spatial and temporal changes in observers (100 simulations with random noise for each of the 24 observers for the scenario O1 T1 and for each of the 100 random selections of observers for scenarios O24 T1, O24 T5 and O24 T25).

Supporting 4: Scenario O2 T1 and Scenario O24 T1 -

NRMSD for scenarios with 2 observers spread over 100 sites (Supporting Fig. A5) and 24 observers spread over 24 sites (Supporting Fig. A6).



Supporting Figure A5. Mean NRMSD according to the number of years of monitoring for the trend - 7.4 % per year and for scenarios with spatial changes in observers (100 simulations with random noise for each of the 100 random selections of observers for the 2 scenarios). O24 T1: 20 observers randomly counted 4 sites and 4 additional observers randomly counted 5 sites. O2 T1: 2 observers randomly counted 50 sites each.



Supporting Figure A6. Mean NRMSD according to the number of years of monitoring for the trend - 7.4 % per year and for scenarios with spatial changes in observers (100 simulations with random noise for each of the 100 random selections of observers for the 2 scenarios). O24 T1: 20 observers randomly counted 4 sites and 4 additional observers randomly counted 5 sites. O24 T1 -: 24 observers randomly counted 1 site each.

Première section : méthode de comptage et analyse des données

Article 2. Accounting for detection probability with overestimation by integrating double monitoring programs over 40 years

David Vallecillo, Matthieu Guillemain, Matthieu Authier, Colin Bouchard, Damien Cohez, Emmanuel Vialet, Grégoire Massez, Philippe Vandewalle, Jocelyn Champagnon

Article en révision dans *PLOS One*

Accounting for detection probability with overestimation by integrating double monitoring programs over 40 years

David Vallecillo[1,2*], Matthieu Guillemain[2], Matthieu Authier[3], Colin Bouchard[4], Damien Cohez[1], Emmanuel Vialet[5], Grégoire Massez[6], Philippe Vandewalle[7], Jocelyn Champagnon[1]

[1] Tour du Valat, Research institute for the conservation of Mediterranean wetlands, Le Sambuc, 13 200 Arles, France

[2] OFB, Unité Avifaune migratrice, La Tour du Valat, Le Sambuc, 13 200 Arles, France

[3] Observatoire Pelagis, UMS 3462 CNRS-LRUniv ADERA, 17 000 La Rochelle, France

[4] UMR Ecobiop, e2S, Université de Pau et Pays de l'Adour, INRAE, 64 310 Saint-Pée sur Nivelle, France

[5] Parc Naturel Régional de Camargue, Mas du Pont de Rousty, 13 200 Arles, France

[6] Les Amis des Marais du Vigueirat, Chemin de l'Etourneau, 13 104 Mas-Thibert, France

[7] SNPN-RNN de Camargue, 13 200 Arles, France

* Corresponding author

E-mail : **vallecillo@tourduvalat.org**

Abstract

In the context of wildlife population declines, increasing computer power and advances in statistics improve estimates of population sizes while considering imperfect detection of individuals. However, respecting the assumptions of the models such as N-mixture models requires the implementation of a rigorous monitoring protocol that is rarely adaptable to field conditions. When the logistical, economic and ecological constraints are too strong, model-based data integration are particularly relevant to take advantage of independent protocols in order to understand population dynamics more reliably. Here a State-Space log-Student model was developed to evaluate wintering waterfowl numbers in the Camargue, southern France, while taking a conditional probability of detection (estimation of detection probabilities relative to the value set for one of the parameters) into consideration. The overall high probability of detection of such animals (gregarious species), the large number of sites (wetlands within the Camargue delta) and years monitored (44) made it possible to combine both terrestrial and aerial surveys (which constituted spatially and temporally replicated counts) to estimate a conditional probability of detection, while accounting for false-positive counting errors and changes in observers over the study period. The model estimates, without bias, abundance indices of wintering Common Teal, Mallard and Common Coot, all species abundant in the area. We found that counts were underestimated compared to this index. The model-based data integration approach as described here seems like a promising solution that takes advantage of as much as possible of the data collected from several methods when the logistic constraints do not allow the implementation of a permanent monitoring and analysis protocol taking into account the detectability of individuals.

Keywords: detection probability, model-based data integration, State-Space model, false-positive errors

1. Introduction

While wildlife populations decline across multiple taxa, population dynamics is a mandatory tool to document and better appreciate temporal variability in population size and the subsequent risk of collapse [1]. Using criteria such as quantified reductions in estimated population size allows targeting the species most in need of conservation and management policies. Ecological monitoring associated with powerful statistical analyses are therefore necessary to accurately estimate population size [2]. Increasing computer power and advances in statistics over the last 20 years now enable improving estimates of population sizes.

Counts of wildlife only provide estimates and not actual population size because of various sources of errors such as imperfect detection [3,4], biased abilities to count animals that are detected [5–8], and misidentification of species [9,10]. Accounting for such sources of errors is necessary as errors can introduce considerable estimation bias [11] reducing the power to detect trends accurately [7,12–14]. Counts may provide reliable information about population trends if detection probability remains constant over time [6,15], yet such a situation is rarely met in practice [14]. Studies on population dynamics are usually based on long time-series of counts of individuals leading to changes in observers or their experience [16]. Such changes in observers or their abilities are important sources of variation in detection probability that need to be considered [17]. Therefore accounting for variation in probability of detection is necessary to study ecological processes accurately [18].

Several survey designs and modelling approaches exist to account for and correct imperfect detection in studies of population dynamics. For instance, distance sampling [19], double sampling [20] and double-observer [21] approaches are widely used techniques to estimate abundance of wild animal populations. Recently, State-Space Models have been developed to deal with the observation error and the latent ecological process of interest simultaneously. More specifically, binomial mixture models (N-mixture, [22]) jointly estimate local abundance and detection probability with a metapopulation design and counts without individual identification or distance measurements [23–26].

Although promising and powerful, the assumptions of N-mixture models are strong and can lead to large biases in estimation when they are slightly violated [27,28]. Respecting the assumptions of N-mixture models requires the implementation of a rigorous and demanding monitoring protocol that may prove too stringent in some field conditions. False-positive counting errors (double-counting and misidentification) can be prominent in the observation process. Although a steadily increasing number of papers have dealt with false-positive errors [10,29,30], it remains difficult to collect all the necessary data to account for them. The binomial distribution used in the N-mixture assumes that the modelling of the observation process is actually dominated by false-negative errors, where false-positive errors are rare or absent. However, this assumption can be problematic in the case of gregarious species, which are common in the animal kingdom. This is particularly the case when counting flocks of animals such as wintering waterfowl, which is not an easy task owing to their high gregariousness, mixing of species, and harsh weather conditions [31,32]. In addition, monitoring may lead to a violation of the population closure assumption when disturbance during a survey causes the displacement of individuals.

Joint analysis of several datasets from heterogeneous protocols is increasingly popular because it takes advantage of as much possible of data collected [33–36]. Model-based data integration is particularly relevant to estimating species' distributions [37] or population dynamics [38]. For instance, some studies relaxed some assumptions behind N-mixture models and estimate abundance of open populations using multiple sources of data, including telemetry data on locations of individuals [39]. Applied to the context of wildlife counts with heterogeneous sources, it can generally improve the accuracy of detection probability by integration of data from multiple sources in a single model [40]. N-mixture models aim at estimating absolute abundance, however a reliable index of abundance (relative abundance) is actually enough to reveal and tackle population dynamics.

Here we developed a State-Space model to evaluate wintering waterfowl numbers in the Camargue, southern France, where both ground and aerial censuses have been performed for decades. We have taken into consideration a conditional probability of detection which corresponds to estimation of detection probabilities relative to the value set for one of the parameters. The overall high probability of detection of such animals, the large number of sites (wetlands within the Camargue delta) and years monitored made it possible to combine both terrestrial and aerial surveys (which constituted spatially and temporally replicated counts; [41]), while taking into account changes in observers over the study period. Such an approach, while more *ad hoc* than N-mixture models, allowed nevertheless to integrate several datasets, which have undergone change in protocol over time (but crucially not at the same time), to accurately assess population dynamics.

2. Methods

2.1 Study area and species

The Camargue is a wide delta (~ 150 000 ha) at the mouth of the Rhône River (southern France) to the Mediterranean Sea. The delta is composed of over 60,000 ha wetlands and 30,000 ha protected areas; the remaining area is mostly farmland. Since the beginning of regular wintering bird counts in the 1960s, the Camargue is a site of international importance (*sensu* the Ramsar Convention) for many species including Common Teal (*Anas crecca*), Mallard (*Anas platyrhynchos*) and Common Coot (*Fulica atra*). The counts show that the Camargue has hosted on average 25 900 Teal ± 11 200 SD, 25 100 Mallard ± 13 300 SD and 21 300 Common Coot ± 8 100 SD in January (month used by Wetlands International for the International Waterbird Census) from 1976 to 2020. These three species are also the most abundant species in the Camargue waterfowl community: Teal, Mallard and Coot account on average for 28.7% (± 11.8 SD, n = 43 years), 30.5% (± 15.6 SD, n = 43 years) and 25.5% (± 16.9 SD, n = 43 years) of the total number of *Anatidae* + *Rallidae* during mid-winter, respectively. During the day, these species congregate in high concentrations on marshes and ponds, called day-roosts, which are generally extensive and open [42]. Ducks generally allocate little time to feeding in these areas, around a quarter of the day or less because they feed actively during the night, while the Common Coot has mainly a diurnal feeding activity [42].

2.2. Population counts

The study area covered by the counts represents a total of 18,333 ha and is logistically divided into 40 polygons ranging in size from 9 to 1,885 ha (Fig. 1). These polygons correspond to the visual delimitation of coherent water bodies making the spatialization of the counts possible. The term *site* will hereafter be used to refer to a polygon of the study area with an associated count per species.

Figure 1. Location of the 40 sites in the study area. Ten sites were distributed within the Tour du Valat (in blue), 21 sites at the Réserve Naturelle Nationale de Camargue (in green), two sites at the Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat (in yellow) and seven sites at the Marais

de la Palissade (in brown). For aerial counts, 32 sites were counted by the first observer (1975 - 2002), 39 sites by the second (2004 - 2013) and 40 sites by the last (2014 - 2020). Ground data were collected by different observers and the year in which monitoring began differed among sites.

Waterbirds are counted in these 40 sites by plane and from the ground, from September to March since 1964, with only 35 missing values (ranging from eight missing years in March to only one in January). The first ten years were excluded due to changes in protocol (methodology, division of counting sectors, etc.). Each aerial count was carried out as close as possible to the 15th of the month, generally on a Tuesday to reduce disturbance that weekend hunting could induce on the distribution of waterbirds [43]. Over the whole area, a similar track (6 hours flight) was followed each month to count the birds. To enable their identification, the pilot forced them to take flight (by circling over a given wetland). This counting method was based on easily detectable diurnal species (gregarious species), applied to a relatively limited geographical area and almost all the day-roosts used in the delta by the species to be counted were visited [43]. The plane flew at a low altitude (about 60 to 80 m) at a speed of about 180 km/h. Bird counts were recorded on a voice recorder by an observer sitting next to the pilot, distinguishing the number of individuals per species per wetland site [43]. Only three observers recorded bird numbers since the beginning of the counts: Observer 1 (Obs1) from 1964 to 2001, Observer 2 (Obs2) from 2003 to 2012 and Observer 3 (Obs3) since 2013, increasing reliability of the surveys over the time [7]. Each observer trained his successor, in turn. The number of sites monitored has increased over time. Thirty-two sites were counted by the first observer (1975 - 2002), 39 sites by the second (2004 - 2013) and 40 sites by the last (2014 - 2020), in order to consider newly appearing day-roosts (Fig. 1).

In parallel, ground counts were carried out on the 40 sites and the same day or within a few days of aerial counts (on average 3.3 days $\pm$ 3.3 SD). Ground data were collected by

different observers (identity of observers not recorded), and were initiated at different dates in the various sites. Several of the monitoring sites are protected areas (albeit with different protection statuses): The Tour du Valat (10 sites, started in 1979 with 40% of missing values), the Réserve Naturelle Nationale de Camargue (21 sites, started in 1989, 41% of missing values), the Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat (2 sites, started in 1989, 46% of missing values), and the Marais de la Palissade (7 sites, started in 1992, 58% of missing values). Two methods of counting from the ground have been set up according to the protected areas and characteristics of their environment. The observers either stayed at a fixed point or conversely moved and flushed the birds away to count them. For the Tour du Valat a change of method occurred from fixed point counting at the beginning of the surveys to voluntary disturbance from 2006 onwards.

2.3. Statistical analyses

The count data from the 40 sites over up to 44 years were analysed with State-space models [44,45] using a Bayesian framework [18]. State-space models consist of a set of linked models (1) a model for the state process, (2) a model for the observation process and (3) a model for the initial state. The state process describes the dynamics of the state (in our case the bird abundance index) over time and for each site, and the observation model links the observations (counts) to the state. The model takes into account random sampling errors (counting errors) from both sources of data [18]. The model represents environmental stochasticity as log- Student process noise. We assumed a stochastic exponential population growth in an unlimited environment (with no density-dependence) for the dynamic of the state because it is expected that the carrying capacity of the sites is not reached (numbers can be widely greater during cold spells forcing birds wintering in Northern Europe to find shelter in Camargue, [42]). In our case, the modelling process estimates an abundance index

corrected by a conditional probability of detection (see below). Indeed, the actual abundance cannot be estimated with such aerial and count data as the actual detection probabilities of these methods are not known. Thus, the population size *N* in a site *s* in year *t* is estimated by:

$$N_{s,t} = N_{s,t-1} \times \exp(r_{s,t})$$

where $r_{s,t}$ is the instantaneous growth rate of site *s* from year *t - 1* to *t*. The growth rate of site *s* and year *t* is modelled by a first order random walk given by:

$$r_{s,t} \sim \text{Normal}\,(r_{s,t-1}, \sigma^2_{\text{year}})$$

where the growth rate in year *t* depends on the growth rate in year *t-1*. The growth rate is a normally distributed random effect whose variance σ^2_{year} is the variability of the growth rates among years whatever the site. To define the initial state (population size in the year when the monitoring started) we estimated the size of the population for each site *s* in the first year as:

$$\log(N_{s,1}) \sim \text{Normal}\,(mu, \sigma^2_{\text{site}})$$

where *mu* is the expected abundance during year 1975 and σ^2_{site} is the variability of the size of the population among sites.

The model contains a log-student observation error as well. Student's *t*-distribution with a low degree of freedom was chosen for the observation process in order to take into account the existence of potentially very different values from one year to the next. The Camargue is located towards the south-western limit of the wintering area of most duck species for the Black Sea/Mediterranean flyway. This geographic position can cause significant variations in abundance from year to year due to variability in weather conditions. This choice also makes it possible to take into account any possible major counting error. Thus, counts for each method *i*, each month *m*, each site *s* in year *t* are modelled as:

$$\log_Count_{i,m,s,t} \sim \text{Student}(\log(N_{s,t}) + \alpha_{m,t} + \log(p_{i,s,t}), \sigma_i^2, \nu)$$

where $N_{s,t}$ is the abundance index, $\alpha_{m,t}$ is the seasonal pattern, $p_{i,s,t}$ is a detection probability, σ_i^2 are the specific counting method residual errors and ν are the degrees of freedom set at 4 [46]. The seasonal pattern $\alpha_{m,t}$ has been hierarchically decomposed with an interannual stochasticity σ^2_{month2} in the month effect δ_m as:

$$\alpha_{m,t} \sim \text{Normal}(\delta_m, \sigma^2_{\text{month2}})$$

where δ_m are the expected values of the month effect for the month m and σ^2_{month2} is the interannual variability of the seasonal pattern. δ_m, the month effect depending on the effect of the previous month (δ_{m-1}), is modelled by a first order random walk given by:

$$\delta_m \sim \text{Normal}(\delta_{m-1}, \sigma^2_{\text{month1}})$$

where σ^2_{month1} is the intermonthly variability. δ_1, the month effect for September, is set to 0 for identifiability.

The variations in the conditional probability of detection has been modelled as a function of protected areas (for ground counts) and observers (for aerial counts) using a logit-linear model to $p_{i,s,t}$:

$$p_{i,s,t} = \text{inv_logit}(\beta_i + \gamma_{i,s,t})$$

with the counting method effect β_i (i=1 for the aerial method which corresponds to the value of conditional probability of detection for Obs1 and i=2 for the ground method which corresponds to the value of conditional probability of detection for Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat) and $\gamma_{i,s,t}$ takes into account intra-method variations (Table 1). Two values were estimated for the parameter $\gamma_{1,s,t}$, which correspond to the two changes of observers during aerial counts (Table 1). Four values were estimated for the parameter $\gamma_{2,s,t}$ which

correspond to the three protected areas (Tour du Valat, Réserve Naturelle Nationale de Camargue, Marais de la Palissade) with a temporal change in the counting method at the Tour du Valat due to the change in the protocol in 2006 from undisturbed count from a distance to count with disturbance (Table 1). We assumed no site effect in the detection probability for aerial counts as the same observer covered all sites by using the same method. Even though it is unlikely to have a constant site effect over such a long period, we assume that this part of the variability is taken into account by the residual error. No observer effect was considered for ground counts because the identity of the observers was not recorded.

To overcome identifiability issues in parameter estimations, we set parameter β_2 to 0 (which is equal to a probability of detection index of 0.5) which corresponds to the index of detection probability for the two sites of Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat (Table 1). In this way we do not obtain an actual probability of detection but a conditional probability that allows us to correct the abundance index for shifts in the probability of detection. Yet, since we were interested in the change of population sizes rather than in their absolute values, this limitation does not pose a serious problem for our inference.

Aerial counts $p_{1,s,t}$	t = 1, …,27	t_1 = 28, …,37	t_2 = 38, …,44
s = 1, …, 40	Obs 1 β_1	Obs 2 $\beta_1 + \gamma_{1,s,t_1}$	Obs 3 $\beta_1 + \gamma_{1,s,t_2}$

Ground counts $p_{2,s,t}$	t = 1, …, 44	
	t_1 = 1, …, 31	t_2 = 32, …, 44
s_1 = 1, …, 7	Marais de la Palissade $\beta_2 + \gamma_{2,s_1,t}$	
s_2 = 8, …, 28	Réserve Naturelle Nationale de Camargue $\beta_2 + \gamma_{2,s_2,t}$	
s_3 = 29, …, 38	Tour du Valat $\beta_2 + \gamma_{2,s_3,t_1}$	Tour du Valat new counting method $\beta_2 + \gamma_{2,s_3,t_2}$

s = 39, 40	Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat $\theta_2 = 0$

Table 1. Parametrization of the linear predictor of the conditional detection probability. Index *s* corresponds to sites and index *t* to years. Three values of parameters were estimated for aerial counts (one for θ and two for γ) and four values were estimated for ground counts (four for γ). Parameter θ_2 was set to 0 for identifiability.

We specified weakly informative priors based on knowledge about the parameters adapted to our data (the priors are given in S1 Appendix) by conducting a Prior Predictive Check [47] (for the code see S1 Appendix). We used JAGS, a MCMC sampler [48,49], to fit the model (for the code see S2 Appendix) that was run from R via package R2jags [49,50]. A total of 40,000 samples were simulated from the posteriors with the first 1,500 as burning. We only retained every 10th sample and used three chains with dispersed initial values to check the convergence of the simulations. Convergence was satisfactory (in all cases the Brooks–Gelman–Rubin criterion was $\hat{R} < 1.1$; Brooks & Gelman, 1998). Before being applied to the data set, we measured estimation bias by conducting a sensitivity analysis of the model based on a simulated dataset.

The results were compiled from the posterior distributions of detection probability indices, for each of the aerial observers and protected areas, and abundance index.

3. Results

The model estimated abundance indices for each species and site with conditional detection probabilities for each method (and observer in the case of aerial counts). The sensitivity analysis did not reveal biased model estimates in the differences in the probability of detection (conditional probability of detection) whatever the value set for the Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat (range set from 0 to 1.4, for the sensitivity analysis see S3 Appendix).

For the aerial counts and for all three species, Obs1 detected the same proportion of the number of individuals on average than Obs2, while Obs3 underestimated less than Obs1 and Obs2, hence his index of probability detection was the highest (Fig. 2). For Common Teal, Obs3 had a 93% probability of detecting more individuals than Obs1 (proportion of MCMC samples that were higher than the upper limit of Obs1's credible interval) and a 96% probability of detecting more individuals than Obs2. On average, Obs3 detected 1.7 ± 0.2 SD times more individuals than Obs1 or Obs2 (Fig. 2). For Mallard, Obs3 had a 27% probability of detecting more individuals than Obs1 and a 73% probability of detecting more individuals than Obs2. On average, Obs3 detected 1.2 ± 0.1 SD times more individuals than Obs1 and 1.4 ± 0.2 SD times more individuals than Obs2 (Fig. 2). For Common Coot, Obs3 had a 67% probability of detecting more individuals than Obs1 and a 70% probability of detecting more individuals than Obs2. On average, Obs3 detected 1.4 ± 0.1 SD times more individuals than Obs1 or Obs2 (Fig. 2).

Figure 2. Density plot representing posterior distributions of the conditional detection probability for each of the observers (blue for aerial counts) and territories (yellow for ground counts). The dot represents the average of conditional probability of detection for each of these parameters and the dashed lines the associated 95 % credible interval.

All species considered, 1.6 ± 0.1 SD times as many individuals were detected from the ground compared to aerial counts. 2.1 ± 0.3 SD times more birds were detected from the ground when the protocol implied observers flushing the birds off in order to count them compared to aerial counts and ground counts without flushing the birds (the Marais de la Palissade, the Marais du Vigueirat and the Tour du Valat after the change in counting method, Fig. 2).

For all species, the abundance index values estimated by the model were in most cases higher than the bird numbers recorded during monitoring, i.e. bird counts underestimated

actual bird numbers (Fig. 3). However, the estimates of the abundance index did well capture the temporal dynamics observed in the count data (Fig. 3). For instance, the peaks of abundance observed for Common Teal between 1990 and 1997 at the Marais du Vigueirat and the Réserve Naturelle Nationale de Camargue were well estimated by the model; as were the peaks of abundance observed between 2000 and 2008 at the Marais du Vigueirat and the Tour du Valat (Fig. 3). Moreover, the abundance index was positively correlated to aerial and ground counts for the three species studied (Spearman's test; Common teal abundance index: aerial counts, ρ = 0.76, ground counts, ρ = 0.66; Mallard abundance index: aerial counts, ρ = 0.87, ground counts, ρ = 0.91; Common Coot abundance index: aerial counts, ρ = 0.72, ground counts, ρ = 0.74).

Figure 3. Estimation of the abundance index (black curve with its 95% credible intervals) over the entire monitoring period for the month of January and for each of the territories. Aerial counts are represented by blue dots. Ground counts are represented by yellow dots.

4. Discussion

We developed a State-Space model to better assess population dynamics [26] of wintering waterfowl in the Camargue by estimating abundance indices based on two monitoring methods. Our approach aimed to integrate two independent counting methods (ground and aerial censuses in our case) in order to estimate a conditional probability of detection which depends on the observers (for aerial censuses) and the protected areas (for ground censuses). We found that estimated abundance indices were consistently greater than bird numbers recorded during monitoring (i.e. counts were underestimated), which indicates that the model is able to estimate a conditional probability of detection to better understand population dynamics of wintering waterfowl. The indices of abundance extracted from our single species model are not comparable between species, because the inclusion of a species

effect in a single model led to convergence problems that we were unable to solve, hence a model per species. However, the temporal dynamics between species can be compared.

One added value of our model is to combine count data from two protocols to estimate relative detection probability and abundance indices without physical capture of animals. Recent State-Space models are usually based on a single count per time interval without accounting for detection probability, even relative [26,52]. Our model uses counts replicated in two dimensions (multiple sites and replicate observations per site), like *N*-mixture models [22], but with a more flexible framework. Assumptions of the *N*-mixture model require the implementation of rigorous monitoring protocols which are difficult to apply to most real-life wildlife monitoring programmes because of ecological, logistic or economic constraints [17,27]. The application framework of our State-Space model takes advantage of two independent counting protocols carried out by different monitoring programs to estimate a conditional detection probability. In doing so, our model estimates an abundance index, and not absolute abundance.

Sensitivity analyses did not reveal biased estimates in the differences between the observers and protected areas index of conditional detection probability, and this whatever the value set for Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat (see S3 Appendix). In this way, the model allowed us to correct the abundance index by shifts in the conditional detection probability and did well capture the temporal dynamic observed in the count data. The abundance index estimated by the model shows that counts are consistently underestimated, albeit with an ecologically plausible credible interval. Previous researches have shown that observers generally underestimate waterbird abundance during aerial surveys [53–56] and ground surveys [57], and this especially for large numbers. The next step is to re-evaluate the trends of waterfowl at the scale of the Camargue from the estimated abundance indices,

although our model seemed too complex when it was tentatively applied to low abundance species, such as Northern Pintail (*Anas acuta*, on average 1 245 Northern Pintail ± 967 SD in January).

Gregarious species are counted in groups, where it would be difficult to avoid double counts when measuring the size of flocks. The use of Student's *t*-distribution assumption for the observation error allows working on gregarious species with large flocks, considering false-positive errors (i.e. misidentification and double counts). A low number of degrees of freedom favours extreme values on the shape of the probability density function compared to a Normal distribution, which allows for some possible large counting errors. Where counts are carried out on large flocks, individuals are not detected independently from each other. If they move in flocks, detection of one individual will make it more likely that other group members are also detected, which is a violation of the independence assumption of the observation process underlying the counts. The results of non-independence response variables are usually inflated sample size, underestimated variance, and overdispersion relative to the assumed model [58]. This is a recurrent problem, which has been dealt with by the choice of a beta-binomial distribution for the observation process of *N*-mixture models [59,60]. This opens perspectives for future improvements of the current model towards this direction.

Our results show wide differences in conditional probability of detection between observers, protected areas and counting methods. Temporal and spatial heterogeneity in detection of an individual bird is subject to a variety of sources [12,13,15,61]. In particular, our results show that the model estimates differences in detection rates between observers. This results adds to the existing literature [16,62], which shows that changes and differences in observer skills are an important potential source of bias as in the case of the BBS avian point count surveys [63]. The identity of ground observers was not recorded and hence included in

the Camargue waterbird count databases, and too few monitoring programmes do consider and record the identity of actual observers at national and international levels. It is important that changes in observers be integrated into most monitoring programmes in order to be incorporated into models able to estimate a probability of detection. Taking into account the differences between observers in the detection of individuals allows to better identify variability sources and assess population trends and the environmental factors that impact on them more accurately, in order to correctly design species-specific conservation actions [14,26].

Another important result here was how differences in detection rates between aerial and ground surveys were evidenced. Ground surveys appeared to be closer to the observed counts than the aerial surveys were in the sense that counts were less underestimated compared to aerial survey. Actual count method is also an important known source of variation in bird detection rates [64], and numerous studies confirm that ground counts are less underestimated than aerial counts [56,65–68]. Owing to their greater accuracy, many monitoring protocols actually use ground counts as a correction factor for aerial counts [69,70]. For instance, breeding waterfowl population size estimates in North America rely on aerial surveys adjusted by visibility correction factors derived from counts made from the ground during which all waterfowl are assumed to have been detected [70]. However, ground counts are also subject to errors [57] and differences in the probability of detection between ground and aerial surveys vary according to several factors, although studies agree that generally more individuals are counted from the ground [68,71,72]. Terrestrial and aerial surveys both have their pros and cons, but are each associated with intrinsic limitations, in particular when it comes to detection probability of individuals and ability to estimate flock sizes, which vary among observers [7,16,62].

When the economic and logistical constraints do not allow to put in place a protocol to estimate the probability of detection, the most reliable method is probably the one producing the most repeatable/accurate index in order to assess population trends. In the case of waterbird counts in the Camargue, our model failed in providing such information because it would have been necessary to compare the heterogeneity of the conditional probability of detection over time (from year to year) between methods. Globally, if the monitoring protocol is intended to meet short-spatial scale objectives, for example within the framework of nature reserve management programmes, ground counts seem the most appropriate on the assumption that the probability of detection does not vary much over time. If the species are relatively well identifiable [56], aerial surveys are effective and cost-efficient for quantifying population size and habitat use of waterfowl and other waterbirds across vast (when the sample of areas that can be monitored from the ground are not representative of the study area) and especially inaccessible landscapes. Overall, the most appropriate choice of survey approach will be based on the need for precise and unbiased estimates, balanced with financial and logistical constraints. Also, the question of protocol homogenisation should be considered in the choice of the monitoring method if comparisons between sites are to be made, as in the case of the Pan-European Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS), which produces national and supranational indexes [73].

Our results show that ground counts are more correlated than aerial counts with Mallard and Common Coot abundance indices, while the reverse is noted for Common teal. In one case aerial counts provided more information to estimate the dynamics of Common Teal, whereas for Mallard and Common Coot ground counts provided more information. These results raise the interest of multiplying data sources in order to derive and improve a single reliable abundance indicator by providing more varied information. With the recent

development of statistical analysis methods in ecology, the use of all available information collected by different monitoring protocols in combination with the most appropriate statistical approach is essential to improve the understanding of population dynamics in order to implement appropriate management actions.

5. Conclusion

We developed a State-Space model to improve inference about spatial and temporal variation in relative wildlife abundance from heterogeneous sources of count data. Using statistical methods that take imperfect detection into account provides reliable trend estimates. Monitoring programs always face a trade-off between making the surveys feasible (economic and logistic constraints) and using statistical analyses that provide accurate estimates. Collecting data that allows accounting for imperfect detection by recent development of statistical analysis is not always straightforward and often difficult to apply in the field. The model-based data integration approach as described here seems to be a promising solution that takes advantage of as much as possible of the data collected from several methods that provide additional information. When the logistic constraints are too strong to set up a protocol that accounts for the detectability of individuals, the use of available data from several different protocols can still be integrated to reliability infer population dynamics and thus take appropriate conservation actions.

Acknowledgements

Coline Canonne and Fanny Guillaud are thanked for the first versions of the models. Data collection was possible thanks to the ground observers and the three aerial observers: Alain Tamisier, Michel Gauthier-Clerc and Jean-Baptiste Mouronval.

Supporting information

S1 Appendix. Specification of the prior distributions for the parameters in the models and Prior Predictive Check. (DOCX)
S2 Appendix. JAGS code of the model. (DOCX)
S3 Appendix. Sensitivity analysis. (DOCX)

References

1. Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, et al. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science. 2014;344: 1246752–1246752. doi:10.1126/science.1246752

2. Donald PF, Sanderson FJ, Burfield IJ, Bierman SM, Gregory RD, Waliczky Z. International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. Science. 2007;317: 810–813. doi:10.1126/science.1146002

3. Dénes FV, Silveira LF, Beissinger SR. Estimating abundance of unmarked animal populations: accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. Methods Ecol Evol. 2015;6: 543–556. doi:10.1111/2041-210X.12333

4. Kéry M. Estimating Abundance From Bird Counts: Binomial Mixture Models Uncover Complex Covariate RelationshipsEstimación de Abundancia a Partir de Conteos de Aves: Modelos Mixtos Binomiales Revelan Relaciones Covariadas ComplejasMarc KéryAbundance Estimation by Binomial Mixture Models. The Auk. 2008;125: 336–345. doi:10.1525/auk.2008.06185

5. Seber GA. The estimation of animal abundance and related parameters, Caldwell. NJ: Blackburn Press. xvii; 2002.

6. Thompson WL. Towards Reliable Bird Surveys: Accounting for Individuals Present but not Detected. The Auk. 2002;119: 18–25. doi:10.1093/auk/119.1.18

7. Vallecillo D, Gauthier-Clerc M, Guillemain M, Vittecoq M, Vandewalle P, Roche B, et al. Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. Ecol Evol. 2021;11: 2249–2260.

8. Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ. Analysis and Management of Animal Populations. San Diego: Academic Press; 2002.

9. Costa H, Foody GM, Jiménez S, Silva L. Impacts of Species Misidentification on Species Distribution Modeling with Presence-Only Data. ISPRS Int J Geo-Inf. 2015;4: 2496–2518. doi:10.3390/ijgi4042496

10. Miller DA, Nichols JD, McClintock BT, Grant EHC, Bailey LL, Weir LA. Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: non-detection and species misidentification. Ecology. 2011;92: 1422–1428. doi:https://doi.org/10.1890/10-1396.1

11. Wenger SJ, Freeman MC. Estimating Species Occurrence, Abundance, and Detection Probability Using Zero-Inflated Distributions. Ecology. 2008;89: 2953–2959. doi:10.1890/07-1127.1

12. Kéry M, Dorazio RM, Soldaat L, Strien AV, Zuiderwijk A, Royle JA. Trend estimation in populations with imperfect detection. J Appl Ecol. 2009;46: 1163–1172. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01724.x

13. Newson SE, Massimino D, Johnston A, Baillie SR, Pearce-Higgins JW. Should we account for detectability in population trends? Bird Study. 2013;60: 384–390. doi:10.1080/00063657.2013.805729

14. Sanz-Pérez A, Sollmann R, Sardà-Palomera F, Bota G, Giralt D. The role of detectability on bird population trend estimates in an open farmland landscape. Biodivers Conserv. 2020;29: 1747–1765. doi:10.1007/s10531-020-01948-0

15. Kéry M, Schmidt B. Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. Community Ecol. 2008;9: 207–216. doi:10.1556/ComEc.9.2008.2.10

16. Barker RJ, Sauer JR. Modelling Population Change From Time Series Data. In: McCullough DR, Barrett RH, editors. Wildlife 2001: Populations. Dordrecht: Springer Netherlands; 1992. pp. 182–194. doi:10.1007/978-94-011-2868-1_17

17. Duarte A, Adams MJ, Peterson JT. Fitting N-mixture models to count data with unmodeled heterogeneity: Bias, diagnostics, and alternative approaches. Ecol Model. 2018;374: 51–59. doi:10.1016/j.ecolmodel.2018.02.007

18. Kery M, Schaub M. Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Academic Press; 2012.

19. Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L. Advanced distance sampling. Oxford University Press Oxford; 2004.

20. Bart J, Earnst S. Double Sampling to Estimate Density and Population Trends in Birds. The Auk. 2002;119: 36–45. doi:10.1093/auk/119.1.36

21. Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, Fallon FW, Fallon JE, Heglund PJ. A Double-Observer Approach for Estimating Detection Probability and Abundance From Point Counts. The Auk. 2000;117: 393–408. doi:10.1093/auk/117.2.393

22. Royle JA. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. Biometrics. 2004;60: 108–15. doi:10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x

23. MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA. Estimating Site Occupancy Rates When Detection Probabilities Are Less Than One. Ecology. 2002;83: 2248–2255.

24. Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, Kuhnert PM, Field SA, Low-Choy SJ, et al. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. Ecol Lett. 2005;8: 1235–1246. doi:https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00826.x

25. Royle JA, Dorazio RM. Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities. Elsevier; 2008.

26. Kéry M, Schaub M. Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Academic Press; 2011.

27. Barker RJ, Schofield MR, Link WA, Sauer JR. On the reliability of N-mixture models for count data. Biometrics. 2018;74: 369–377. doi:10.1111/biom.12734

28. Link WA, Schofield MR, Barker RJ, Sauer JR. On the robustness of N-mixture models. Ecology. 2018;99: 1547–1551. doi:10.1002/ecy.2362

29. Link WA, Barker RJ. Bayesian Inference: With Ecological Applications. Academic Press; 2009.

30. Yoshizaki J, Pollock KH, Brownie C, Webster RA. Modeling misidentification errors in capture–recapture studies using photographic identification of evolving marks. Ecology. 2009;90: 3–9. doi:https://doi.org/10.1890/08-0304.1

31. Dervieux A, Lebreton J-D, Tamisier A. Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. Rev D'Ecologie Terre Vie. 1980;34: 69–99.

32. Schroeder NM, Panebianco A, Gonzalez Musso R, Carmanchahi P. An experimental approach to evaluate the potential of drones in terrestrial mammal research: a gregarious ungulate as a study model. R Soc Open Sci. 2020;7: 191482. doi:10.1098/rsos.191482

33. Crawford BA, Moore CT, Norton TM, Maerz JC. Integrated analysis for population estimation, management impact evaluation, and decision-making for a declining species. Biol Conserv. 2018;222: 33–43. doi:10.1016/j.biocon.2018.03.023

34. Isaac NJB, Jarzyna MA, Keil P, Dambly LI, Boersch-Supan PH, Browning E, et al. Data Integration for Large-Scale Models of Species Distributions. Trends Ecol Evol. 2020;35: 56–67. doi:10.1016/j.tree.2019.08.006

35. Pacifici K, Reich BJ, Miller DAW, Pease BS. Resolving misaligned spatial data with integrated species distribution models. Ecology. 2019;100: e02709. doi:https://doi.org/10.1002/ecy.2709

36. Zipkin EF, Saunders SP. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. Biol Conserv. 2018;217: 240–250. doi:10.1016/j.biocon.2017.10.017

37. Miller DAW, Pacifici K, Sanderlin JS, Reich BJ. The recent past and promising future for data integration methods to estimate species' distributions. Methods Ecol Evol. 2019;10: 22–37. doi:https://doi.org/10.1111/2041-210X.13110

38. Abadi F, Gimenez O, Arlettaz R, Schaub M. An assessment of integrated population models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. Ecology. 2010;91: 7–14. doi:https://doi.org/10.1890/08-2235.1

39. Ketz AC, Johnson TL, Monello RJ, Mack JA, George JL, Kraft BR, et al. Estimating abundance of an open population with an *N* -mixture model using auxiliary data on animal movements. Ecol Appl. 2018;28: 816–825. doi:10.1002/eap.1692

40. MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey L, Hines JE. Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence. Elsevier; 2017.

41. Kéry M, Royle JA. Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS: Volume 1:Prelude and Static Models. Academic Press; 2015.

42. Tamisier A, Dehorter O. Camargue, canards et foulques: fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. Centre ornithologique du Gard; 1999.

43. Tamisier A, Dehorter O. Camargue, Canards et Foulques. 1999.

44. Dennis B, Ponciano JM, Lele SR, Taper ML, Staples DF. Estimating Density Dependence, Process Noise, and Observation Error. Ecol Monogr. 2006;76: 323–341. doi:https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)76[323:EDDPNA]2.0.CO;2

45. Valpine P de, Hastings A. Fitting Population Models Incorporating Process Noise and Observation Error. Ecol Monogr. 2002;72: 57–76. doi:https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0057:FPMIPN]2.0.CO;2

46. Lange KL, Little RJA, Taylor JMG. Robust Statistical Modeling Using the t Distribution. J Am Stat Assoc. 1989;84: 881–896. doi:10.1080/01621459.1989.10478852

47. Gabry J, Simpson D, Vehtari A, Betancourt M, Gelman A. Visualization in Bayesian workflow. J R Stat Soc Ser A Stat Soc. 2019;182: 389–402. doi:https://doi.org/10.1111/rssa.12378

48. Plummer M. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Work Pap. 2003; 8.

49. R. Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Found. 2017.

50. Su Y-S, Yajima M. R2jags: Using R to Run "JAGS." 2015. Available: https://CRAN.R-project.org/package=R2jags

51. Brooks SP, Gelman A. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. J Comput Graph Stat. 1998;7: 434–455. doi:10.1080/10618600.1998.10474787

52. Furrer R, Schaub M, Bossert A, Isler R, Jenny H, Jonas T, et al. Variable decline of Alpine Rock Ptarmigan (Lagopus muta helvetica) in Switzerland between regions and sites. J Ornithol. 2016;157: 787–796. doi:10.1007/s10336-016-1324-8

53. Broome LS. Sightability as a Factor in Aerial Survey of Bird Species and Communities. Wildl Res. 1985;12: 57–67. doi:10.1071/wr9850057

54. Diem KL, Lu KH. Factors Influencing Waterfowl Censuses in the Parklands, Alberta, Canada. J Wildl Manag. 1960;24: 113–133. doi:10.2307/3796737

55. Pearse AT, Gerard PD, Dinsmore SJ, Kaminski RM, Reinecke KJ. Estimation and Correction of Visibility Bias in Aerial Surveys of Wintering Ducks. J Wildl Manag. 2008;72: 808–813. doi:10.2193/2007-274

56. Rodgers Jr JA, Kubilis PS, Nesbitt SA. Accuracy of Aerial Surveys of Waterbird Colonies. Waterbirds. 2005;28: 230–237. doi:10.1675/1524-4695(2005)028[0230:AOASOW]2.0.CO;2

57. Pagano AM, Arnold TW. Estimating Detection Probabilities of Waterfowl Broods From Ground-Based Surveys. J Wildl Manag. 2009;73: 686–694. doi:10.2193/2007-524

58. Conn PB, Johnson DS, Williams PJ, Melin SR, Hooten MB. A guide to Bayesian model checking for ecologists. Ecol Monogr. 2018;88: 526–542. doi:https://doi.org/10.1002/ecm.1314

59. Dorazio RM. Accounting for imperfect detection and survey bias in statistical analysis of presence-only data. Glob Ecol Biogeogr. 2014;23: 1472–1484. doi:https://doi.org/10.1111/geb.12216

60. Martin J, Royle JA, Mackenzie DI, Edwards HH, Kéry M, Gardner B. Accounting for non-independent detection when estimating abundance of organisms with a Bayesian approach. Methods Ecol Evol. 2011;2: 595–601. doi:https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00113.x

61. Bas Y, Devictor V, Moussus J-P, Jiguet F. Accounting for weather and time-of-day parameters when analysing count data from monitoring programs. Biodivers Conserv. 2008;17: 3403–3416. doi:10.1007/s10531-008-9420-6

62. Sauer JR, Peterjohn BG, Link WA. Observer Differences in the North American Breeding Bird Survey. The Auk. 1994;111: 50–62. doi:10.2307/4088504

63. Campbell M, Francis CM. Using Stereo-Microphones to Evaluate Observer Variation in North American Breeding Bird Survey Point CountsDénombrements ponctuels du relevé des oiseaux nicheurs d'Amérique du Nord. The Auk. 2011;128: 303–312. doi:10.1525/auk.2011.10005

64. Green MC, Luent MC, Michot TC, Jeske CW, Leberg PL. Comparison and Assessment of Aerial and Ground Estimates of Waterbird Colonies. J Wildl Manag. 2008;72: 697–706. doi:https://doi.org/10.2193/2006-391

65. Bayliss P, Yeomans KM. Use of low-level aerial-photography to correct bias in aerial survey estimates of magpie goose and whistling duck density in the Northern Territory. Wildl Res. 1990;17: 1–10.

66. Dexter N. Density dependent bias in aerial counts of magpie goose nests. Wildl Res. 1990;17: 447–451.

67. Frederick PC, Towles T, Sawicki RJ, Bancroft GT. Comparison of Aerial and Ground Techniques for Discovery and Census of Wading Bird (Ciconiiformes) Nesting Colonies. The Condor. 1996;98: 837–841. doi:10.2307/1369865

68. Kingsford RT. Aerial survey of waterbirds on wetlands as a measure of river and floodplain health. Freshw Biol. 1999;41: 425–438. doi:https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1999.00440.x

69. Gilbert AD, Jacques CN, Lancaster JD, Yetter AP, Hagy HM. Visibility Bias of Waterbirds During Aerial Surveys in the Nonbreeding Season. Wildl Soc Bull. 2021; wsb.1150. doi:10.1002/wsb.1150

70. Smith GW. A Critical Review of the Aerial and Ground Surveys of Breeding Waterfowl in North America. US Dept of the Interior, National Biological Survey, Biological Science Report 5; 1995.

71. Laursen K, Frikke J, Kahlert J. Accuracy of 'total counts' of waterbirds from aircraft in coastal waters. Wildl Biol. 2008;14: 165–175. doi:10.2981/0909-6396(2008)14[165:AOTCOW]2.0.CO;2

72. Pollock KH, Kendall WL. Visibility Bias in Aerial Surveys: A Review of Estimation Procedures. J Wildl Manag. 1987;51: 502–510. doi:10.2307/3801040

73. Vorisek P, Gregory RD, Van Strien AJ, Meyling AG. Population trends of 48 common terrestrial bird species in Europe: results from the Pan-European Common Bird Monitoring Scheme. Rev Catalana D'Ornitologia. 2008;24: 4–14.

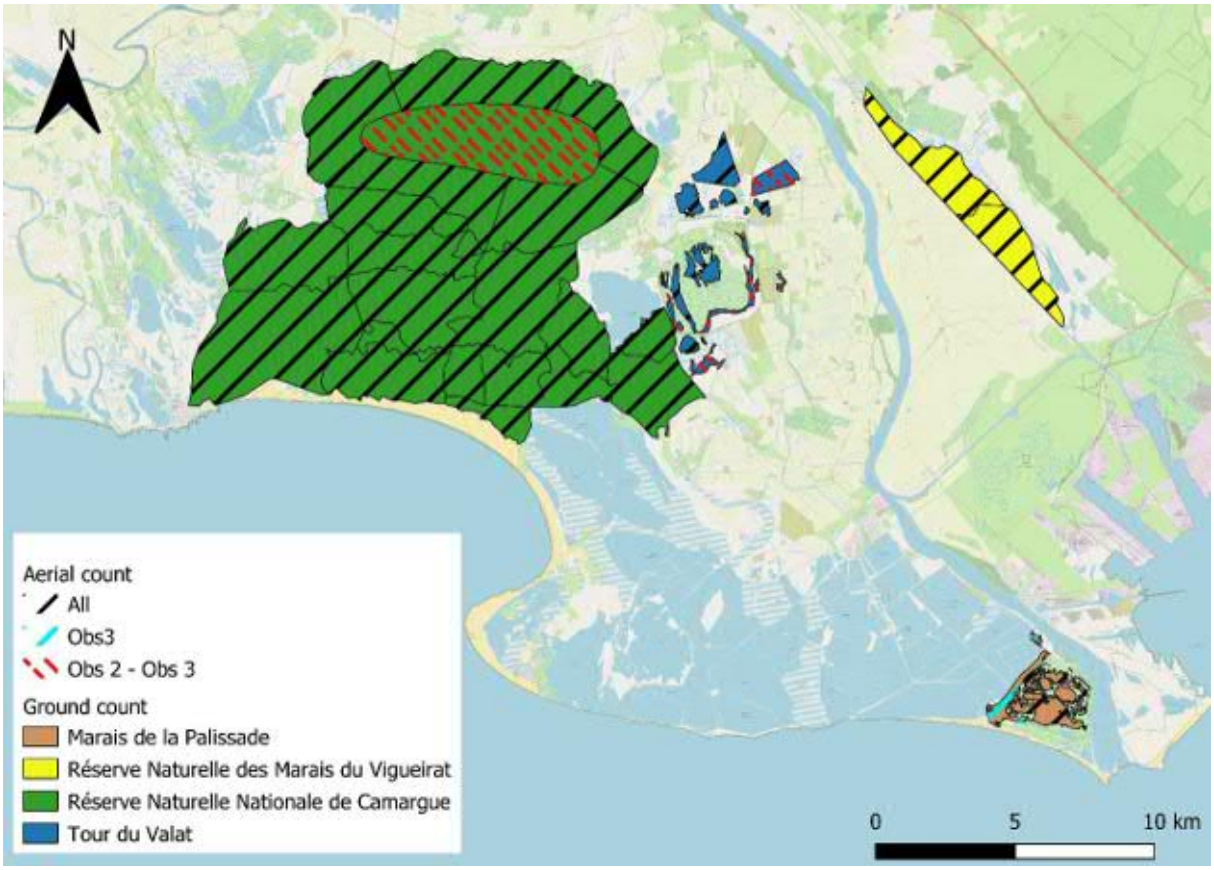
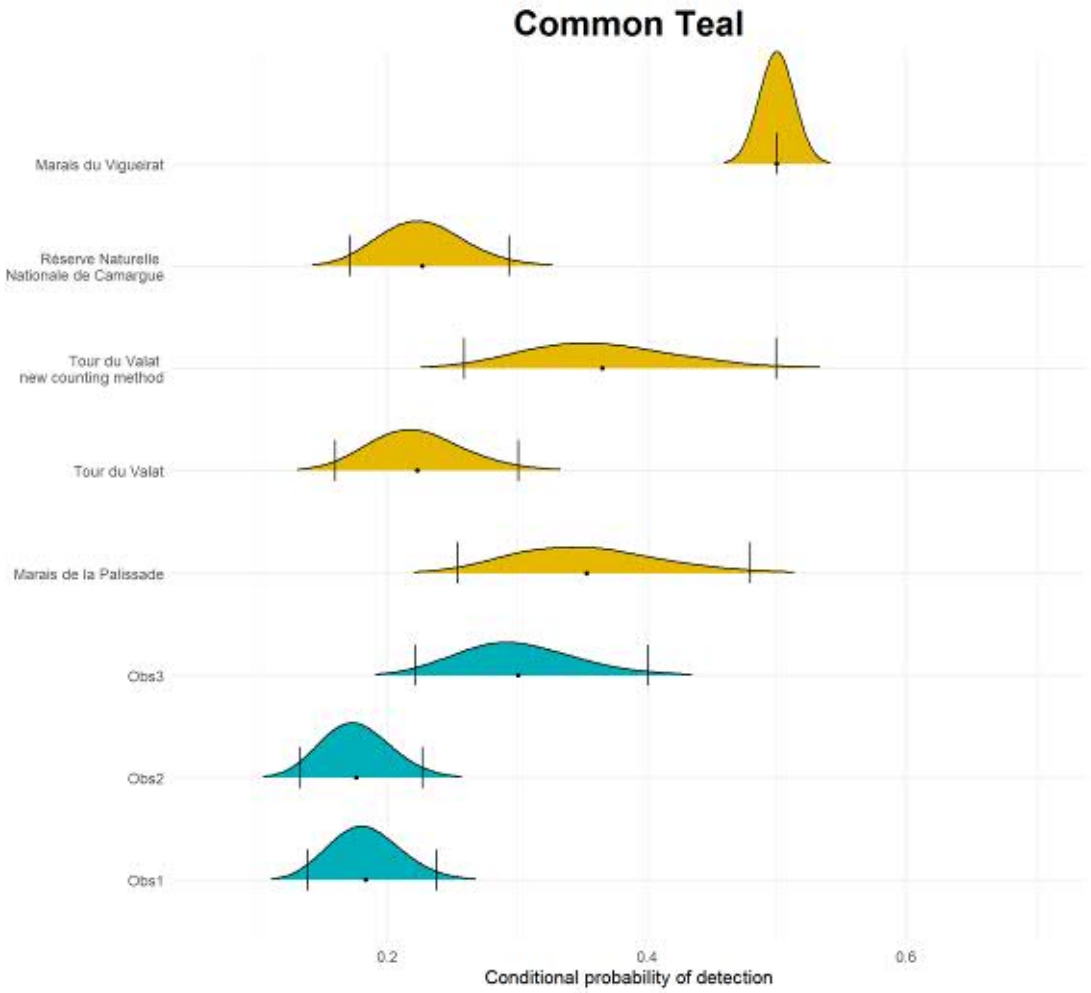
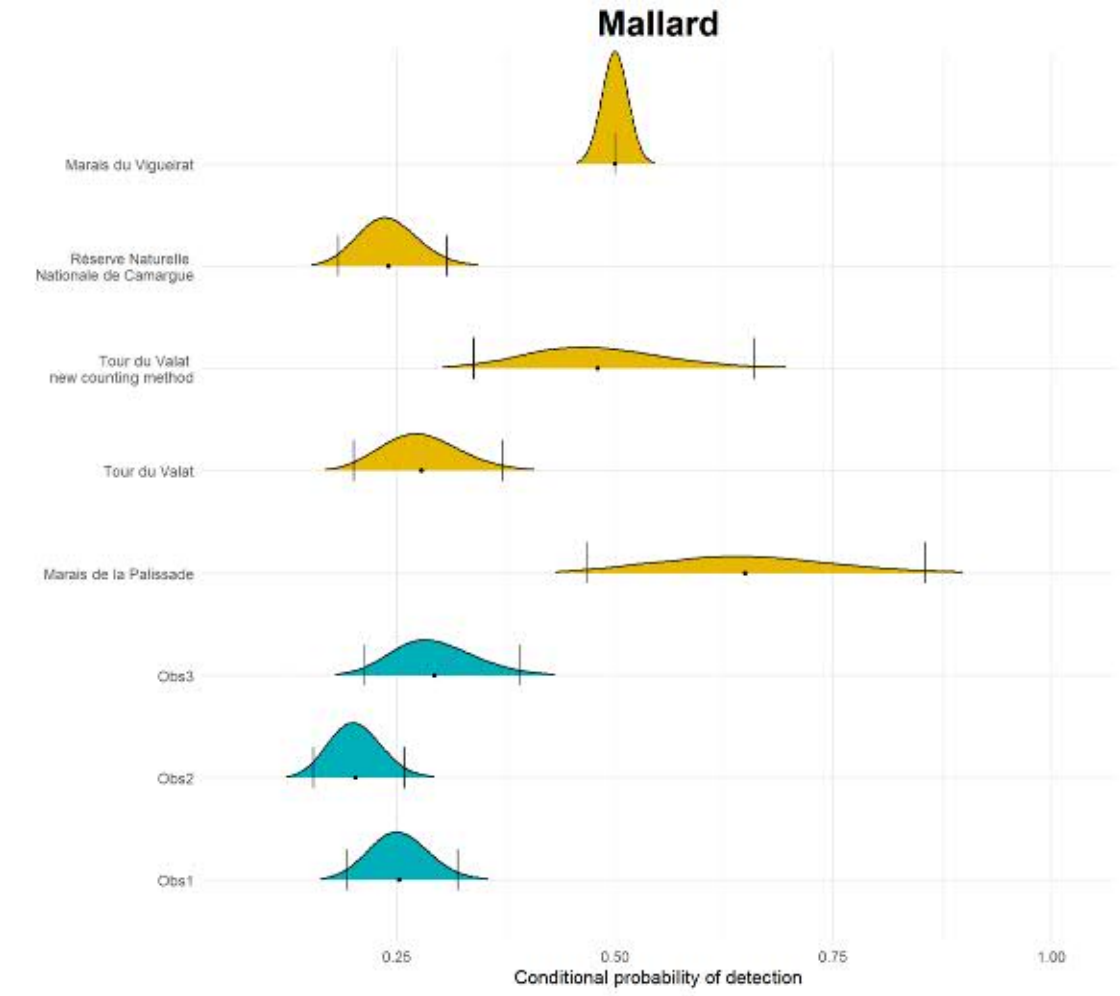


Figure 1. Location of the 40 sites in the study area. Ten sites were distributed within the Tour du Valat (in blue), 21 sites at the Réserve Naturelle Nationale de Camargue (in green), two sites at the Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat (in yellow) and seven sites at the Marais de la Palissade (in brown). For aerial counts, 32 sites were counted by the first observer (1975 - 2002), 39 sites by the second (2004 - 2013) and 40 sites by the last (2014 - 2020). Ground data were collected by different observers and the year in which monitoring began differed among sites.


Common Teal
Marais du Vigueirat
Réserve Naturelle Nationale de Camargue
Tour du Valat new counting method
Tour du Valat
Marais de la Palissade
Obs3
Obs2
Obs1
0.2
0.4
0.6
Conditional probability of detection


Mallard
Marais du Vigueirat
Réserve Naturelle
Nationale de Camargue
Tour du Valat
new counting method
Tour du Valat
Marais de la Palissade
Obs3
Obs2
Obs1
0.25
0.50
0.75
1.00
Conditional probability of detection

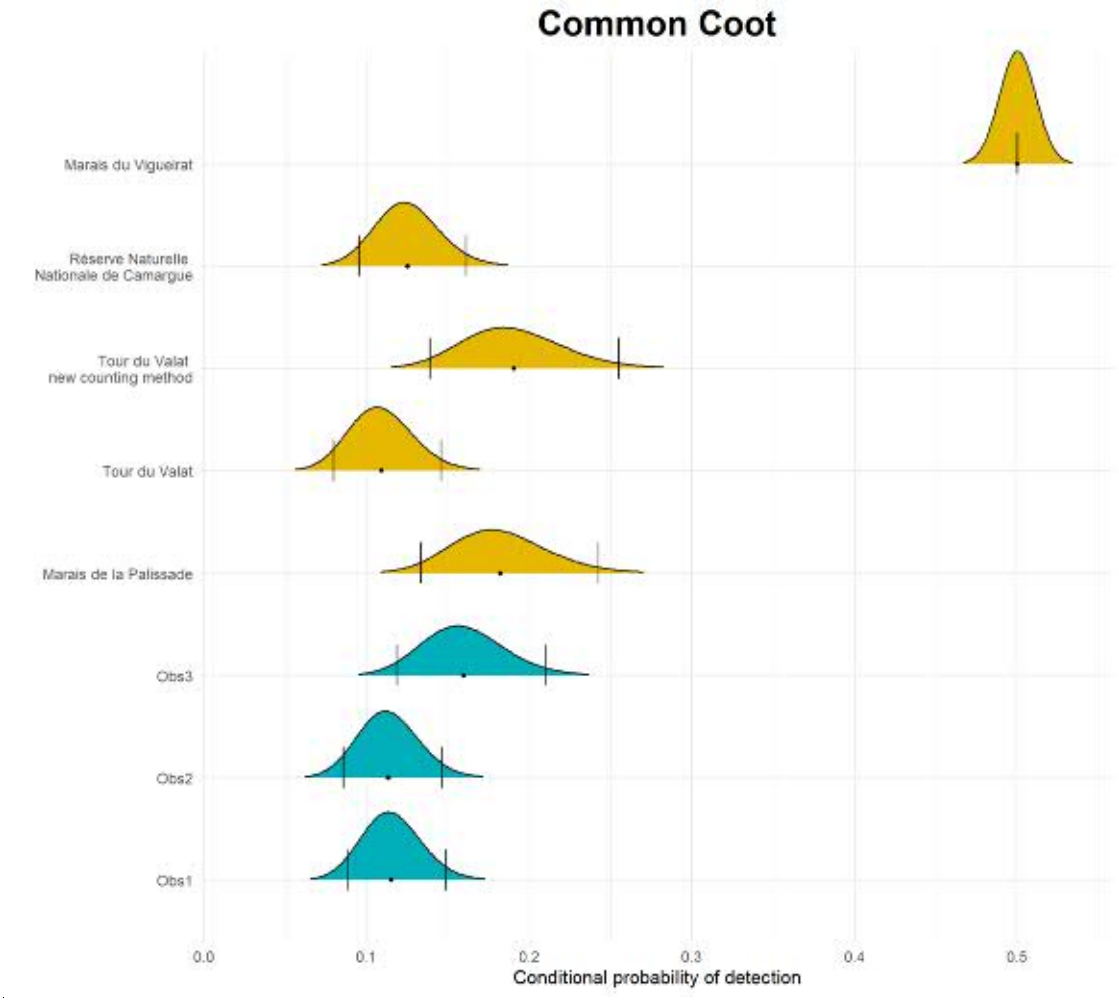
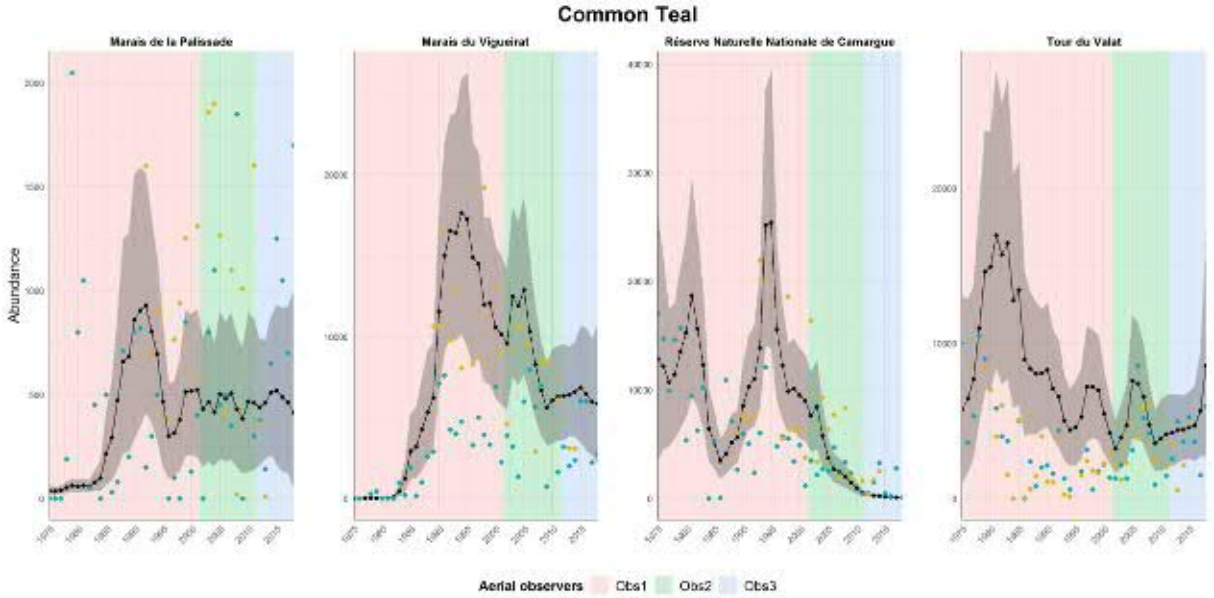
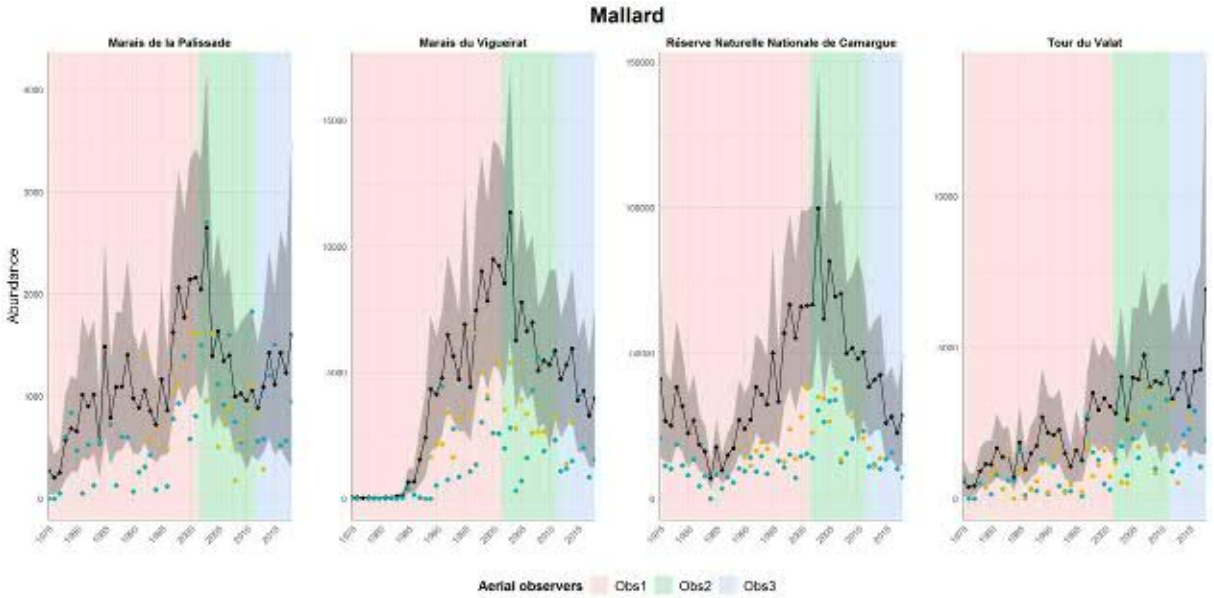


Figure 2. Density plot representing posterior distributions of the conditional detection probability for each of the observers (blue for aerial counts) and territories (yellow for ground counts). The dot represents the average of conditional probability of detection for each of these parameters and the dashed lines the associated 95 % credible interval.


Common Teal
Marais de la Palissade
Marais du Vigueirat
Réserve Naturelle Nationale de Camargue
Tour du Valat
Abundance
Aerial observers
Obs1
Obs2
Obs3


Mallard
Marais de la Palissade
Marais du Vigueirat
Réserve Naturelle Nationale de Camargue
Tour du Valat
Abundance
Aerial observers
Obs1
Obs2
Obs3

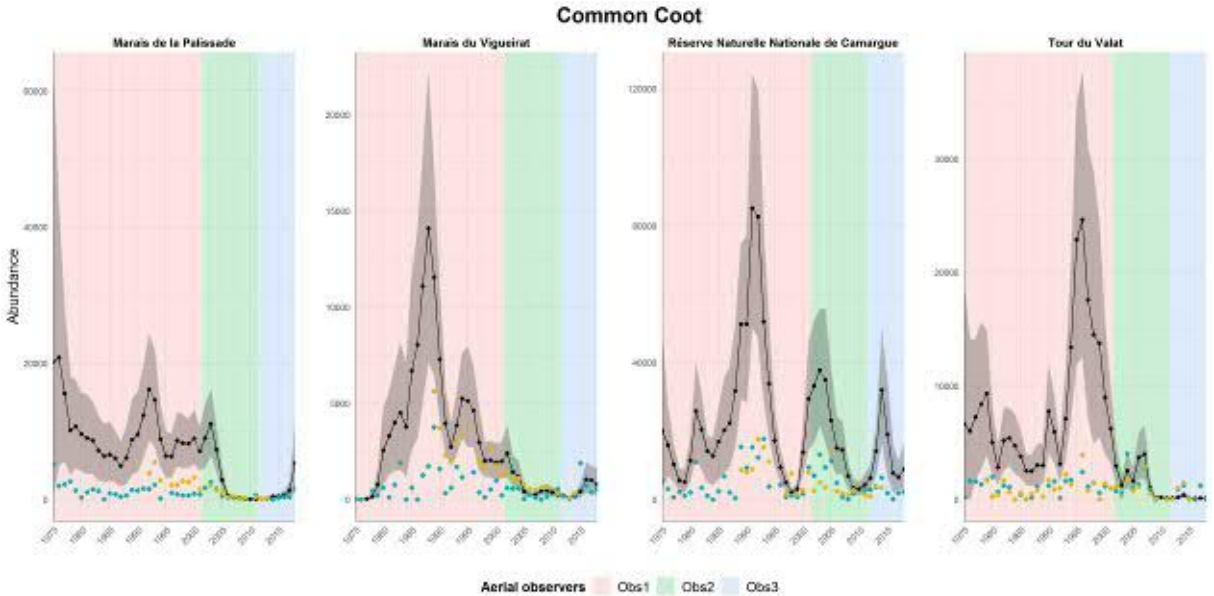

Common Coot
Marais de la Palissade
Marais du Vigueirat
Réserve Naturelle Nationale de Camargue
Tour du Valat
Abundance
Aerial observers
Obs1
Obs2
Obs3

Figure 3. Estimation of the abundance index (black curve with its 95% credible intervals) over the entire monitoring period for the month of January and for each of the territories. Aerial counts are represented by blue dots. Ground counts are represented by yellow dots.

Electronic supplementary material – Article 2

S1 Appendix

Specification of the prior distributions for the parameters in the models

Model	Prior distribution
State process	$mu \sim \text{Normal}(0, 25)$
	$\text{Unscaled_sigma2_site} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_site} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{site}} = 1.0 \times \sqrt{\frac{\text{Unscaled_sigma2_site}}{\text{Gam_site}}}$
	$\text{Unscaled_sigma2_year} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_year} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{year}} = \log(1.05) \times \sqrt{\frac{\text{Unscaled_sigma2_year}}{\text{Gam_year}}}$
	$\text{Prop} \sim \text{Uniform}(0.0, 1.0)$
	$\text{Unscaled_sigma2_month} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_month} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{month1}} = \log(5.0) * \sqrt{\text{Prop} \times \frac{\text{Unscaled_sigma2_month}}{\text{Gam_month}}}$
	$\sigma_{\text{month2}} = \log(5.0) * \sqrt{(1 - \text{Prop}) \times \frac{\text{Unscaled_sigma2_month}}{\text{Gam_month}}}$
	$\text{Unscaled_sigma2_res}_i \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_month}_i \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{res}_i} = \log(1.2) * \sqrt{\frac{\text{Unscaled_sigma2_res}_i}{\text{Gam_monthi}_i}}$
Detection process	$\beta_1 \sim \text{Student}(0.0, 2.25, 7)$
	$\beta_2 = 0$
	$\gamma_{1,s,t1} \sim \text{Normal}(0.0, 0.65)$
	$\gamma_{1,s,t2} \sim \text{Normal}(0.0, 0.65)$

$\gamma_{2,s1,t} \sim \text{Normal}(0.0, 1.33)$ $\gamma_{2,s2,t} \sim \text{Normal}(0.0, 1.33)$ $\gamma_{2,s3,t1} \sim \text{Normal}(0.0, 1.33)$ $\gamma_{2,s3,t2} \sim \text{Normal}(0.0, 1.33)$

Prior Predictive Check

What is the Prior Predictive Check?

This is a verification step. It allows us to highlight the adequacy between our model, the priors that we impose and the data on which we are going to work.

How does it work?

- the first step is to create a function that allows us to simulate data according to the model that will be used on our real dataset.
- we define the priors we want to use in our analysis.
- we draw values for each priors (10 000 simulations) within their distribution laws.
- we generate data with our simulation model for each combination of priors values.
- we compare the simulated data with the real data set.

If the majority of the simulated data falls within the same range of variation as the real dataset, then the defined priors are suitable for working with our waterbird count data. Care should be taken to ensure that the defined priors are not too informative or too uninformative.

Function to simulate the data

```
data.fn <- function(n_site = 40, #number of sites monitored
                    n_year = 44, #number of years monitored
                    n_month = 7, #number of month monitored
                    n_method = 2, #number of monitoring method
                    mu = log(500),
                    sigma_site = log(2.00) / 2,
                    sigma_year = log(1.05) / 2,
                    sigma_month = log(1.1) / 2,
                    sigma_alpha_year = log(1.05) / 2,
                    detection = list(method1 = c(0.30, 0.25, 0.50),
                                     method2 = c(0.80, 0.40, 0.45, 0.85,
0.90)
                                     ),
                    logit = FALSE,
                    prop_missing_data = NULL,
                    seed = NULL
                    ) {

  ### for reproducibility
  if(!is.null(seed) && is.numeric(seed)) {
```

```
    set.seed(seed)
  }

  ### abundance data for sites
  log_N <- rnorm(n_site, mu, sigma_site)
  data_trend <- data.frame(Site = rep(paste("site", 1:n_site, sep="_"),
each = n_year),
                           Year = rep(1:n_year, n_site),
                           N = rep(exp(log_N), each = n_year)
                           )

  log_r <- array(0, dim = c(n_site, n_year))
  for (s in 1:n_site){
    log_r[s, -1] <- rnorm(n_year - 1, 0, sigma_year)
    log_r[s, ] <- cumsum(log_r[s, ]) # random walk of order 1
  }; rm(s)

  for (s in 1:n_site){
   for (t in 2:n_year){
     data_trend$N[(s-1)*n_year+t] <- (data_trend$N[(s-1)*n_year+t-1] *
exp(log_r[s,t]))
    }
  }; rm(s, t)

  # p6_tn <- ggplot(data =
data_trend,aes(group=as.factor(Site),colour=Site)) +
  #   geom_line(aes(x = Year,y=N)) +
  #   geom_hline(yintercept = 1, color = "black", linetype = "dotted") +
  #   scale_y_log10(name = "N", breaks = 10^c(0:6), labels = c(1, 10,
quote(10^2), quote(10^3), quote(10^4), quote(10^5), quote(10^6))) +
  #   coord_cartesian(ylim = c(0.9, 1e6))+
  #   facet_wrap(~Site) + guides(color = "none") + ggtitle("B.")
  # p6_tn

  ### intermensual stochasticity, seasonnal pattern
  delta <- function(n_month, sigma_month) {
    delta <- rep(0, n_month)
    delta[-1] <- sigma_month * rnorm(n_month - 1) # random walk of order 1
    return(cumsum(delta))
  }
  # plot(exp(delta(n_month = n_month, sigma_month = sigma_month)), type =
'l', ylim = c(0.8, 1.2), las = 1)
  # for(i in 1:20) {lines(exp(delta(n_month = n_month, sigma_month =
sigma_month)))}

  ### interannual stochasticity,annual pattern
  alpha <- function(delta, n_year, sigma_alpha_year) {
    n_month <- length(delta)
    n <- n_month * n_year
    return(t(replicate(n_year, delta + rnorm(n_month) * sigma_alpha_year)))
  }

  ### visualization of the seasonal pattern
  seasonal_pattern <- delta(n_month = n_month, sigma_month = sigma_month)
  # plot(seasonal_pattern, type = 'l', ylim = c(-0.1, 0.1), las = 1, bty =
'n')

  ### visualization of the annual pattern
  annual_pattern <- alpha(delta = seasonal_pattern, n_year = n_year,
sigma_alpha_year = sigma_alpha_year)
  # for(i in 1:nrow(annual_pattern)) {
```

```
  #   lines(annual_pattern[i,], col = grey(0.8))
  # }
  # lines(apply(annual_pattern, 2, mean), col = "midnightblue")

  ### abundance according to annual pattern for each site and each year
  abund_site <- function(annual_pattern, abundance) {
    N <- array(NA, dim = dim(annual_pattern))
    N[, 1] <- abundance
    for(t in 1:nrow(annual_pattern)) {
     N[t, ] <- N[t, 1] * exp(annual_pattern[t, ])
    }
    return(N)
  }

  ### True abundance with annual pattern, ecological process
  true_abund <- sapply(1:n_site,
                       function(site) {
                         abund_site(annual_pattern = annual_pattern, abundance =
subset(data_trend, Site == paste("site", site, sep = "_"))$N)
                       },
                       simplify = "array"
                     )

  ### parameter of the linear predictor on the logit scale
  ##betac parameter
  # from probability
  # sanity check
  if(all(unlist(detection) <= 1) && all(unlist(detection) >= 0) && logit) {
    writeLines("\tPlease check that detection parameters are on the logit
scale")
  }
  if(any(unlist(detection) <= 0) && !logit) {
    stop("\tPlease check that detection parameters are on the probability
scale")
  }
  if(logit == FALSE) {
    #aircraft method 1
    Obs_1 <- detection$method1[1]
    Obs_2 <- detection$method1[2]
    Obs_3 <- detection$method1[3]
    betac1 <- log(Obs_1/ (1 - Obs_1))
    first_change <- log(Obs_2/ (1-Obs_2)) - betac1
    second_change <- log(Obs_3/ (1-Obs_3)) - betac1

    #ground method 2
    Vigueirat <- detection$method2[5]
    Palissade <- detection$method2[1]
    RéserveNationaleCamargue <- detection$method2[2]
    TourduValat <- detection$method2[3]
    TourduValatNew <- detection$method2[4]
    betac2 <- log(Vigueirat/(1-Vigueirat))
    Pali <- log(Palissade/(1-Palissade)) - betac2
    RNN <- log(RéserveNationaleCamargue/(1-RéserveNationaleCamargue)) -
betac2
    TdV <- log(TourduValat/(1-TourduValat)) - betac2
    TdVNew <- log(TourduValatNew/(1-TourduValatNew)) - betac2
  }
  else {
    #aircraft method 1
    betac1 <- detection$method1[1]
    first_change <- detection$method1[2]
```

```
  second_change <- detection$method1[3]

  #ground method 2
  betac2 <- detection$method2[5]
  Pali <- detection$method2[1]
  RNN <- detection$method2[2]
  TdV <- detection$method2[3]
  TdVNew <- detection$method2[4]
}

betac <- matrix(NA, ncol=2)
betac[, 1] <- betac1
betac[, 2] <- betac2

## gamma parameter
#aircraft method
gamma<-array(NA, c(n_site,n_year,n_method))
for(s in 1:n_site) {
  for(t in 1:27) { gamma[s, t, 1] <- 0.0 }
    for(t in 28:37) { gamma[s, t, 1] <- first_change }
      for(t in 38:n_year) { gamma[s, t, 1] <- second_change }
}; rm(s, t)

#ground method
for(s in 1:7) {
  for(t in 1:n_year) { gamma[s, t, 2] <- Pali }
}
for(s in 8:28) {
  for(t in 1:n_year) { gamma[s, t, 2] <- RNN }
}
for(s in 29:38) {
  for(t in 1:31) { gamma[s, t, 2] <- TdV }
  for(t in 32:n_year) { gamma[s, t, 2] <- TdVNew }
}
for(s in 39:40) {
  for(t in 1:n_year) { gamma[s, t, 2] <- 0.0 }
}; rm(s, t)

###linear predictor for detection probability
p <- array(NA, c(n_method,n_site,n_year))
for(s in 1:n_site) {
  for(t in 1:n_year) {
    for(i in 1:n_method) {
      p[i, s, t] <- plogis(betac[i] + gamma[s, t, i])
    }
  }
}; rm(s, t, i)

### verif
# plogis(betac[1]+gamma[, 27, 1])
# p[1,,27]
# plogis(betac[1]+gamma[, 28, 1])
# p[1,,28]
# plogis(betac[2]+gamma[29:38,31, 2])
# p[2,29:38,31]
# plogis(betac[2]+gamma[29:38,32, 2])
# p[2,29:38,32]

### count data
y <- array(NA, c(n_method, n_month, n_site, n_year))
for(i in 1:n_method) {
```

```
    for(m in 1:n_month) {
      for(s in 1:n_site) {
        for(t in 1:n_year) {
          ### sanity check
          if(round(true_abund[t, m, s]) > 0) {
            y[i, m, s, t] <- rbinom(n = 1, size = round(true_abund[t, m,
s]), prob = p[i, s, t])
          }
          else { y[i, m, s, t] <- 0 }
        }
      }
    }
  }; rm(i, m, s, t)

  if(is.null(prop_missing_data)) {
    dd <- list(y_obs = y,
               p = p
               )
  }
  else{
    if(prop_missing_data > 1 | prop_missing_data < 0) {
      stop("\t Proportion of missing data must be between 0 and 1")
    }
    else {
      miss_1 <- prop_missing_data / 3
      miss_2 <- 2 * prop_missing_data / 3

      n_obs <- n_month * n_site * n_year
      missed_obs1 <- array(rbinom(n_obs, size = 1, prob = miss_1), dim =
c(n_month, n_site, n_year))
      missed_obs2 <- array(rbinom(n_obs, size = 1, prob = miss_2), dim =
c(n_month, n_site, n_year))

      y_obs <- y
      y_obs[1, , , ] <- y_obs[1, , , ] * ifelse(missed_obs1 == 0, 1, NA)
      y_obs[2, , , ] <- y_obs[2, , , ] * ifelse(missed_obs2 == 0, 1, NA)

      dd <- list(y_obs = y_obs,
                 y_true = y,
                 p = p
                 )
    }
  }
  return(list(data = dd,
              param = list(true_abund = true_abund,
                           seasonal_pattern = seasonal_pattern,
                           annual_pattern = annual_pattern,
                           r = exp(log_r)
                           ),
              hyperparam = list(betac = betac,
                                gamma = gamma,
                                sigma_site = sigma_site,
                                sigma_year = sigma_year,
                                sigma_month = sigma_month,
                                sigma_alpha_year = sigma_alpha_year
                                )#,

              #plot = p6_tn
              )
         )
```

```
}
#
# test <- data.fn()
# test <- data.fn(prop missing data = 0.5) #total proportion of missing
data
# test <- data.fn(detection = list(method1 = c(-1.5, -0.5, 0.2), method2 =
c(-2.5, 1.8)), logit = TRUE)
# test <- data.fn(detection = list(method1 = c(-1.5, -0.5, 0.2), method2 =
c(-2.5, 1.8)))
#
# rm(list = ls()[-match(x = c("datajags", "detection", "mat", "out",
"sarcelle", "Simulateddata", "temp",
#                             "nb", "nc", "nt", "ni", "Obsdata",
"observateur", "log_COUNT", "params.jags",
#                             "WorkDir", "data.fn"), table = ls())])
```

Code for Prior Predictive Check

```
#load the packages
library(dplyr)
library(gridExtra)
library(ggplot2)

####Prior predictive check
rm(list = ls())
n_sim <- 1e4 #number of simulation
n_site <- 40 #number of sites monitored
n_year <- 44 #number of years monitored
n_month <- 7 #number of month monitored
n_method <- 2 #number of monitoring method

####draw values for each priors (10 000 simulations) within their
distribution laws####
#sigma_site
prior_site <- log(2) / 2
unscaled_sigma2_site <- rgamma(n_sim, 1.0, 1.0)
gam_site <- rgamma(n_sim, 1.0, 1.0)
sigma_site <- prior_site * sqrt(unscaled_sigma2_site / gam_site)
#hist(sigma_site)

#mu
mu <- sn::rst(n_sim, xi = log(500), omega = log(5) / 2, nu = 7)
#hist(exp(mu))
#summary(exp(mu))
#abline(v=exp(quantile(mu, probs = 0.025)), col="blue")
#abline(v=exp(quantile(mu, probs = 0.975)), col="blue")

#check taille sites first year
Log_N1 <- rnorm(n_sim, mu, sigma_site)
# hist(Log_N1, breaks = 100)
# abline(v = quantile(Log_N1, probs = 0.025), col="blue")
# abline(v = quantile(Log_N1, probs = 0.975), col="blue")
# hist(exp(Log_N1), breaks = 1000)

#sigma_year
prior_year <- log(1.05) / 2
unscaled_sigma2_year <- rgamma(n_sim, 1.0, 1.0)
gam_year <- rgamma(n_sim, 1.0, 1.0)
sigma_year <- prior_year * sqrt(unscaled_sigma2_year / gam_year)
```

```r
# hist(sigma_year)
# summary(sigma_year)

#check sigma year
log_r <- rnorm (n_sim, 0, sigma_year)
# hist(exp(log_r), breaks = 1000)
# summary(exp(log_r))
# abline(v = exp(quantile(log_r, probs = 0.025)), col="blue")
# abline(v = exp(quantile(log_r, probs = 0.975)), col="blue")

#sigma_month et sigma_alpha_year
#sigma_alpha_year correspond sigma_month[2]
#sigma_month correspond sigma_month[1]
prop <- runif(n_sim,0.0, 1.0)
hist(prop)
unscaled_sigma2_month <- rgamma(n_sim,1.0, 1.0)
gam_month <- rgamma(n_sim,1.0, 1.0)
prior_month <- log(1.055)
sigma_month <- prior_month * sqrt(prop * unscaled_sigma2_month / gam_month)
sigma_alpha_year <- prior_month * sqrt((1 - prop) * unscaled_sigma2_month /
gam_month)
hist(sigma_month)
hist(sigma_alpha_year)

#tau_res
prior_res = log(1.2)
unscaled_sigma2_res <- array(NA, c(2, n_sim))
gam_res <- array(NA, c(2, n_sim))
sigma_res <- array(NA, c(2, n_sim))
for(i in 1:2) {
  unscaled_sigma2_res[i,] <- rgamma(n_sim, 1.0, 1.0)
  gam_res[i,] <- rgamma(n_sim, 1.0, 1.0)
  sigma_res[i,] <- prior_res * sqrt(unscaled_sigma2_res[i,] / gam_res[i,])
}
hist(sigma_res[1,])
hist(sigma_res[2,])

#detection process
betac <- replicate(2, sn::rst(n_sim, xi = 0, omega = 1.5, nu = 7))
Obs_1 <- rep(0, n_sim)
Obs_2 <- rnorm(n_sim) * log(5) / 2
Obs_3 <- rnorm(n_sim) * log(5) / 2
Vigueirat <- rep(0, n_sim)
Palissade <- rnorm(n_sim) * log(10) / 2
RéserveNationaleCamargue <- rnorm(n_sim) * log(10) / 2
TourduValat <- rnorm(n_sim) * log(10) / 2
TourduValatNew <- rnorm(n_sim) * log(10) / 2

####generate data with our simulation model for each combination of priors
values####
setwd(WorkDir <-
"C:/Users/Utilisateur/Desktop/Probadetec/probdetec/Final/david/Verif mod謬
")
source(paste(getwd(), "FunctionSimData2Source.r", sep = "/"))
priorpredcheck <- array(NA, c(n_method,n_month,n_site,n_year,n_sim))
for(i in 1:n_sim){
priorpredcheck[,,,,i]<-data.fn(mu = mu[i],
                               sigma_site = sigma_site[i],
                               sigma_year = sigma_year[i],
                               sigma_month = sigma_month[i],
                               sigma_alpha_year = sigma_alpha_year[i],
```

```
                                    detection = list(method1 = c(betac[i, 1],
Obs_2[i], Obs_3[i]),
                                                     method2 = c(Palissade[i],
RéserveNationaleCamargue[i], TourduValat[i], TourduValatNew[i], betac[i,
2])
                                                     ),
                                    logit = TRUE
                                    )$data$y_obs
}
#warnings()
str(priorpredcheck[1, 1, 1, 1, ]) #check the number of simulations

# hist(log1p(priorpredcheck[1, 1, 1, 1, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[1, 1, 1, 44, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[1, 1, 2, 1, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[1, 1, 2, 44, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[1, 2, 1, 1, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[1, 2, 1, 44, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[2, 2, 1, 44, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[2, 1, 1, 1, ]))
# abline(v = log(1e3), col = "red")
#
# hist(log1p(priorpredcheck[2, 7, 40, 44, ]))

####compare the simulated data with the real data set####
#average matrix per year per site per method and per simulation
Nobs <- array(NA, c(n_method,n_site,n_year,n_sim))
 for (m in 1:n_method){
  for (s in 1:n_site){
    for(j in 1:n_year){
      for(i in 1:n_sim){
     Nobs[m,s,j,i] <- mean(priorpredcheck[m,,s,j,i])
    }
   }
  }
 }
# table(is.na(Nobs))
# str(Nobs)
# Nobs[1,1,1,]

#create the data frame
Pattaya <- NULL
for (m in 1:n_method){
  for(j in 1:n_year){
    for (s in 1:n_site){
        Pitaya <- data.frame (N=Nobs[m,s,j,], Method = m, Site = s, Year =
j)
```

```
        Pattaya <- rbind(Pattaya, Pitaya)
      }
    }
}
#head(Pattaya)
#str(Pattaya)

Pattaya <- cbind(Pattaya, rep(1:n_sim, 3520))
colnames(Pattaya) <- c("N", "Method", "Site", "Year", "Sim")
head(Pattaya)

Pattaya_1 <- dplyr::filter(Pattaya, Method == 1)
Pattaya_2 <- dplyr::filter(Pattaya, Method == 2)

head(Pattaya_1)
head(Pattaya_2)

#export and format the real dataset for each species#
AerialGroundCounts<-read.csv2("Sol Avion.csv")
head(AerialGroundCounts)
summary(AerialGroundCounts)
library(truncnorm)

####Common Teal#
AerialGroundCountsSarcelle <- AerialGroundCounts[AerialGroundCounts$Species
== "Anas_crecca", ]
summary(AerialGroundCountsSarcelle)

#Cr灦ion index_month
AerialGroundCountsSarcelle <- as.data.frame(AerialGroundCountsSarcelle)
class(AerialGroundCountsSarcelle)
str(AerialGroundCountsSarcelle)

AerialGroundCountsSarcelle <- AerialGroundCountsSarcelle %>%
  mutate(Month <- as.character(Month),
         mois = factor(Month, levels = c("9", "10", "11", "12", "1", "2",
"3")),
         mois = as.numeric(mois),
         annee = Years
  ) %>%
  arrange(annee, mois, Site_group)

###Data
log_COUNT <- array(NA, dim = c(2,

length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$Month)),

length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$Site_name)),

length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$annee))
)
)

dd_methode1 <- subset(AerialGroundCountsSarcelle, select=-Ground_Count)
for(m in 1:length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$mois))) {
  dd_mois <- subset(dd_methode1, mois ==
unique(AerialGroundCountsSarcelle$mois)[m])
  for(s in 1:length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$Site_name))) {
    dd_site <- subset(dd_mois, Site_name ==
unique(AerialGroundCountsSarcelle$Site_name)[s])
    for(t in 1:length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$annee))) {
```

```
      dd_annee <- subset(dd_site, annee ==
unique(AerialGroundCountsSarcelle$annee)[t])
      log_COUNT[1, m, s, t] <- ifelse(nrow(dd_annee) == 0, NA,
log1p(dd_annee$Aerial_Count))
    }
  }
}; rm(m, s, t, dd_mois, dd_site, dd_annee, dd_methode1)

dd_methode2 <- subset(AerialGroundCountsSarcelle, select=-Aerial_Count)
for(m in 1:length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$mois))) {
  dd_mois <- subset(dd_methode2, mois ==
unique(AerialGroundCountsSarcelle$mois)[m])
  for(s in 1:length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$Site_name))) {
    dd_site <- subset(dd_mois, Site_name ==
unique(AerialGroundCountsSarcelle$Site_name)[s])
    for(t in 1:length(unique(AerialGroundCountsSarcelle$annee))) {
      dd_annee <- subset(dd_site, annee ==
unique(AerialGroundCountsSarcelle$annee)[t])
      log_COUNT[2, m, s, t] <- ifelse(nrow(dd_annee) == 0, NA,
log1p(dd_annee$Ground_Count))
    }
  }
}; rm(m, s, t, dd_mois, dd_site, dd_annee, dd_methode2)

#v鲩f
AerialGroundCountsSarcelle
dim(log_COUNT)
unique(AerialGroundCountsSarcelle$Site_name)
unique(AerialGroundCountsSarcelle$annee)

 # par(mfrow=c(1,2))
 # datasimul <- t(priorpredcheck[1,4,4,,])
 # plot(x=seq(1:52),rep.int(0,52),ylim = c(0,
10000),type="l",col=grey(1),lwd=2,xlab="Ann饷",ylab="Y_obs_sim");
 # for(i in 1:length(datasimul[,1])){
 #    lines(1:52,datasimul[i,],col=grey(0.9));
 #  }
 #
 # datareal <- exp(log_COUNT[1,4,4,])
 # plot(x=seq(1:52),datareal,ylim = c(0,
500),type="l",col="black",lwd=2,xlab="Ann饷",ylab="Y_obs")

#real data
#average matrix per year per site per method and per simu
Nobsreal <- array(NA, c(2,40,44))
for (m in 1:2){
  for(j in 1:44){
    for (s in 1:40){
      Nobsreal[m,s,j] <- mean(expm1(log_COUNT[m,,s,j]), na.rm = TRUE)
    }
  }
}
table(is.na(Nobsreal))#NA quantity


#create the data frame
Realduck <- NULL
for (m in 1:2){
  for(j in 1:44){
    for (s in 1:40){
```

```
      Real <- data.frame (N=Nobsreal[m,s,j], Method = m, Site = s, Year =
j)
      Realduck <- rbind(Realduck, Real)
    }
  }
}

Realduck_1 <- dplyr::filter(Realduck, Method == 1)
Realduck_2 <- dplyr::filter(Realduck, Method == 2)


Pattaya_1$Site <- as.factor(Pattaya_1$Site)
Pattaya_2$Site <- as.factor(Pattaya_2$Site)
Realduck_1$Site <- as.factor(Realduck_1$Site)
Realduck_2$Site <- as.factor(Realduck_2$Site)

####Mallard#
unique(AerialGroundCounts$Species)
AerialGroundCountsColvert <- AerialGroundCounts[AerialGroundCounts$Species
== "Anas_platyrhynchos", ]
summary(AerialGroundCountsColvert)

#Cr灘ion index_month
AerialGroundCountsColvert <- as.data.frame(AerialGroundCountsColvert)
class(AerialGroundCountsColvert)
str(AerialGroundCountsColvert)

AerialGroundCountsColvert <- AerialGroundCountsColvert %>%
  mutate(Month <- as.character(Month),
         mois = factor(Month, levels = c("9", "10", "11", "12", "1", "2",
"3")),
         mois = as.numeric(mois),
         annee = Years
  ) %>%
  arrange(annee, mois, Site_group)

###Data
log_COUNT <- array(NA, dim = c(2,

length(unique(AerialGroundCountsColvert$Month)),

length(unique(AerialGroundCountsColvert$Site_name)),

length(unique(AerialGroundCountsColvert$annee))
)
)

dd_methode1 <- subset(AerialGroundCountsColvert, select=-Ground_Count)
for(m in 1:length(unique(AerialGroundCountsColvert$mois))) {
  dd_mois <- subset(dd_methode1, mois ==
unique(AerialGroundCountsColvert$mois)[m])
  for(s in 1:length(unique(AerialGroundCountsColvert$Site_name))) {
    dd_site <- subset(dd_mois, Site_name ==
unique(AerialGroundCountsColvert$Site_name)[s])
    for(t in 1:length(unique(AerialGroundCountsColvert$annee))) {
      dd_annee <- subset(dd_site, annee ==
unique(AerialGroundCountsColvert$annee)[t])
      log_COUNT[1, m, s, t] <- ifelse(nrow(dd_annee) == 0, NA,
log1p(dd_annee$Aerial_Count))
    }
  }
```

```
}; rm(m, s, t, dd_mois, dd_site, dd_annee, dd_methode1)

dd_methode2 <- subset(AerialGroundCountsColvert, select=-Aerial_Count)
for(m in 1:length(unique(AerialGroundCountsColvert$mois))) {
  dd_mois <- subset(dd_methode2, mois ==
unique(AerialGroundCountsColvert$mois)[m])
  for(s in 1:length(unique(AerialGroundCountsColvert$Site_name))) {
    dd_site <- subset(dd_mois, Site_name ==
unique(AerialGroundCountsColvert$Site_name)[s])
    for(t in 1:length(unique(AerialGroundCountsColvert$annee))) {
      dd_annee <- subset(dd_site, annee ==
unique(AerialGroundCountsColvert$annee)[t])
      log_COUNT[2, m, s, t] <- ifelse(nrow(dd_annee) == 0, NA,
log1p(dd_annee$Ground_Count))
    }
  }
}; rm(m, s, t, dd_mois, dd_site, dd_annee, dd_methode2)

#v鲩f
AerialGroundCountsColvert
dim(log_COUNT)
unique(AerialGroundCountsColvert$Site_name)
unique(AerialGroundCountsColvert$annee)

# par(mfrow=c(1,2))
# datasimul <- t(priorpredcheck[1,4,4,,])
# plot(x=seq(1:52),rep.int(0,52),ylim = c(0,
10000),type="l",col=grey(1),lwd=2,xlab="Ann饳",ylab="Y_obs_sim");
# for(i in 1:length(datasimul[,1])){
#    lines(1:52,datasimul[i,],col=grey(0.9));
#  }
#
# datareal <- exp(log_COUNT[1,4,4,])
# plot(x=seq(1:52),datareal,ylim = c(0,
500),type="l",col="black",lwd=2,xlab="Ann饳",ylab="Y_obs")

#real data
#average matrix per year per site per method and per simu
Nobsreal <- array(NA, c(2,40,44))
for (m in 1:2){
  for(j in 1:44){
    for (s in 1:40){
      Nobsreal[m,s,j] <- mean(expm1(log_COUNT[m,,s,j]), na.rm = TRUE)
    }
  }
}
table(is.na(Nobsreal))#NA quantity


#create the data frame
Realduck <- NULL
for (m in 1:2){
  for(j in 1:44){
    for (s in 1:40){
      Real <- data.frame (N=Nobsreal[m,s,j], Method = m, Site = s, Year =
j)
      Realduck <- rbind(Realduck, Real)
    }
  }
}
```

```
Realduck_col_1 <- dplyr::filter(Realduck, Method == 1)
Realduck_col_2 <- dplyr::filter(Realduck, Method == 2)


Realduck_col_1$Site <- as.factor(Realduck_col_1$Site)
Realduck_col_2$Site <- as.factor(Realduck_col_2$Site)

####Common Coot#
unique(AerialGroundCounts$Species)
AerialGroundCountsFoulque <- AerialGroundCounts[AerialGroundCounts$Species
== "Fulica_atra", ]
summary(AerialGroundCountsFoulque)

#Cr顴ion index_month
AerialGroundCountsFoulque <- as.data.frame(AerialGroundCountsFoulque)
class(AerialGroundCountsFoulque)
str(AerialGroundCountsFoulque)

AerialGroundCountsFoulque <- AerialGroundCountsFoulque %>%
  mutate(Month <- as.character(Month),
         mois = factor(Month, levels = c("9", "10", "11", "12", "1", "2",
"3")),
         mois = as.numeric(mois),
         annee = Years
  ) %>%
  arrange(annee, mois, Site_group)

###Data
log_COUNT <- array(NA, dim = c(2,

length(unique(AerialGroundCountsFoulque$Month)),

length(unique(AerialGroundCountsFoulque$Site_name)),

length(unique(AerialGroundCountsFoulque$annee))
)
)

dd_methode1 <- subset(AerialGroundCountsFoulque, select=-Ground_Count)
for(m in 1:length(unique(AerialGroundCountsFoulque$mois))) {
  dd_mois <- subset(dd_methode1, mois ==
unique(AerialGroundCountsFoulque$mois)[m])
  for(s in 1:length(unique(AerialGroundCountsFoulque$Site_name))) {
    dd_site <- subset(dd_mois, Site_name ==
unique(AerialGroundCountsFoulque$Site_name)[s])
    for(t in 1:length(unique(AerialGroundCountsFoulque$annee))) {
      dd_annee <- subset(dd_site, annee ==
unique(AerialGroundCountsFoulque$annee)[t])
      log_COUNT[1, m, s, t] <- ifelse(nrow(dd_annee) == 0, NA,
log1p(dd_annee$Aerial_Count))
    }
  }
}; rm(m, s, t, dd_mois, dd_site, dd_annee, dd_methode1)

dd_methode2 <- subset(AerialGroundCountsFoulque, select=-Aerial_Count)
for(m in 1:length(unique(AerialGroundCountsFoulque$mois))) {
  dd_mois <- subset(dd_methode2, mois ==
unique(AerialGroundCountsFoulque$mois)[m])
  for(s in 1:length(unique(AerialGroundCountsFoulque$Site_name))) {
```

```
    dd_site <- subset(dd_mois, Site_name ==
unique(AerialGroundCountsFoulque$Site_name)[s])
    for(t in 1:length(unique(AerialGroundCountsFoulque$annee))) {
      dd_annee <- subset(dd_site, annee ==
unique(AerialGroundCountsFoulque$annee)[t])
      log_COUNT[2, m, s, t] <- ifelse(nrow(dd_annee) == 0, NA,
log1p(dd_annee$Ground_Count))
    }
  }
}; rm(m, s, t, dd_mois, dd_site, dd_annee, dd_methode2)

#v鲩f
AerialGroundCountsFoulque
dim(log_COUNT)
unique(AerialGroundCountsFoulque$Site_name)
unique(AerialGroundCountsFoulque$annee)

# par(mfrow=c(1,2))
# datasimul <- t(priorpredcheck[1,4,4,,])
# plot(x=seq(1:52),rep.int(0,52),ylim = c(0,
10000),type="l",col=grey(1),lwd=2,xlab="Ann饨",ylab="Y_obs_sim");
# for(i in 1:length(datasimul[,1])){
#    lines(1:52,datasimul[i,],col=grey(0.9));
#  }
#
# datareal <- exp(log_COUNT[1,4,4,])
# plot(x=seq(1:52),datareal,ylim = c(0,
500),type="l",col="black",lwd=2,xlab="Ann饨",ylab="Y_obs")

#real data
#average matrix per year per site per method and per simu
Nobsreal <- array(NA, c(2,40,44))
for (m in 1:2){
  for(j in 1:44){
    for (s in 1:40){
      Nobsreal[m,s,j] <- mean(expm1(log_COUNT[m,,s,j]), na.rm = TRUE)
    }
  }
}
table(is.na(Nobsreal))#NA quantity


#create the data frame
Realduck <- NULL
for (m in 1:2){
  for(j in 1:44){
    for (s in 1:40){
      Real <- data.frame (N=Nobsreal[m,s,j], Method = m, Site = s, Year =
j)
      Realduck <- rbind(Realduck, Real)
    }
  }
}

Realduck_fou_1 <- dplyr::filter(Realduck, Method == 1)
Realduck_fou_2 <- dplyr::filter(Realduck, Method == 2)


Realduck_fou_1$Site <- as.factor(Realduck_fou_1$Site)
Realduck_fou_2$Site <- as.factor(Realduck_fou_2$Site)
```

```
#graphic representation of the results
# P1 <-  ggplot() +
#   geom line(data = Pattaya 1, aes(x = Year, y = N, group = Sim), alpha =
0.01) +
#   geom_line(data = Realduck_1, aes(x = Year, y = N), color = "red") +
#   facet_grid(~ Site) +
#   coord_cartesian(xlim = c(1,44), ylim = c(0,10000)) +
#   theme_bw()
#
# P2 <- ggplot() +
#   geom_line(data = Pattaya_2, aes(x = Year, y = N, group = Sim), alpha =
0.01) +
#   geom_line(data = Realduck_2, aes(x = Year, y = N), color = "red") +
#   facet_grid(~ Site) +
#   coord_cartesian(xlim = c(1,44), ylim = c(0,10000)) +
#   theme_bw()
#
# library(gridExtra)
# grid.arrange(P1, P2, nrow = 2)

###decomposition of the graphic window on some sites
#example sites 1 to 5
P1 <-  ggplot(subset(Pattaya_1, Site == "1" |
                       Site == "2" |
                       Site == "3" |
                       Site == "4" |
                       Site == "5" )) +
  geom_line(aes(x = Year, y = N, group = Sim), alpha = 0.01) +
  geom_line(data =subset(Realduck_1,Site == "1" | Site == "2" | Site == "3"
| Site == "4" | Site == "5" ) , aes(x = Year, y = N), color = "red") +
  geom_line(data =subset(Realduck_col_1,Site == "1" | Site == "2" | Site ==
"3" | Site == "4" | Site == "5" ) , aes(x = Year, y = N), color = "blue") +
  geom_line(data =subset(Realduck_fou_1,Site == "1" | Site == "2" | Site ==
"3" | Site == "4" | Site == "5" ) , aes(x = Year, y = N), color = "yellow")
+
  facet_grid(~ Site) +
  coord_cartesian(xlim = c(1,44), ylim = c(0,10000)) +
  theme_bw()
P1

P2 <-  ggplot(subset(Pattaya_2, Site == "1" |
                       Site == "2" |
                       Site == "3" |
                       Site == "4" |
                       Site == "5" )) +
  geom_line(aes(x = Year, y = N, group = Sim), alpha = 0.01) +
  geom_line(data =subset(Realduck_2,Site == "1" | Site == "2" | Site == "3"
| Site == "4" | Site == "5" ) , aes(x = Year, y = N), color = "red") +
  geom_line(data =subset(Realduck_col_2,Site == "1" | Site == "2" | Site ==
"3" | Site == "4" | Site == "5" ) , aes(x = Year, y = N), color = "blue") +
  geom_line(data =subset(Realduck_fou_2,Site == "1" | Site == "2" | Site ==
"3" | Site == "4" | Site == "5" ) , aes(x = Year, y = N), color = "yellow")
+
  facet_grid(~ Site) +
  coord_cartesian(xlim = c(1,44), ylim = c(0,10000)) +
  theme_bw()
P2
grid.arrange(P1, P2, nrow = 2)
```

S2 Appendix

JAGS code of the model

```
# D. Vallecillo, M. Authier, C. Bouchard, M. Guillemain & J. Champagnon,
Mars 2021

# notation used
# DATA
# n_site : number of sites
# n_month : number of months
# n_year : number of year
# log_COUNT is an array of dim [n_month, n_site, n_year]


model {
 #### LIKELIHOOD ####
 for(s in 1:n_site) {
  ### Initial Condition
  logN[s] ~ dnorm(mu, tau_site)
  N[s, 1] <- exp(logN[s])
  r[s, 1] <- 0.0 # for identifiability
  ### Rest of the process
  for(t in 2:n_year) {
   r[s, t] ~ dnorm(r[s, t-1], tau_year)
   N[s, t] <- N[s, t-1] * exp(r[s, t])
   for(m in 1:n_month) {
    for(i in 1:2) {
     log_COUNT[i, m, s, t] ~ dt(log(N[s, t]) + alpha[m, t] + log(p[i, s,
t]), tau_res[i], 4)
    }
   }
  }
 }

 delta[1] <- 0.0 # for identifiability
 for(m in 2:n_month) {
  delta[m] ~ dnorm(delta[m-1], tau_month[1])
 }
 for(t in 1:n_year) {
  for(m in 1:n_month) {
   alpha[m, t] ~ dnorm(delta[m], tau_month[2])
  }
 }

 ### Detection
 for(s in 1:n_site) {
  for(t in 1:n_year) {
    for(m in 1:n_month) {
      for(i in 1:2) {
        p[i, s, t] <- ilogit(beta[i] + gamma[i, s, t])
      }
    }
  }
 }
```

```
 #### PRIOR ####
 mu ~ dnorm(0.0, 0.04) # a prior between 0 and 18000
 tau_site <- pow(sigma_site, -2)
 sigma_site <- prior_site * sqrt(unscaled_sigma2_site / gam_site)
 unscaled_sigma2_site ~ dgamma(1.0, 1.0)
 gam_site ~ dgamma(1.0, 1.0)

 tau_year <- pow(sigma_year, -2)
 sigma_year = prior_year * sqrt(unscaled_sigma2_year / gam_year)
 unscaled_sigma2_year ~ dgamma(1.0, 1.0)
 gam_year ~ dgamma(1.0, 1.0)

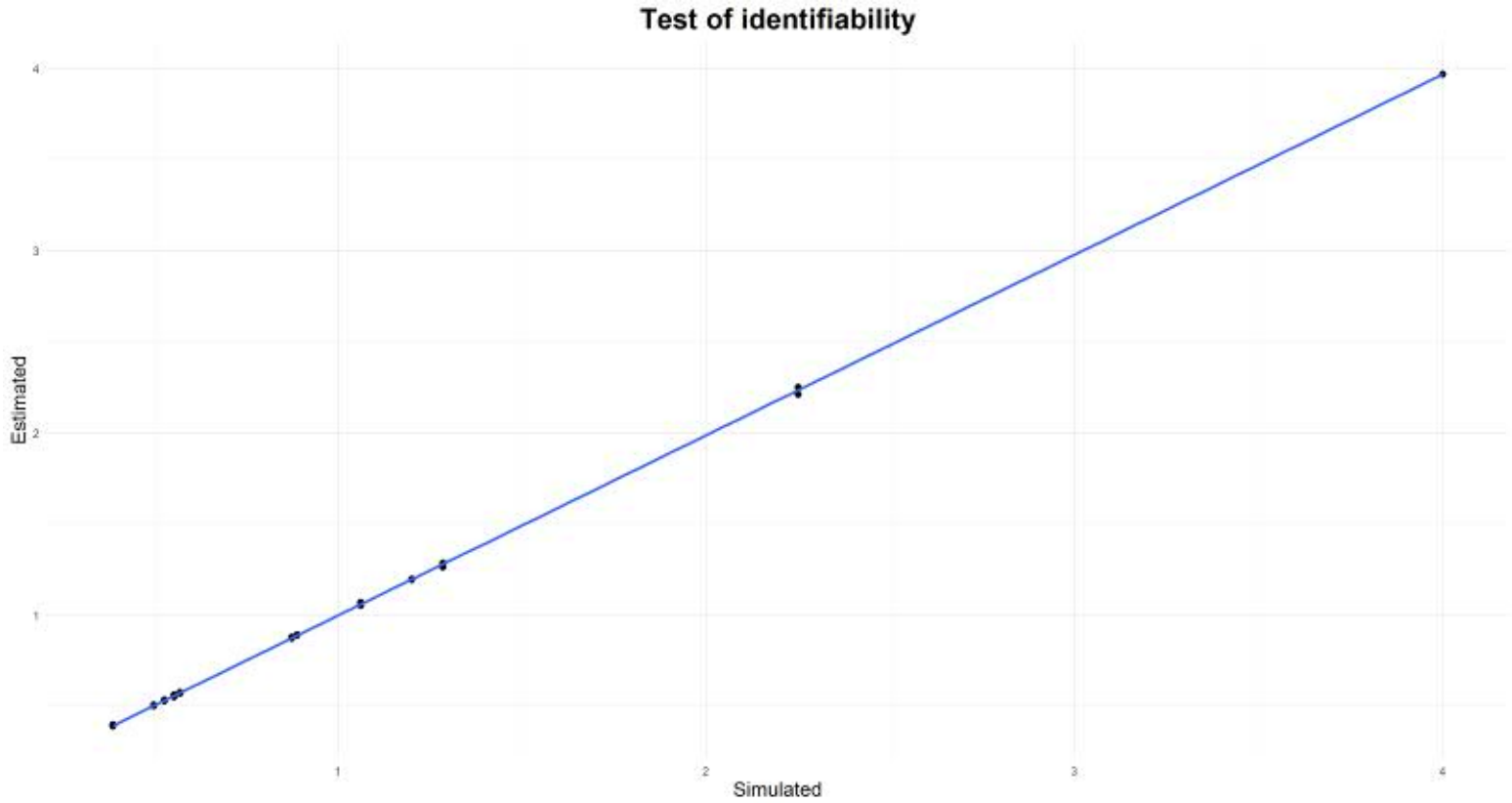
 prop ~ dunif(0.0, 1.0)
 tau_month[1] <- pow(sigma_month[1], -2)
 tau_month[2] <- pow(sigma_month[2], -2)
 sigma_month[1] <- prior_month * sqrt(prop * unscaled_sigma2_month /
gam_month)
 sigma_month[2] <- prior_month * sqrt((1 - prop) * unscaled_sigma2_month /
gam_month)
 unscaled_sigma2_month ~ dgamma(1.0, 1.0)
 gam_month ~ dgamma(1.0, 1.0)

 for(i in 1:2) {
  tau_res[i] <- pow(sigma_res[i], -2)
  sigma_res[i] <- prior_res * sqrt(unscaled_sigma2_res[i] / gam_res[i])
  unscaled_sigma2_res[i] ~ dgamma(1.0, 1.0)
  gam_res[i] ~ dgamma(1.0, 1.0)
 }

 ### detection process
 beta[1] <- beta_aerial # Aerial
 beta_aerial ~ dt(0.0, 0.4444444, 7) # Aerial
 beta[2] <- 0 # Ground
 Réserve_Naturelle_des_Marais_du_Vigueirat <- 0.0
 Marais_de_la_Palissade ~ dnorm(0.0, 0.75) # a priori new method can
increase/decrease detection proba by a factor between 1/10 and 10
 Réserve_Naturelle_Nationale_de_Camargue ~ dnorm(0.0, 0.75) # a priori new
method can increase/decrease detection proba by a factor between 1/10 and
10
 Tour_du_Valat ~ dnorm(0.0, 0.75) # a priori new method can
increase/decrease detection proba by a factor between 1/10 and 10
 Tour_du_Valat_new_counting_method ~ dnorm(0.0, 0.75) # a priori new method
can increase/decrease detection proba by a factor between 1/10 and 10
 Obs_1 <- 0.0
 Obs_2 ~ dnorm(0.0, 1.55) # a priori Obs 2 has a detection proba between
1/5 and 5 of that of TAM
 Obs_3 ~ dnorm(0.0, 1.55) # a priori Obs 3 has a detection proba between
1/5 and 5 of that of TAM
 for(s in 1:n_site) {
   for(t in 1:27) { gamma[1, s, t] <- Obs_1 }
   for(t in 28:37) { gamma[1, s, t] <- Obs_2 }
   for(t in 38:n_year) { gamma[1, s, t] <- Obs_3 }
 }
 for(s in 1:7) {
   for(t in 1:n_year) { gamma[2, s, t] <- Marais_de_la_Palissade }
 }
 for(s in 8:28) {
```

```
    for(t in 1:n_year) { gamma[2, s, t] <-
Réserve_Naturelle_Nationale_de_Camargue }
 }
 for(s in 29:38) {
   for(t in 1:31) { gamma[2, s, t] <- Tour_du_Valat }
   for(t in 32:n_year) { gamma[2, s, t] <-
Tour_du_Valat_new_counting_method }
 }
 for(s in 39:40) {
     for(t in 1:n_year) { gamma[2, s, t] <-
Réserve_Naturelle_des_Marais_du_Vigueirat }
 }
}
```

S3 Appendix



We have tested the ability of the model to estimate correctly the different parameters whatever the value set for (β_2: Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat). First, we simulate data with the developed model by setting the parameter values. We run the model on its simulated data and then compare the output of the model to the parameters we had set to simulate the data to measure the estimation bias. The sensitivity analysis consists in setting different values for β_2 and see how it affects the other parameters.

The points of the graph represent the ratios between two conditional detection probability values for the simulated and estimated data. For a simulated data set 7 parameters are estimated and one parameter is fixed (β_2: Réserve Naturelle des Marais du Vigueirat), so 7 ratios are calculated. 5 datasets were simulated where the value of the β_2 parameter was modified as well as the detection probability values for the three observers and the three protected areas. The results of this analysis show that shifts in conditional detection probability

between observers (aerial monitoring) and protected areas (ground monitoring) are estimated without bias whatever the value set for β_2.

Première section : méthode de comptage et analyse des données

Article 3. Evaluation of the distance sampling technique to monitor gregarious species: a simulation exercise

Arthur Jacquemin, David Vallecillo, Matthieu Guillemain, Pierre Defos du Rau, Jocelyn Champagnon

Article soumis à *Wildlife Society Bulletin*

20 Oct 2021
Arthur Jacquemin
47 C rue du Bourg Dessus, 39140 Arlay
06 73 72 94 05
ajacq.arthur@gmail.com

Evaluation of the distance sampling technique to monitor gregarious species: a simulation exercise

ARTHUR JACQUEMIN, *Tour du Valat*, Le Sambuc 13200, Arles, France.

DAVID VALLECILLO, *Tour du Valat*, Le Sambuc 13200, Arles, France

MATTHIEU GUILLEMAIN, *Office Français de la Biodiversité*, Le Sambuc 13200, Arles, France

PIERRE DEFOS DU RAU, *Office Français de la Biodiversité*, Le Sambuc 13200, Arles, France

JOCELYN CHAMPAGNON, *Tour du Valat*, Le Sambuc 13200, Arles, France

ABSTRACT Wildlife count data provides estimates of actual population abundance. To quantify changes in the size of the populations, it is necessary to determine the precision of these estimates. Ground or aerial survey methods are often intended to be total counts and thus do not provide such an estimation of precision. One frequent solution considered to overcome such limitation is to change methods and switch to a sampling approach, like e.g. distance sampling. Relying on the example of the long-term waterfowl total counts in the Camargue, a

major winter quarter in southern France, a simulation exercise was carried out to quantify the precision and cost achievable with a distance sampling approach. Based on abundance and distribution data for 14 species of waterbirds (Anatidae and Coot *Fulica atra*) in the Camargue, we tested five distance sampling scenarios with parallel line transects, corresponding to five different sampling intensities. Our results suggested that, if objective of counts is to estimate the abundance of all waterfowl together, switching from pseudo total to distance sampling counts would be realistic on statistical and economic grounds. The most relevant scenario would correspond to a sampling intensity with transect lines spaced 1000m apart, which would allow a coefficient of variation of 0.20 in total waterfowl abundance with an increase in flight costs of only 27% compared to the current method. We recommend proceeding to test flights which would allow refining some site-specific parameters before changing methods. However, the distance sampling method as simulated here would prove impractical to evaluate the abundance and/or distribution of some rare or patchily-distributed species alone.

KEY WORDS Distance sampling, total count, monitoring, Simulation, Waterbirds, Population size estimate

Precise population estimates are of fundamental importance in applied ecology; for most major wildlife issues, monitoring provides essential information. Estimation of animal abundance and its changes through time are commonly used as measures of population health by ecologists (e.g., Lack 1954, Nichols and Hines 2002), providing the necessary data to identify which species have to be listed as of conservation concern (IUCN 2021). Regional or local counts reveal if a given area holds a significant proportion of a species' global population (Keller and Bollmann 2004). Such counts are therefore an indispensable source of information in the

process of establishing coherent protected areas (Perez-Arteaga et al. 2005), as required by the criteria 6 of Ramsar convention, which considers sites as of international importance when they host more than 1% of the entire specie or subspecies population (Ramsar convention on wetlands 2010). Such knowledge requires replicable methods for data collection to estimate trends in population abundance and spatial distribution (Ottichilo and Prins 2001).

Aircrafts are commonly used to monitor distribution and abundance of wildlife: aerial surveys provide an instantaneous view of the distribution of individuals over large areas (Khaemba 2000) and allow working at the scale of entire ecosystems at relatively low cost, for example at the scale of a lake or even an entire watershed (Kingsford and Porter 1993, Kingsford 1999). Large-scale counts of this type are used for waterfowl across the globe (Silverman et al. 2013, Mundkur et al. 2017, Menkhorst 2019, Kingsford et al. 2020) to inform international agreements, especially the European Union Birds Directive, the Agreement on the Conservation of African-Eurasian Migratory Waterbirds, the North American Waterfowl Management Plan or the Ramsar Convention.

However, inferences drawn about abundance from counts of wildlife populations are often complicated by incomplete detection of animals: not all detectable animals present in the surveyed area are counted. This is the case for aerial surveys, which almost systematically provide underestimates of population sizes (Dolbeer et al. 1997, Kingsford 1999, Jachmann 2002, Rodgers et al. 2005). As such, substantial effort has been devoted to developing well-designed survey protocols (Caughley 1974, Anderson 2001) and correction for detection bias in aerial surveys (Caughley and Grice 1982, Pollock and Kendall 1987).

The choice of a counting method is mostly defined by species distribution, environmental conditions, and financial constraints. An ecological survey program able to inform management decision-making needs to produce abundance estimates of sufficient accuracy and precision to resolve the underlying questions (Williams and al. 2002, Lindenmayer and Likens 2009). An optimal survey design seeks maximization of precision and a minimization of financial costs within constraints determined by management objectives and budgets. While some aerial counting methods seek completeness (Kingsford and Porter, 1993), others rely on sampling (Silverman et al. 2013, Mundkur et al. 2017). One may want to switch from a counting method to another over time, but it is advisable in this case to perform preliminary simulations exercises to evaluate the costs and benefits of the considered new technique.

In France, the Camargue hosts a significant portion of the national waterbird population each winter (Schmaltz et al. 2020), being a site of international importance for wintering and conservation of 15 species, including Coot *Fulica atra* and seven species of Anatidae: Mute Swan *Cygnus olor*, Eurasian Wigeon *Mareca penelope*, Gadwall *Mareca strepera*, Common Teal *Anas crecca*, Mallard *Anas platyrhynchos*, Northern Shoveler *Spatula clypeata*, Red-crested Pochard *Netta rufina*, Common Shelduck *Tadorna tadorna*. Within waterbirds, the abundance and distribution of the waterfowl populations in the Camargue is directly related to water management and is an issue for both conservation and hunting, which has warranted regular monitoring since 1964 in the delta (Tamisier and Dehorter, 1999). The available datasets from the Camargue are unique in France by their spatial and temporal coverage, and are at the origin of a number of studies on waterfowls (Dehorter and Tamisier 1996, Mathevet and Tamisier 2002, Brochet and al. 2012, Vallecillo and al. 2021). Further, the mid-January counts are key information delivered to Wetlands International for the international waterbird census (Schmaltz et al. 2020).

From the beginning of the Camargue surveys in the mid-1960s, it was decided to rely on a total count method. Such a choice was based on two characteristics of ducks during winter: they are gregarious and they use traditional roosting sites during the day to which they are faithful over the season (Tamisier and Dehorter 1999). The total count method for censusing ducks in the Camargue was established by A. Tamisier in 1974 and described by Dervieux et al. (1980). It consists in flying from one body of water to another by circling around them to identify and count all the groups of birds. Total count methods are commonly used to measure the number of wintering individuals (Pihl and Frikke 1992, Nilsson 2005, Laubek et al 2019) but they have three major drawbacks: they assume that all birds are detected by the observers, they have no measure of uncertainty and in Camargue it is not perfectly replicable due to the complexity of the flight design in numerous and variable circles. However, detection probability can be influenced by various circumstances including the behavior of birds, habitat types (vegetation density), observer fatigue and experience, and field methodology (Krebs 1999, Buckland et al. 2001, Williams et al. 2002, Morrison et al. 2008, Conroy and Carroll 2009). This systematically leads to a variable underestimation and, since total counts provide no known methodology to evaluate the extent of this bias, no information about the number of unobserved birds and precision of abundance estimates is available. The clustered distribution of waterfowl limits the use of other counting methods, making it difficult to sample by strip transect (Buckland and York 2018). An alternative could be a mark-resighting method, but this is too costly for populations whose total abundance varies around 120,000 individuals and would be subject to resighting issues when many wetlands are vast private waterbodies.

The aim of the present study was to use the Camargue example as a case study to simulate how feasible a switch from total count to distance sampling would be, on both statistical and

economic grounds: distance sampling protocols accommodate detection bias and provide confidence intervals around the estimated bird abundance. Distance sampling has been applied successfully to many bird species in different environments (e.g., Marsden 1999, Cimprich 2009, Shirkey et al. 2014), and has been shown to provide more robust estimates of population trends than relative estimates of bird densities, for example through line or point transect counts without distance recording (Norvell et al. 2003). The distance sampling methodology (Buckland et al. 2001) requires two main changes to the usual total count protocols such as the one applied in the Camargue: a standardization of the sampling design and a measurement of the observer/group distance for each observation. The aim of this study was to evaluate whether the distribution of waterfowl, often scattered in numerous groups of very variable sizes, would provide sufficient statistical precision in abundance estimates by distance sampling, at a reasonable cost for the operators.

To obtain a preliminary assessment of this precision, we relied on a simulation exercise, built on genuine aerial total count of the Camargue waterbirds over the last decades. Such a simulation phase allowed to test several sampling designs, with several sampling efforts. We also determined the economic costs of these alternative survey configurations and the transition from current single observer survey in a fixed wing microlight to a two-observers survey in a light aircraft, evaluating the trade-offs among those configurations that increase precision and those that reduce financial costs.

STUDY AREA

Camargue is the biogeographical delta of the Rhone river which flows into the Mediterranean Sea in Southern France. Camargue extends over 170 000 ha and landscape is composed of over 60,000 ha wetlands, the rest being farmland and exploited salinas. Fourteen species of

waterfowl were considered: Common Coot, Common Teal, Eurasian Wigeon, Gadwall, Mallard, Mute Swan, Northern Shoveler, Red-crested Pochard, Northern Pintail *Anas acuta,* Greylag goose *Anser anser,* Common Pochard *Aythya ferina,* Tufted duck *Aythya fuligula,* Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii* and Garganey *Spatula querquedula*. The number of individuals from each of those species were counted from aerial survey, every month from November to January from 2006 until 2013 over 93 polygons of 8 to 1883 ha, which cover all water bodies of the Camargue delta (Figure 1). November, December, and January are more representative of the wintering distribution of ducks, with individuals gathered in many multi-species groups (Dervieux et al. 1980), and we used counts performed between 2006 and 2013 for which the number of groups and their size within each polygon are available.

METHODS

Simulation of bird distribution

For each polygon, the number and sizes of groups were randomly chosen within the distribution of those historical data (Figure 2, Step1) and randomly distributed inside the boundaries of the polygon (Figure 2, Step 2). Statistical units were not individual birds but groups of individuals. The abundance of multi-species groups in our data compelled us to not distinguish species in our analysis, which was therefore conducted for all species pooled.

To test our distance sampling protocol on various patterns of bird distribution we ran 1,000 simulations of within-polygon random cluster distribution. According to a visual interpretation of a Monte Carlo simulation (Mooney 1997) on the two random variables (number of groups and group size, see below), 1,000 simulations can achieve a representative result.

Sampling design

Sampling design was performed within four convex envelopes, hereafter stratum, geographically separated. The total area is of 659 km² that encompassed the 93 polygons were waterfowl were counted. For the choice of a sampling design, we first tested continuous zigzag transects. Such transects have the advantage of greatly reducing the unsampled portion of the flight but the non-sampling distance was not long in our situation (Figure 3). Therefore we eventually opted for more traditional parallel transects, which never overlapped the counting strips with each other and made it possible to easily adjust sampling intensity by varying the distance between transects.

We selected five sampling effort intensities by varying the distance between parallel lines: 760m, 1000m, 1250m, 1500m and 1750m. We considered that maximum detection of groups was 380m on each side of the plane, so the total width of 760m represents the maximum sampling effort intensity without overlap. Buckland et al. (2001) suggested that a minimum of 60-80 groups should be detected and at least 20 different line transects are necessary; 1750m represents the upper inter-transect distance limit in our design to remain above this minimum number of groups detected.

The transect grid was placed randomly within each stratum (Figure 3) and the orientation of transects differed between envelopes. Indeed, orientation angle choice is a compromise between maximizing the number of transects to gain precision and economic constraints by minimizing i) transfer flight between strata, and ii) portion of non-effort flight between transects.

Simulation of bird detection

We simulated two observers aboard a high-wing four-seats aircraft at 90m altitude, looking in opposite directions and perpendicularly to the direction of the plane. The probability of detecting each point (i.e., group of birds) was modelled from a half-normal function g(x,S) (Buckland 2001) (Figure 2, step 3).

$$g(x,S) = exp\left(\frac{-\left(\frac{x}{\sigma}\right)^2}{2\sigma(S)^2}\right) \; with \; \sigma = A1.\exp(A2.S)$$

The two continuous variables were x for the perpendicular distance of the point (bird cluster) from the plane and S for cluster size, i.e. number of individuals in that cluster. A1 represents the effect of distance on detection probability and A2 the effect of cluster size (log-transformed) on such probability. As we had no information on the detection probability of birds in the Camargue, we fixed values of A1 to 4.4 and A2 to 0.2 based on a genuine distance sampling field study from Carenton et al. (in prep.) on three of the duck species studied (Northern Pintail, Common Teal, Northern Shoveler). The initial value of A1 (2.2) did not provide a feasible detection function curve for our data, possibly because Carenton et al.'s data small clusters were much less represented than in ours. To compensate the potentially underestimation in the detection of small cluster we then doubled A1 Carenton's value to 4.4, leading to a realistic detection function (Figure 4) in accordance with detection probability suggested by Shirkey et al. (2014) for similar counts of duck groups. Apart from a distance effect on detection probability, we decided to include a group size effect because it is a major factor influencing the detection of animal flocks (Marques et al. 2007). The effect of this cluster size covariable is illustrated in figure 4.

A habitat effect was also included when simulating detection, to consider the fact that birds may be more difficult to detect depending on roosting environments. While birds were always recorded within wetlands in the broad sense, we differentiated open water (lagoon, canals, ponds) from all other habitats (based on land use data (Parc naturel regional de Camargue 2017). An arbitrary 10% detection bonus was applied to the previous detection probability of groups recorded in open water, and 10% malus respectively.

Distance sampling assumptions

Distance sampling lies on three assumptions. The first one is to have a detection probability of 100% at distance zero from the flown transect. This condition cannot be validated in regular planes because observers cannot see directly under the plane. We bypassed this assumption by using a left truncation, ignoring the first 20 meters of the lateral counting area on each side of the plane transect (Alldredge and Gates 1985). The second assumption requires that individuals must not perform any movement in response to the aircraft before detection. This second assumption is generally not a problem, since low-altitude aerial surveys up to 60m above ground level are generally not a significant source of disturbance to waterfowl species (Gilbert et al. 2020). We hence considered that this assumption was verified in our system. The last assumption requires that distances be measured accurately. Under many circumstances it is impractical or even impossible to precisely measure perpendicular distances from the transect line to the birds. In such cases distance sampling can still be applied using discrete distance categories, using markers placed on the window and the struts of the plane (Buckland and al. 2001). Because most targeted waterfowl are of relatively small size and based on previous field experience, we used 3 parallel distance bands of 20-80m, 80-180m, 180-380m.

Distance sampling analyses

From the procedure above, we hence distributed clusters of birds within the Camargue landscape, applied transect grid over it according to each of the five alternative distance sampling designs, and simulate detection of each cluster depending on the distance to the transect, the size of the cluster and the habitat of cluster position (Figure 2, step 4). As a simulation exercise, we considered that the observers accurately determined group size despite that detection during aerial surveys is often imperfect (Vallecillo et al. 2021). For each of the 1000 simulations, the distance sampling analysis was performed estimating the number of clusters and the abundance estimates including cluster size as a covariate. As recommended by Buckland (2001), for each simulation we fitted three main key functions (uniform, hazard rate half-normal) with different adjustments (cosine, hermite and polynomials, with 2 orders for each) (Figure 2, step 5). We compared detection functions using the AIC criterion (Anderson et al. 1998). As the distribution of birds was relatively similar from one simulation to another, the same detection functions were often selected. A pre-analysis based on 50 cluster distribution simulations (Appendix 1), for each of the five sampling effort intensities, allowed us to exclude the detection functions never selected and to retain only 4 of them: Half normal with cosinus adjustment at order 0, Half normal with logsize covariate, Hazard rate with logsize covariate and Uniform with hermite at order 2.

We used Distance software (Distance 7.3) through package Distance 1.0.4 (Miller et al. 2019) called from R 3.5.1 (R Core Team 2017).

Indicators and cost analysis

We used three indicators to evaluate reliability of our simulation work. MAPE (Mean Absolute Percentage Error) provides the average absolute error, by comparing distance sampling

estimates with simulated abundance. This was a criterion for the correctness of the estimate. Normalized mean bias indicated whether the analysis tended to systematically overestimate or underestimate total waterfowl abundance. Mean coefficient of variation (CV) of abundance estimate was averaged over the 1,000 simulations, each producing a CV. We plotted the relationship of those three metrics as a response of sampling efforts.

The distance traveled by the aircraft corresponded to the length of all cumulative transects, to which we added the distance covered by unsampled trips. We distinguished two types of unsampled trips: the junction trips between the envelopes (shown in Figure 3) and the junction trips from one transect to the next (not shown in Figure 3 for a better readability but considered in the cost calculation). By multiplying this total flown distance with average aircraft speed (160km/h) we obtained an estimated flight duration for each sampling intensity. The cost of a flight was considered at 260€/h, containing the pilot's salary, aircraft rental and fuel costs. To this flight cost was added the cost of the 2 observers, valued at 1,152€, containing their travel expenses and their salary for both aerial count hours and office data processing.

RESULTS

For a minimum effort corresponding to 3h18 and 523km of flight, we obtained a mean CV of abundance of 0.28 (SE ± 0.16). According to MAPE, the mean error of the abundance estimate with this sampling intensity of 1750m was 18.5%, with a slight tendency to underestimate (Normalised mean Bias= ± -1.2%). With a value of 59.3 (SE ± 8.7) clusters encountered on average for each survey simulation, a sampling effort of 1750m did not reach the minimum threshold of 60 detected groups as recommended by Buckland (2001) for a distance sampling

analysis. For a more intensive sampling effort, this minimum number of points was systematically reached.

Increasing sampling intensity, i.e. reducing the distance between two transects, resulted in an increase in the number of kilometers flown, an expansion of flying time and an increased cost of the operation. Through the results of the CV and the MAPE (Table 1) we observed that the increase of sampling intensity led to a better global precision of the sampling distance estimation. By applying a distance sampling survey in Camargue, this study demonstrates that a coefficient of variation of the bird counts within a range of 0.28 to 0.18 can be expected at a cost that ranges from 2002€ to 2804€ (Table 1).

Figure 6 shows that the coefficient of variation of bird abundance decreased and gained in precision with an increase in sampling cost. It also illustrates that distance sampling cannot provide an estimate with sufficient precision with the current budget of 1936€ per flight. For a precision objective corresponding to a mean CV < 0.20, we suggest that a distance sampling protocol would require a budget greater than 2500€.

Two scenarios can be considered as satisfactory given our initial requirements: a spacing of 760m between transects did provide a CV< 0.20, but the 1000m spacing scenario also represented a good alternative, close to the 0.20 required for the CV, at a significantly reduced price. It can be noticed on Figure 6 that the dots, corresponding to the 5 sampling intensities, were increasingly distant from each other along the X-axis, with an associated flattening of the slope: precision did increase with increasing flight distance and cost, but the higher the degree of precision, the more expensive it was to gain further in precision.

DISCUSSION

The present study demonstrates that it is technically possible, and pertinent from a precision point of view, to switch from total counts of wildlife over a vast area to a distance sampling approach. Based on the five designs evaluated, the 1,000m transect-spacing scenario seems the most appropriate as it yields a CV close to the 0.20 value recommended for reasonable precision (Pearse et al. 2008a) while being less expensive than the 760m scenario. Switching from the current total count method to distance sampling would, however, result in an additional cost of 526€ (i.e. 27%) per count. Although the distance to be flown would be reduced by 410km (currently 1,216 km for the total count; 806 km for distance sampling), this is not enough to compensate for the cost of using a more expensive aircraft and the staff time for two observers. It is also worth noting that the gasoline used in the envisaged high wing aircraft allowing two observers is more polluting than the current fixed wing microlight aircraft used for the total account.

The figure 6 provides a decision tool for managers, to determine if their budget is appropriate for the level of precision they are expecting. It is generally considered that a coefficient of variation below 0.20 yields result with a reasonable precision in the context of wildlife population monitoring (Pearse et al. 2008a), but it is necessary for managers to target a CV value that allows them to detect a change in population size for each species they study, in each specific context. To determine levels of precision required to detect change (i.e., 5–20% decline) from one year to the next, it is possible to conduct a power analysis based on a *z*-test (Buckland et al. 2001) and use software TRENDS (Gerrodette 1987, Link and Hatfield 1990) to estimate the CV value needed to detect a population change (e.g. Strobel et al. 2014).

Since no measure of uncertainty is available for the current total count method, we cannot directly compare the two methods on this ground. However, the choice of a technique that can correct for bias from imperfect detection and does provide a measure of error around the estimates, such as distance sampling, appears to be essential to allow wildlife biologists accurately evaluating wildlife abundance. A distance sampling count, even with great imprecision, will therefore be more reliable than a total count without uncertainty measure.

If in the Camargue example distance sampling makes it possible to obtain abundance values with precision, it is nevertheless important to emphasize that it is less suitable for other objectives that may also be important to managers. Two other major objectives are generally achieved by total counts (and are so in the Camargue system): a phenological objective and a spatial objective. Indeed, the monthly annual counts (seven monthly counts from September to March) provide information on the migration and wintering phenology of each species and its evolution over time (e.g. Guillemain et al. 2021). Monthly distance sampling counts could also provide such information, with better precision, but its higher cost makes it difficult to consider seven counts per year without devoting a massively increased budget. Switching from total count to distance sampling may be an opportunity to revisit the number of counts required, a subject already seriously considered for the total count method among stakeholders involved in the Camargue survey. Indeed, three main periods can generally be distinguished during the wintering period for waterbirds: the beginning of the season (September, October) when birds are still less numerous over the delta, the peak season (November, December, January) when numbers are at their annual highest and flocks the most densely concentrated onto few day-roosts, and the end of the season (February, March) when individuals tend to disperse again (Dervieux et al. 1980). Conducting only three distance sampling surveys, one for each period, would provide data covering the main periods of the non-breeding cycle. Moving from seven

to only three surveys per year would save a lot of funds at the annual scale, which could make it possible to carry out more expensive but more precise distance sampling surveys (i.e., a denser transect grid associated to a lower coefficient of variation around the estimated total number of birds, Fig. 5).

The other objective of traditional counts is to provide data on the spatial distribution of ducks in the Camargue. At a local scale, this spatial information currently provides estate-specific data that allow an efficient communication with specific landowners. Further, figures on the number of birds within a given area have in the past been the support of numerous works on the relationships between waterbirds and the use of their habitats (Allouche and Tamisier 1989, Allouche et al. 1990, Brochet et al. 2012). Distance sampling do not provide an estate-scale information for each landowner, but a spatial distribution can be modelized by a density surface model (Miller et al., 2013). Based on the raw aerial count data and the exact location of each group recorded during the flights, density surface model has the advantage of being based on a systematic design of transects, contrary to the total count design which does not guarantee homogeneity of the sampling effort.

We have adopted here an approach where we pooled all species, considering that they share the same detection function. This is a strong approximation because the probability of detection is by essence variable from one species to another (Prenzlow and Lovvorn 1996, Nichols et al. 2000), especially for some species of very different size in our dataset (e.g. Common Teal vs. Mute swan). We justify this choice by a lack of scientific literature available on the specific detection functions for our 14 species, the large proportion of multi-specific groups in our dataset, and the fact that this study aimed at providing a proof of concept concerning the general

switch from total counts to distance sampling. The existence of multi-specific groups strongly complicates the treatment of the group effect, the likelihood of detecting a group of 200 individuals of a species obviously being very different whether these 200 individuals are in the middle of a group of 2,000 individuals of another species or standing alone.

Another issue with counts at the species level is that bird numbers and the number of flocks in a given area (here, the Camargue) will then be lower than figures for all bird species pooled. We actually tried to apply the same procedure as above for Teal only, i.e. relying on field data from real counts to simulate the distribution of Teal numbers and flocks in the landscape, then applying the distance sampling procedure. Unfortunately, even for this species which constitutes a large proportion of the total waterbird community in mid-winter (Guillemain et al. 2021), distance sampling yielded inconsistent results with a strong overestimation of total numbers (≈ 80,000 instead of 40,000 individuals): this was because at the species level there could be both very large and very small flocks, with many of the small flocks remaining undetected, so that the extrapolation relied mostly on the larger flocks. The problem occurs less frequently when considering all species together, since average flock size then tends to be greater. Some work hence remains to be done on the flock size effect on the detection functions, in order to be able to use the distance sampling procedure efficiently at the species level. We hypothesize that during true surveys, small groups of Teal would be more easily detected because they would be included in much larger multi-species groups, and thus more detectable. The specific detection of Teal will then depend on the observer's ability to distinguish them among individuals of other species.

Our simulation results are based on two strong assumptions. The first one is that the detection function used for the count is representative of reality, because reliability of a distance-sampling simulation depends largely on the choice of the imported detection function (Buckland, 2001). In our study, the lack of data constrained us to use Carenton et al.'s data from Africa, a questionable choice because the geographical context is very different, even though we adjusted these data to be more faithful to what can be expected in the Camargue. To confirm the validity of our work, we therefore recommend to run distance sampling test flights to obtain a better estimation of waterfowl detection in Camargue. Experiments with artificial flocks of plastic hunting decoy ducks would be advisable in this context, such as the one performed for whooping crane *Grus Americana* in USA, which allowed Strobel and Butler (2014) to measure impacts of observer experience, sun position, distance from transect, and group size on detectability.

The second strong assumption of distance sampling is that observers can always identify bird species up to 380 meters, despite the cryptic (eclipse) plumage of several species especially in September and October, making them practically indistinguishable from each other from a distance when they sit on the water. The way to accurately identify species is often to induce their flight in order to check species identification clues like wing pattern (for example the duck speculum, composed of the bright secondary remiges on the wing, Mouronval 2014). Indeed, during total counts, the plane flew frequently at a low altitude, i.e. under 60m to flushed the birds, allowing accurate identification of species (Dervieux et al. 1980). By distance sampling protocol at an altitude of 90m, we estimated the maximum average distance at which waterfowl would flush from the plane to be ca.120 m (pers comm from Jean-Baptiste Mouronval, one of the former long-term duck aerial observers), knowing that this flushing distance is likely to vary from one species to another. Such a need to get the birds airborne to allow species identification

is problematic and difficult to accommodate within the line transect sampling method, because the plane cannot lift distant birds off the ground. A possible solution to this problem could be to deviate from transects, flying over each detected group then returning to the transect where it was left, as tested by Marques and al (2006) from a helicopter. However, this technique can be cumbersome, creates safety concerns when using fixed wing aircraft and can considerably extend the total distance travelled, hence jeopardizing the relationship obtained here between distance sampling transect travel distance (hence costs) and accuracy of the population estimates. The most feasible solution would be to perform a right truncation (Buckland 2001) and exclude from the analysis all birds that were too far from the transect line to be flushed and be identified with confidence. An alternative would be to lump individuals into groups of inseparable species as done for some dabbling ducks in the Mississippi Alluvial Valley survey (Lehnen 2013).

Distance sampling CV of abundance estimate depends on three factors: the variance of the encounter rate, the variance of the cluster size, and the variance of the detection function (Buckland et al. 2001). While the first two can be reduced by increasing sampling intensity, variance in the detection function can be minimized by combining data from multiple counts. While the distribution of birds varies over time, the detection function remains constant. We can thus cumulate the data from successive counts for the detection function selection process, which will be more reliable if based on more points obtained from various surveys. The distance sampling design proposed for the Camargue could potentially be even more enhanced by pooling the three monthly counts to output one single year-specific estimate with a potentially improved precision.

Our entire study is based on data from "exhaustive" past counts, which likely under-sample waterfowl numbers due to imperfect detection (Jachmann 2002, Rodgers et al. 2005). It is therefore very probable that the first results by distance sampling would provide higher numbers than those obtained so far, which should not be interpreted as an overestimation of the new technique, but only as a closer representation of reality. If the decision is made to switch to distance sampling, it will be important to go through a phase of overlap and calibration between the two methods. The transition from total count to distance sampling survey requires careful consideration, particularly in terms of maintaining the relevance of historical data that have been collected. It will require an understanding of how distance sampling estimates compare with those from traditional methods. By carrying out both methods simultaneously, it will be possible to determine a correction factor (Caughley and Grice 1982) to be applied to the values of past counts, which will allow to benefit from the long-term time series and continue to work on a dataset of more than 50 years. Further, we will have to investigate whether the two count methods return data of comparable magnitude, and propose a method for determining how many times distance sampling counts and total counts would need to be carried out in duplicate to ensure compatibility of the two data sets (e.g. Hogdson et al. 2016).

MANAGEMENT IMPLICATIONS

Distance sampling is an appealing wildlife monitoring method, and in many situations managers may consider switching from former total counts to this new technique. The present results suggest this is realistic on both statistical and financial grounds, although with some caveats. We recommend that any manager wishing to change counting method within long-term surveys go through a preliminary simulation phase, as done here. Without such planning, they risk a potential waste of monitoring resources in ineffective and inefficient surveys (Reid 2001), remaining ignorant of the true costs of information and the potential efficiency gains

afforded by a moderate increase in technical capacity. In addition, a particularly unfavorable distribution of birds during the first years of the counts could lead decision-makers to question the method for wrong reasons.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the observers of the count method: J.-B. Mouronval, M. Gautier-Clerc and A. Tamisier for useful comments and discussion, provision of data on waterfowl distribution in Camargue and N. Carenton on detection function, as well as P. Roman for the practical information he provided regarding plane flight issues. We also thank D. Ducros who helped in the analysis of distance sampling data and A. Besnard and P. Aubry for statistical advice.

LITERATURE CITED

Alison, R. M. (1978). The Earliest Records of Waterfowl Hunting. Wildlife Society Bulletin (1973-2006), 6(4), 196-199.

Alldredge, J. R., & Gates, C. E. (1985). Line Transect Estimators for Left-Truncated Distributions. Biometrics, 41(1), 273-280.

Allouche, L., Dervieux, A., & Tamisier, A. (1990). Distribution et habitat nocturnes comparés des chipeaux et des foulques hivernant en Camargue. Revue d'écologie.

Allouche, L., & Tamisier, A. (1989). Activités diurnes du Canard Chipeau pendant son hivernage en Camargue. Relations avec les variables environnementales et sociales. Revue d'écologie.

Anderson, D. R. (2001). The Need to Get the Basics Right in Wildlife Field Studies. Wildlife Society Bulletin (1973-2006), 29(4), 1294-1297.

Anderson, D. R., Burnham, K. P., & White, G. C. (1998). Comparison of Akaike information criterion and consistent Akaike information criterion for model selection and statistical inference from capture-recapture studies. Journal of Applied Statistics, 25(2), 263-282.

Brochet, A.-L., Mouronval, J.-B., Aubry, P., Gauthier-Clerc, M., Green, A. J., Fritz, H., & Guillemain, M. (2012). Diet and Feeding Habitats of Camargue Dabbling Ducks : What Has Changed Since the 1960s? Waterbirds, 35(4), 555-576.

Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. & Thomas, L. (2001). Introduction to distance sampling : Estimating abundance of biological populations. Oxford (United Kingdom) Oxford Univ. Press.

Buckland, S. T., & York, A. E. (2018). Abundance Estimation. In B. Würsig, J. G. M. Thewissen, & K. M. Kovacs (Éds.), Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition) (p. 1-6). Academic Press.

Carenton, N., Defos du Rau, P., Ducros, D., Mondain-Monval, J.-Y, Suet, M., Deschamps, C. (2021) Assessing the sustainability of avian harvesting: the case of waterbird communities on Lake Fitri (Chad), Unpublished manuscript

Caughley, G. (1974). Bias in aerial survey. The Journal of Wildlife Management, 921-933.

Caughley, G., & Grice, D. (1982). A Correction Factor for Counting Emus from the Air, and its Application to Counts in Western Australia. Wildlife Research, 9(2), 253-259.

Cimprich, D. A. (2009). Effect of count duration on abundance estimates of Black- capped Vireos. Journal of Field Ornithology, 80(1), 94-100.

Conroy, M. J., & Carroll, J. P. (2009). Quantitative Conservation of Vertebrates. Wiley- Blackwell.

Dehorter, O., & Tamisier, A. (1996). Wetland habitat characteristics for waterfowl wintering in Camargue, Southern France : Implications for conservation. Revue d'écologie.

Dervieux, A., Lebreton, J.-D., & Tamisier, A. (1980). Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. Revue d'écologie.

Dolbeer, R. A., Belant, J. L., & Bernhardt, G. E. (1997). Aerial photography techniques to estimate populations of laughing gull nests in Jamaica Bay, New York, 1992-1995. Colonial Waterbirds, 8-13.

Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H., Sjöberg, K., Gunnarsson, G., Clausen, P., Guillemain, M., Rodrigues, D., & Väänänen, V.-M. (2006). The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks. Wildlife Biology, 12(2), 121-127.

Fournier, A. M. V., White, E. R., & Heard, S. B. (2019). Site-selection bias and apparent population declines in long-term studies. Conservation Biology, 33(6), 1370-1379.

Frederick, H., Moyer, D., & Plumptre, A. (2010). Aerial procedures manual, version 1.0. Wildlife Conservation Society.

Gerrodette, T. (1987). A Power Analysis for Detecting Trends. Ecology, 68(5), 1364-1372.

Gilbert, A. D., Jacques, C. N., Lancaster, J. D., Yetter, A. P., & Hagy, H. M. (2020). Disturbance Caused by Aerial Waterfowl Surveys During the Nonbreeding Season. The Journal of Wildlife Management, 84(6), 1063-1071.

Graham, A., & Bell, R. (1969). Factors Influencing the Countability of Animals. East African Agricultural and Forestry Journal, 34(sup1), 38-43.

Guillemain, M., Vallecillo, D., Grzegorczyk, E., Mouronval, J.-B., Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A., & Champagnon, J. (2021). Consequences of shortened hunting seasons by the Birds

Directive on late winter teal Anas crecca abundance in France. Wildlife Biology, 2021(3), wlb-00845.

Hodgson, J. C., Baylis, S. M., Mott, R., Herrod, A., & Clarke, R. H. (2016). Precision wildlife monitoring using unmanned aerial vehicles. Scientific Reports, 6(1), 1-7.

Jachmann, H. (2002). Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. Journal of Applied Ecology, 39(5), 841-852.

Jr, J. A. R., Kubilis, P. S., & Nesbitt, S. A. (2005). Accuracy of Aerial Surveys of Waterbird Colonies. Waterbirds, 28(2), 230-237.

Keller, V., & Bollmann, K. (2004). From red lists to species of conservation concern. Conservation Biology, 18(6), 1636-1644.

Khaemba, W. M. (2000). Development and application of spatial and temporal statistical methods for unbiased wildlife sampling.

Kingsford, R. T. (1999). Aerial survey of waterbirds on wetlands as a measure of river and floodplain health. Freshwater Biology, 41(2), 425-438.

Kingsford, R. T., & Porter, J. L. (1993). Waterbirds of Lake Eyre, Australia. Biological Conservation, 65(2), 141-151.

Kingsford, R. T., Porter, J. L., Brandis, K. J., & Ryall, S. (2020). Aerial surveys of waterbirds in Australia. Scientific data, 7(1), 1-6.

Krebs, C. J. (1999). Ecological methodology (Numéro 574.5072 K7).

Lack, D. (1954). The natural regulation of animal numbers. The Natural Regulation of Animal Numbers.

Lindenmayer, D. B., & Likens, G. E. (2009). Adaptive monitoring : A new paradigm for long-term research and monitoring. Trends in ecology & evolution, 24(9), 482-486.

Link, W. A., & Hatfield, J. S. (1990). Power Calculations and Model Selection for Trend Analysis : A Comment. Ecology, 71(3), 1217-1220.

Lehnen, S. 2013. Monitoring the effects of climate change on waterfowl abundance in the Mississippi Alluvial Valley: optimizing sampling efficacy and efficiency. − USGS Unpublished Report, available at https://ecos.fws.gov/ServCat/Reference/Profile/65874

Lyons, J. E., Runge, M. C., Laskowski, H. P., & Kendall, W. L. (2008). Monitoring in the context of structured decision- making and adaptive management. The Journal of Wildlife Management, 72(8), 1683-1692.

Madsen, J., Guillemain, M., Nagy, S., Defos du Rau, P., Mondain-Monval, J.-Y., Griffin, C., Williams, J. H., Bunnefeld, N., Czajkowski, A., Hearn, R., Grauer, A., Alhainen, M., Middleton, A., & Johnson, F. A. (2015). Towards sustainable management of huntable migratory waterbirds in Europe. In Towards sustainable management of huntable migratory waterbirds in Europe (p. 143) [Other Government Series]. Wetlands International.

Marques, T. A. (2016). A comment on Horcajada-Sánchez and Barja (2015) : A cautionary tale about left truncation and density gradients in distance sampling. Annales Zoologici Fennici, 53(1/2), 52-54.

Marques, T. A., Andersen, M., Christensen-Dalsgaard, S., Belikov, S., Boltunov, A., Wiig, Ø., Buckland, S. T., & Aars, J. (2006). The Use of Global Positioning Systems to Record Distances in a Helicopter Line-Transect Survey. Wildlife Society Bulletin, 34(3), 759-763.

Marques, T. A., Thomas, L., Fancy, S. G., & Buckland, S. T. (2007). Improving Estimates of Bird Density Using Multiple- Covariate Distance Sampling. The Auk, 124(4), 1229-1243.

Marsden, S. J. (1999). Estimation of parrot and hornbill densities using a point count distance sampling method. Ibis, 141(3), 327-390.

Mathevet, R., & Tamisier, A. (2002). Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). Biodiversity & Conservation, 11(3), 509-519.

Menkhorst, P., Stamation, K., & Brown, G. (2019). Victorian Summer Waterbird Count 2019. Unpublished report to Regulatory Strategy and Design Branch, Department of Environment, Land, Water and Planning, Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Heidelberg.

Miller, D. L., Rexstad, E., Thomas, L., Marshall, L., & Laake, J. L. (2019). Distance sampling in R. Journal of Statistical Software.

Mooney, C. Z. (1997a). Monte carlo simulation (Numéro 116). Sage.

Morrison, M. L., Block, W. M., Strickland, M. D., Collier, B. A., & Peterson, M. J. (2008). Wildlife Study Design. Springer Science & Business Media.

Mouronval, J.-B. (2014). Guide de détermination de l'âge et du sexe des canards. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.

Mundkur, T., Langendoen, T., & Watkins, D. (2017). The Asian Waterbird Census 2008–2015-results of coordinated counts in Asia and Australasia. Wetlands International, Ede, 144pp.

Nichols, J. D., & Hines, J. E. (2002). Approaches for the direct estimation of u, and demographic contributions to u, using capture-recapture data. Journal of Applied Statistics, 29(1-4), 539-568.

Nichols, J. D., Hines, J. E., Sauer, J. R., Fallon, F. W., Fallon, J. E., & Heglund, P. J. (2000). A Double-Observer Approach for Estimating Detection Probability and Abundance From Point Counts. The Auk, 117(2), 393-408.

Norvell, R. E., Howe, F. P., & Parrish, J. R. (2003). A seven-year comparison of relative-abundance and distance-sampling methods. The Auk, 120(4), 1013-1028.

Ottichilo, W. K., de Leeuw, J., & Prins, H. H. (2001). Population trends of resident wildebeest [Connochaetes taurinus hecki (Neumann)] and factors influencing them in the Masai Mara ecosystem, Kenya. Biological conservation, 97(3), 271-282.

Ottichilo, W. K., & Khaemba, W. M. (2001). Validation of observer and aircraft calibration for aerial surveys of animals. African Journal of Ecology, 39(1), 45-50.

Pearse, A. T., Gerard, P. D., Dinsmore, S. J., Kaminski, R. M., & Reinecke, K. J. (2008). Estimation and Correction of Visibility Bias in Aerial Surveys of Wintering Ducks. The Journal of Wildlife Management, 72(3), 808-813.

Pérez-Arteaga, A., Jackson, S., Carrera, E., & Gaston, K. (2005). Priority sites for wildfowl conservation in Mexico. 8(1), 41-50.

Pollock, K. H., & Kendall, W. L. (1987). Visibility bias in aerial surveys : A review of estimation procedures. The Journal of Wildlife Management, 502-510.

Prenzlow, D. M., & Lovvorn, J. R. (1996). Evaluation of Visibility Correction Factors for Waterfowl Surveys in Wyoming. The Journal of Wildlife Management, 60(2), 286-297.

Ramsar Convention on Wetlands (2010) Wise use of wetlands: concepts and approaches for the wise use of wetlands. Ramsar handbooks for the wise use of wetlands, 4th edition, vol. 1. Ramsar Convention Secretariat, Gland, Switzerland. Available at https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/library/hbk4-01.pdf

Reid, L. M. (2001). THE EPIDEMIOLOGY OF MONITORING 1. JAWRA Journal of the American Water Resources Association, 37(4), 815-820.

Reinecke, K. J., Brown, M. W., & Nassar, J. R. (1992). Evaluation of Aerial Transects for Counting Wintering Mallards. The Journal of Wildlife Management, 56(3), 515-525

Rodgers Jr, J. A., Kubilis, P. S., & Nesbitt, S. A. (2005). Accuracy of aerial surveys of waterbird colonies. Waterbirds, 28(2), 230-237.

Royle, J. A., & Nichols, J. D. (2003). Estimating Abundance from Repeated Presence–Absence Data or Point Counts. Ecology, 84(3), 777-790.

Schmaltz, L., Quaintenne, G., & Couzi, L. (2020). Comptage des Oiseaux d'eau à la mi-janvier en France. Résultats 2020 du comptage Wetlands International. LPO BirdLife France-Service Connaissance, Wetlands International, Ministère de la Transition écologique et solidaire. Rochefort., 101.

Shirkey, B. T., Luukkonen, D. R., & Winterstein, S. R. (2014). Application of distance sampling techniques for diving ducks on Lake St. Clair and western Lake Erie. Journal of Great Lakes Research, 40(2), 274-280.

Silverman, E. D., Saalfeld, D. T., Leirness, J. B., & Koneff, M. D. (2013). Wintering Sea Duck Distribution Along the Atlantic Coast of the United States. Journal of Fish and Wildlife Management, 4(1), 178-198.

Soulliere, G. J., Loges, B. W., Dunton, E. M., Luukkonen, D. R., Eichholz, M. W., & Koch, M. E. (2013). Monitoring Waterfowl in the Midwest during the Non-breeding Period : Challenges, Priorities, and Recommendations. Journal of Fish and Wildlife Management, 4(2), 395-405.

Strobel, B. N., & Butler, M. J. (2014). Monitoring whooping crane abundance using aerial surveys : Influences on detectability. Wildlife Society Bulletin, 38(1), 188-195.

Tamisier, A., & Dehorter, O. (1999). Camargue, canards et foulques : Fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. Centre ornithologique du Gard.

The IUCN Red List of Threatened Species. (s. d.). IUCN Red List of Threatened Species.

Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A., & Burnham, K. P. (2010). Distance software : Design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. Journal of Applied Ecology, 47(1), 5-14.

Vallecillo, D., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Vittecoq, M., Vandewalle, P., Roche, B., & Champagnon, J. (2021). Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. Ecology and Evolution, 11(5), 2249-2260.

Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. Trends in Ecology & Evolution, 16(8), 446-453.

Figure 1: Counting polygons used during the total count survey (Camargue, South of France) grouped into 4 convex envelopes to facilitate the tracing of linear transects.

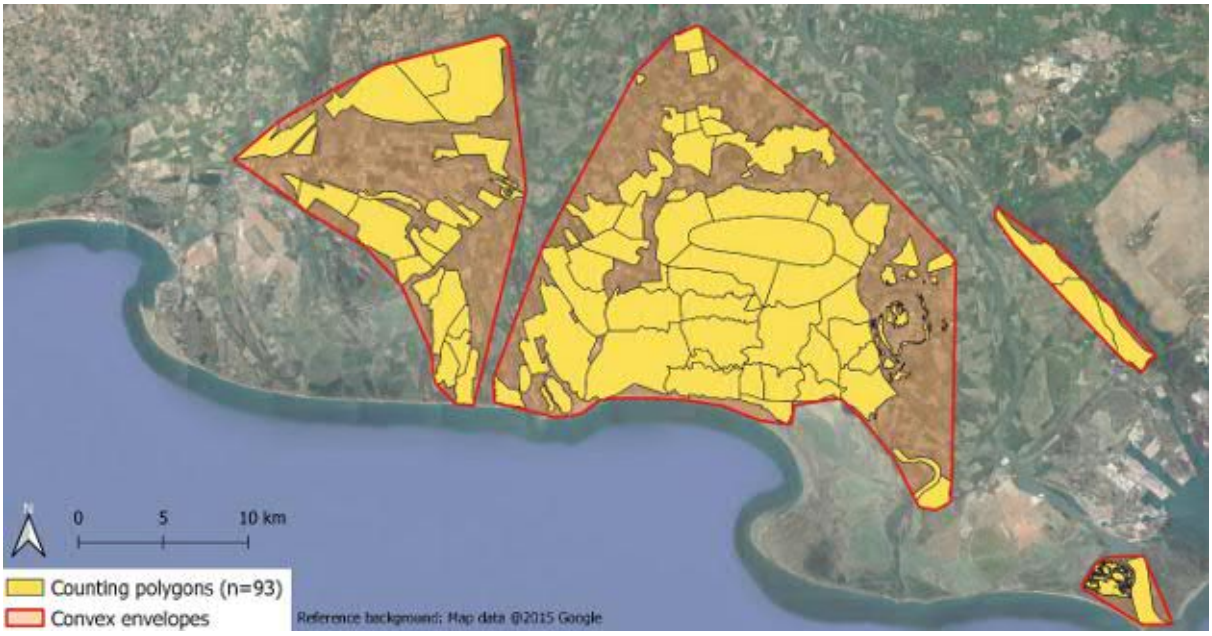


Figure 2: Method developed to simulate distance sampling counts from empirical total count survey data.

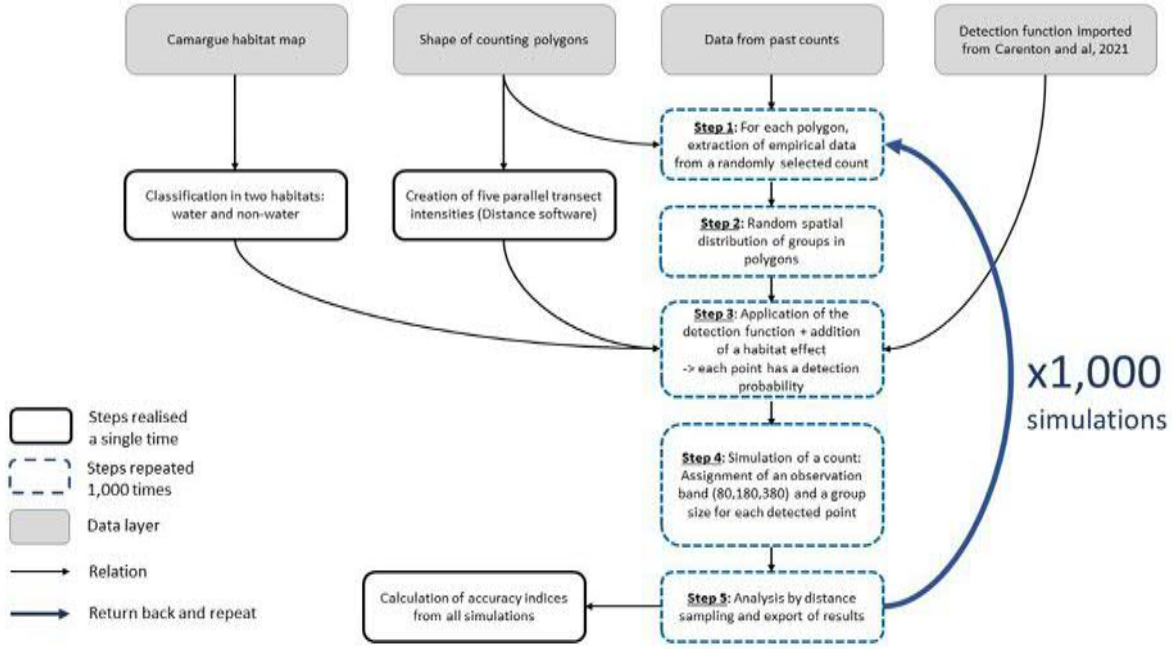


Figure 3: Examples of transects used in waterfowl counting simulations (Camargue, Southern France). Two of the five sampling efforts tested are illustrated (A)= 1750 meters spaced transects; (B)= 1000 meters spaced transects.

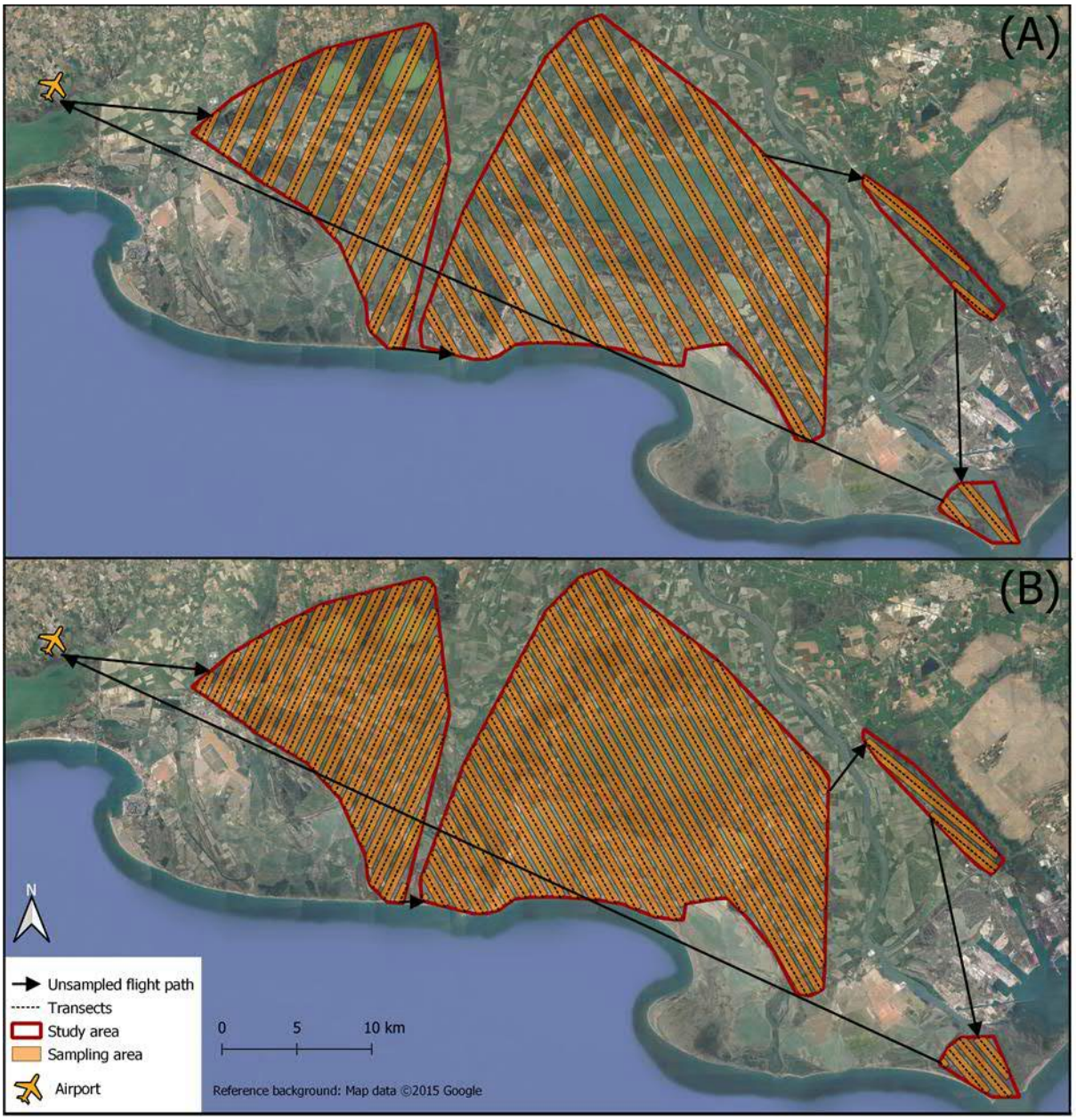


Figure 4: Half-normal function (σ parameters: A1= 2.2 and A2= 4.4) with distance and group size effects on the probability to detect a group of birds from the plane.

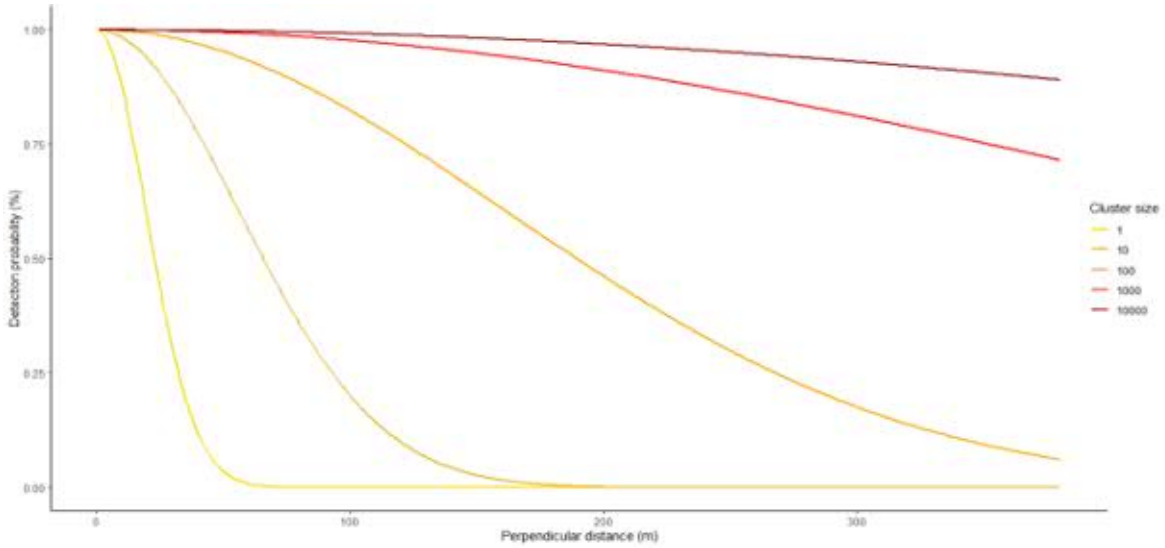


Figure 5: An example of one of the 1000 simulation runs for the cluster distribution based on total count survey data (Camargue, Southern France). These clusters were used in distance sampling simulation.

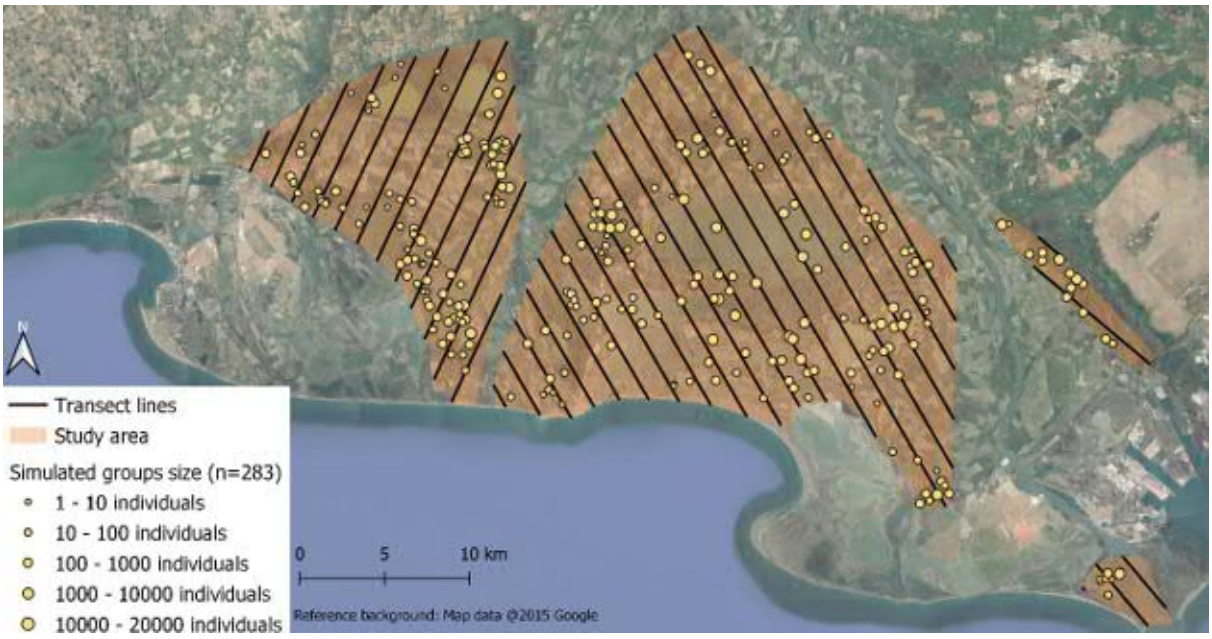


Figure 6: Changes in the estimation of the CV in waterbird abundance with distance sampling method as a function of operation cost. The red line represents the current cost of a total count (1936€), the blue line a precision objective of 0.20.

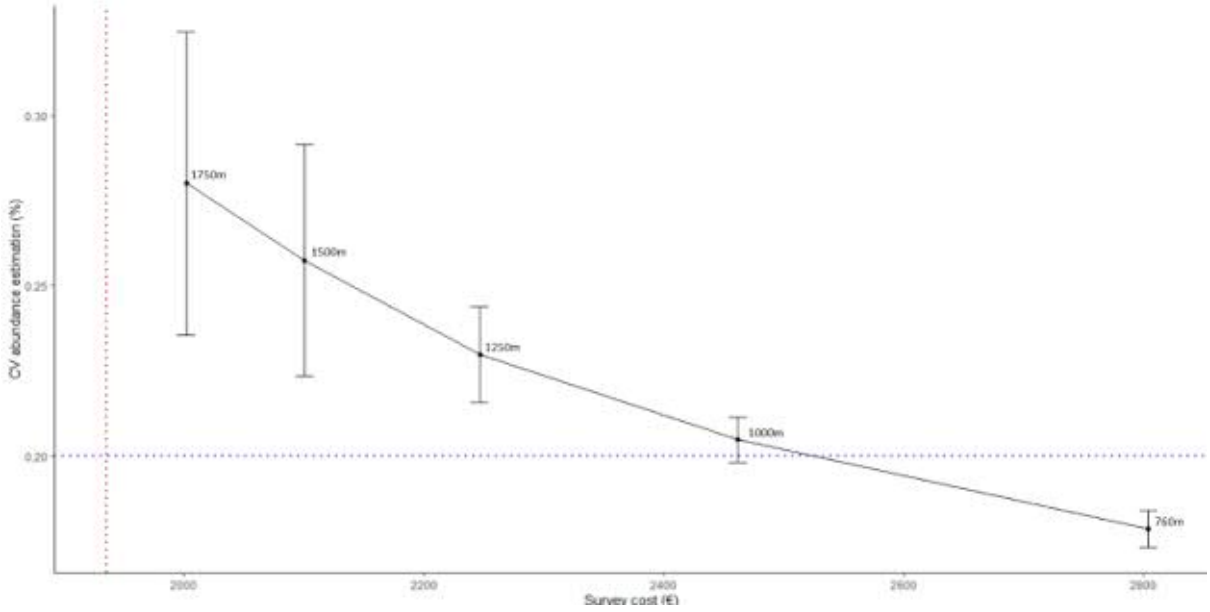


Table 1: Distance, duration, cost and number of observed points corresponding to the five sampling intensities assessed (indicated as sampling effort, the distance between two successive parallel transects) and current total count. Also included the average coefficient of variation (CV) of the abundance estimated by distance sampling over 1,000 simulations of point distribution. 2 indicators of precision are also presented: the normalised mean bias and mean percentage error (MAPE). "na" value correspond to not available information.

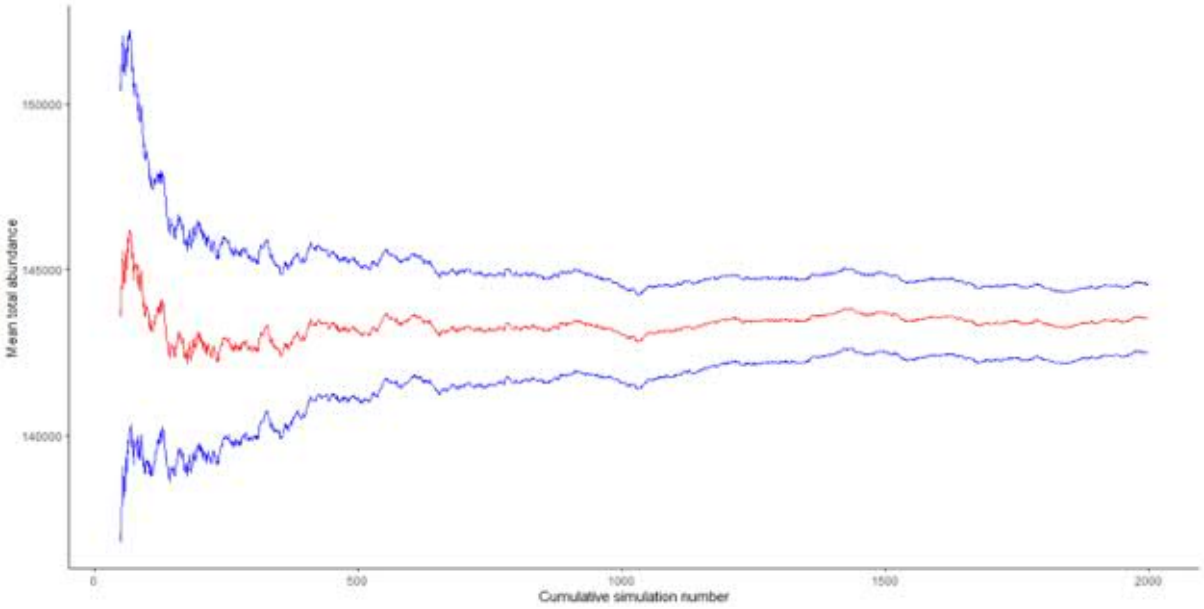
Sampling effort (m)	Distance travelled (km)	Duration	Cost (€)	Points observed	CV[a] abundance (%)	Normalised mean bias (%)	MAPE[b] (%)
Current count[c]	1216	6h	1936	na	na	na	Na
1750	523	3h18	2002	59.3 (± 8.7)	0.28 (± 0.16)	-1.2	18.5
1500	584	3h36	2101	69.2 (± 10.2)	0.26 (± 0.13)	-0.2	16.4
1250	674	4h12	2247	84.8 (± 11.1)	0.23 (± 0.06)	0.8	14.2
1000	806	5h	2462	102.6 (± 12.8)	0.20 (± 0.03)	-5.1	12.1
760	1017	6h24	2804	136.9 (± 15.8)	0.18 (± 0.03)	-5.9	10.0

[a] Coefficient of variation
[b] Mean absolute percentage error
[c] Total count method used to count waterbird in Camargue since 1964

APPENDIX 1. Comparison of 17 different detection function with simulated waterbird data distribution (n=50), and selection of the closer one with AIC.

Detection function parameters			Best model	
Key function	Adjustement	Order	Selection number	Proportion of selection (%)
Half normal	Cosinus	0	10	4
Half normal	Cosinus	2	0	0
Half normal	Hermite	0	0	0
Half normal	Hermite	2	0	0
Half normal	Polynomial	0	0	0
Half normal	Polynomial	2	0	0
Half normal	Covariate logsize	-	145	58
Hazard rate	Cosinus	0	0	0
Hazard rate	Cosinus	2	0	0
Hazard rate	Hermite	0	0	0
Hazard rate	Hermite	2	0	0
Hazard rate	Polynomial	0	0	0
Hazard rate	Polynomial	2	0	0
Hazard rate	Covariate logsize	-	92	37
Uniform	Cosinus	2	0	0
Uniform	Hermite	2	3	1
Uniform	Polynomial	2	0	0

APPENDIX 2: Results of the Monte Carlo simulation process on the total abundance simulated. Red line represents the mean of cumulate total abundances simulated, blue lines the 95% interval of cumulate total abundances simulated.



3 Deuxième section : Application des connaissances acquises dans la première section pour l'amélioration de la compréhension de l'écologie des anatidés – le cas de la sarcelle d'hiver (*Anas crecca*) hivernant en Camargue

Sur la base de la première section très fondamentale et analytique de cette thèse, l'objectif de la seconde section était de mieux comprendre les mécanismes écologiques qui déterminent la dynamique spatio-temporelle de la Sarcelle d'hiver hivernant en Camargue. Nous nous sommes concentrés sur la Sarcelle d'hiver car c'est le canard sauvage le plus abondant dans la région (certains canards colverts sont des oiseaux relâchés élevés à la main ; Champagnon et al. 2013; Guillemain et al. 2016). En moyenne, elle représente 28,7% (± 11,8 SD, n = 43 années) du nombre total d'Anatidés et de Rallidés au milieu de l'hiver. La Sarcelle est une espèce à courte durée de vie, à forte productivité et dont l'espérance de vie est estimée à 2,24 ans (Guillemain and Elmberg 2014). Elle est le plus petit des canards de surface et sa taille entraîne des besoins énergétiques élevés. L'ensemble de ces traits d'histoire de vie font qu'elle est particulièrement sensible aux conditions climatiques et réagit plus que les autres canards aux changements de température ou de disponibilité alimentaire. C'est également une espèce très prisée par les chasseurs, qui réagit rapidement à la création d'aires protégées (Mathevet and Tamisier 2002). Les caractéristiques de cette espèce en font un modèle d'étude de choix pour tester plusieurs hypothèses sur les processus déterminant l'abondance des anatidés en période hivernale en Camargue, à différentes échelles. Ces processus sont en effet multifactoriels et agissent à différentes échelles spatiales (de la voie de migration au marais/étang, en passant par le quartier d'hiver que représente la Camargue). Nous nous sommes ici à la fois intéressés à l'influence des pratiques de gestion à l'échelle de la propriété (changements dans la gestion hydraulique) et à l'échelle du delta (recul de la date de fermeture de la chasse au début de la période de migration prénuptiale), sur la dynamique spatio-temporelle de la Sarcelle d'hiver. Les résultats de ces deux articles permettent d'améliorer les connaissances sur l'écologie des anatidés et peuvent être utilisés pour mieux gérer ces espèces et leurs habitats, que ce soit à l'échelle de la propriété ou d'une zone humide comme la Camargue (voir l'encadré 2).

L'objectif de l'**Article 4** était de mesurer l'importance de variables locales dans l'évolution spatio-temporelle des remises de Sarcelles hivernantes en Camargue. La Camargue est un quartier d'hiver majeur pour les anatidés Européens se reproduisant jusqu'à l'extrême Nord du continent, en particulier pour la Sarcelle d'hiver pour laquelle le delta revêt une importance internationale (Schmaltz et al. 2020), étant toujours le premier site français pour cette espèce.

Nous avons développé un modèle log-Student Espace-Etat qui utilise un indice d'abondance corrigé d'une probabilité de détection conditionnelle, tel que décrit dans l'**Article 2 :** nous avons utilisé les connaissances acquises dans cet article, en particulier les valeurs estimées des paramètres de probabilité de détection conditionnelle, comme connaissance à priori dans ce nouveau modèle qui intègre des facteurs et covariables dans le processus écologique. Nous avons montré que les remises de Sarcelles ont changé de localisation au cours des 35 dernières années. Elles étaient principalement situées au centre de la Camargue au début du suivi, puis se sont déplacées vers l'est et l'ouest entre 1995 et 2014 et sont principalement localisées à l'ouest au cours des 5 dernières années. Nos résultats ont montré que les changements de la salinité et de la surface en eau des remises diurnes et zones de gagnages nocturnes expliquent l'augmentation ou la diminution du nombre de Sarcelles au sein d'un site donné. L'augmentation de la surface en eau d'une remise et des zones de gagnages accessibles à proximité entre deux saisons d'hivernage augmente l'effectif de Sarcelles au sein de la remise. Au contraire un effet négatif de la salinité sur le taux de croissance du nombre de Sarcelles d'un site donné a été montré. En Camargue, aucun effet n'a été mis en évidence concernant le changement de type de milieux (permanent, semi-permanent ou temporaire) ou le changement de statut foncier (non protégé à protégé), qui était utilisé ici comme un proxy du dérangement par la chasse. Le statut foncier n'influence pas le choix des remises par les Sarcelles car il ne renseigne pas directement sur les pratiques de gestion mises en place sur un site (une très vaste propriété chassée peut contenir une zone de tranquillité préservée très similaire à une aire protégée formelle). Le principal outil pour augmenter le nombre de Sarcelles sur une zone humide est la gestion hydraulique au sein de l'unité fonctionnelle (remise + zones de gagnages). De plus, nous avons montré que les changements rapides dans la gestion d'un site (d'une saison d'hivernage à une autre) impactent directement les variations annuelles des effectifs de Sarcelles sur ce site : cette espèce répond effectivement très vite aux changements des procédures de gestion.

Au-delà du déterminisme local de l'abondance et de la distribution des Sarcelles hivernantes étudié ci-dessus à l'échelle de la propriété, dans l'**Article 5**, l'objectif était de tester l'hypothèse selon laquelle la fermeture de la chasse au début de la période de migration prénuptiale permet une utilisation accrue de la Camargue par les Sarcelles comme halte migratoire. Nous avons évalué si la proportion des effectifs de Sarcelles des mois de février et mars par rapport au mois de décembre (qui constitue le pic d'abondance de cette espèce en Camargue) a changé au fil des ans de façon progressive sur toute la période d'étude, et a montré un changement par palier

après l'interdiction de la chasse. Les résultats indiquent que la chasse en février et mars impactait la capacité d'accueil de la Camargue pour les Sarcelles d'hiver. Nos résultats montrent en effet une nette augmentation de la fréquentation de la Camargue par les Sarcelles à la fin de l'hiver, dès lors que l'activité cynégétique a cessé. Le nombre d'individus présents en février par rapport au pic annuel de décembre est ainsi 50 % plus important sur la période 2003-2019, après que la chasse ait été interdite en février, par rapport à la période 1964-2001 où elle était pratiquée. Une augmentation plus progressive est observable pour le mois de mars par rapport au passé. En mars, l'abondance moyenne était plus faible et plus variable, et seule une augmentation graduelle au fil des ans a été enregistrée. Ces résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle l'arrêt de la chasse a conduit à une plus grande utilisation de la région par le gibier d'eau pendant cette période cruciale de l'année qu'est le début du printemps (à la fois fin de la période d'hivernage et début de période de migration prénuptiale). Ils soutiennent donc les concepts-clés de la Directive Européenne « Oiseaux », interdisant de chasser les migrateurs durant leur période de retour vers les zones de reproduction, puisqu'effectivement l'arrêt de la chasse semble permettre une meilleure utilisation des zones humides de halte migratoire, ce qui n'avait jamais été formellement démontré.

Encadré 2 : Messages à retenir pour les gestionnaires dans le cadre de la gestion des anatidés et de leurs habitats

La Camargue a une responsabilité croissante envers les anatidés en début et fin de saison d'hivernage. Le choix des remises en début de saison d'hivernage requiert des conditions d'accueil satisfaisantes. Plus particulièrement une gestion hydraulique des propriétés promouvant l'accueil des anatidés en début et fin de saison d'hivernage est nécessaire, car la Camargue accueille un nombre croissant d'individus lorsqu'ils se préparent à la migration et à la saison de reproduction. En effet, une étude antérieure suggère un lien positif entre la condition corporelle des Sarcelles à la fin de l'hiver en Camargue et leur succès de reproduction ultérieur (Guillemain et al. 2008a). Maximiser les conditions d'accueil dans un site d'hivernage septentrional, comme la Camargue, permet à la fois d'augmenter les effectifs d'anatidés mais aussi de fournir les meilleures conditions de préparation de la migration prénuptiale, favorisant probablement une migration précoce et dans une bonne condition corporelle, ce qui améliore le succès de reproduction (Elmberg et al. 2005). L'accès prolongé plus sûr à la Camargue à la fin de l'hiver peut aussi se traduire par une utilisation plus efficace des aires d'alimentation et des stocks de nourriture existants, et donc avoir un impact positif sur la dynamique des populations de manière générale (Madsen and Fox 1997). Plus précisément :

- Les changements de gestion hydraulique entre deux saisons d'hivernage influencent le choix des remises par la Sarcelle d'hiver. Une augmentation de la surface en eau (zone de quiétude plus grande) et une diminution de la salinité (augmentation de l'abondance de nourriture) au sein d'une remise augmente les effectifs de Sarcelles. Une augmentation de la surface de gagnage (disponibilité alimentaire) à proximité de la remise va également augmenter le nombre de Sarcelles dans la remise. Afin de promouvoir la capacité d'accueil des remises pour les anatidés lors d'une saison d'hivernage il faut prendre en considération la gestion hydraulique au sein de l'unité fonctionnelle dans sa globalité, et donc viser une complémentarité entre les zones chassées spécifiquement gérées pour le gibier d'eau et les réserves naturelles, qui ont une grande valeur de conservation pour de nombreuses espèces et leurs habitats qui profitent à l'ensemble de l'écosystème. Des zones de quiétude sans chasse pourraient être créées plus régulièrement au sein des domaines chassés pour favoriser l'installation de remises diurnes. Les organismes de conservation peuvent également adopter une stratégie d'acquisition ou de location de terrains d'alimentation nocturne autour des aires protégées afin de réduire l'impact de la pression de chasse sur les gagnages, ce qui est souvent négligé. Une stratégie de gestion à l'échelle des unités fonctionnelles sur une plus grande échelle, et impliquant les différents propriétaires fonciers par le biais d'outils de consultation, pourrait être très positive pour les populations de canards.
- Fournir des conditions d'alimentation adéquates aux sarcelles en février et mars. Souvent, les terrains de chasse camarguais sont drainés après la fin de la saison, soit à des fins agricoles (par exemple les rizières), soit pour assécher les marais naturels afin, par exemple, d'empêcher la colonisation par des espèces végétales invasives d'origine tropicale (*Ludwigia* sp., *Paspalum* sp.). Certaines zones humides devraient continuer à être gérées, en suivant le régime pluvial naturel, en permettant à certaines parties de ces zones de rester inondées pendant un à deux mois après la fermeture de la saison de chasse.

Deuxième section : Application des connaissances acquises dans la première section pour l'amélioration de la compréhension de l'écologie des anatidés – le cas de la sarcelle d'hiver (Anas crecca) hivernant en Camargue

Article 4. Changes of hydraulic management for the conversation of waterfowl: a case study of Teal

David Vallecillo, Matthieu Guillemain, Sébastien Roques, Colin Bouchard, Jocelyn Champagnon

Article en préparation pour *Biodiversity and Conservation*

Changes of hydraulic management for the conservation of waterfowl: a case study of Teal

David Vallecillo[1,2*], Matthieu Guillemain[2], Colin Bouchard[3], Sébastien Roques[1], Jocelyn Champagnon[1]

[1] Tour du Valat, Research institute for the conservation of Mediterranean wetlands, Le Sambuc, 13 200 Arles, France

[2] OFB, Unité Avifaune migratrice, La Tour du Valat, Le Sambuc, 13 200 Arles, France

[3] UMR Ecobiop, e2S, Université de Pau et Pays de l'Adour, INRAE, 64 310 Saint-Pée sur Nivelle, France

* Corresponding author

E-mail : vallecillo@tourduvalat.org

Abstract (max 250 words)

Explaining variations in waterfowl distribution and abundance is requested by wetland managers for a better understanding of their population dynamics and habitat use. The objective of this study was to assess the influence of changes in physico-chemical, trophic and anthropic parameters in the evolution of Teal day-roosts distribution in Camargue (southern France). We constructed a model accounting for a conditional detection probability for aerial observers since changes in observers have a strong influence on variations in detection probability. First, we showed that Teal day-roosts spatial distribution has slightly changed over the last 35 years. Second, that these changes are not explained by a change in land status (unprotected to protected area) but by changes in hydraulic management in the functional unit. Our results highlight the importance of predation and human disturbance (effect of water surface) and available food within a functional unit: in the day-roost (effect of salinity) and in the feeding ground area surrounding the day-roost. It is therefore necessary to consider how to promote good hydraulic management within the functional unit by aiming for complementarity between hunted areas specifically managed for waterfowl and nature reserves, which have a high conservation value for many species and their habitats that benefit the entire ecosystem. This consideration is all the more important in the context of climate change which will not only influence the local distribution of Teal but also decrease the attractiveness of the delta, for example by an increase in salinity.

Keywords: Wild ducks, spatio-temporal distribution, hierarchical model, wetland management

Introduction

Many wildlife species are exploited by humans, especially waterfowl which have been exploited for millennia (Broughton et al. 2007; Kear 2010). From a sustainable management perspective, explaining variations in waterfowl distribution and abundance is requested for a better understanding of their population dynamics and habitat use (Williams et al. 2002). Works have shown that water area, salinity, water level, hunting (i.e., harvest and disturbances pressures) and the presence of protected areas are major drivers of the spatial distribution of wintering waterfowl during daylight hours (Baldassarre and Bolen 1984; Weller and Batt 1988; Tamisier and Dehorter 1999; Brochet et al. 2009; Davis et al. 2014).

Harvest and disturbances are the two types of hunting effects on exploited populations (Madsen and Fox 1995; Vercauteren and Hygnstrom 1998; Tamisier et al. 2003; Frank et al. 2017). Although harvest is the most visible effect because it invokes the removal of individuals, its consequences on population size are difficult to evaluate due to turn-over (Gourlay-Larour et al. 2013), additive/compensatory processes to natural mortality (Anderson and Burnham 1976), crippling loss or restocking operations (Henny 1967; Champagnon 2011). Disturbance can also have an impact on local population size and distribution (Gill et al. 2001a; Beauchamp 2003; Béchet et al. 2004) since waterfowl avoid areas disturbed by human activities (Sutherland and Crockford 1993; Livezey et al. 2016) partly because they perceive humans as potential predators (Gill et al. 1996a). European and North American studies showed an increase in local waterfowl population size after the creation of reserves (Cox Jr & Afton, 1997; Mathevet & Tamisier, 2002a; Paillisson et al., 2002a). One potential explanation is that hunting disturbances would reduce site carrying capacity is consolidated by earlier works (Burton 2007; Nye et al. 2007). Particularly, during the winter period, hunting disturbance seems to negatively affect the numbers of most dabbling duck species (Allouche et al. 1989; Madsen and Fox 1995; Bregnballe et al. 2004; Brochet et al. 2009).

The carrying capacity of a pond or marsh for waterfowl is also mainly affected by water area and food availability (Leschisin et al. 1992; McKinstry and Anderson 2002). During the winter period, Anatidae abundances will often be higher on larger water bodies for safety reasons (earlier and easier detection of approaching predators), while salinity or water level that influence the availability of food resources (i.e., abundance and accessibility) seem to have a negative effect on the abundances of most dabbling duck species (Allouche et al. 1989; Tamisier and Dehorter 1999; Béchet et al. 2004; Brochet et al. 2009; Davis et al. 2014).

The Camargue involves a large number and diversity of management actors, and is one of the major sites for waterfowl hunting in Europe (Mathevet 2004). Ducks are the principal drivers of wetland management for private hunting and represent the main avian biomass in winter (Tamisier and Dehorter 1999). They form dense flocks of variable sizes during daylight hours, where they mostly engage in comfort activities (preening, resting and swimming) (Tamisier et al. 1995). Such day-roosts are where birds are censused. At night, they disperse to reach feeding grounds, often located on hunted marshes, more productive in aquatic plants due to shallower waters and active management. The low night-time use of day-roosts implies that the food resources of day-roosts often do not fully meet the needs of ducks (Tamisier and Dehorter 1999). Diurnal roosts and nocturnal feeding areas are geographically linked with each other through the functional unit system (Tamisier 1978).

Here we developed a State Space model to evaluate the spatio-temporal changes of Common Teal (*Anas crecca*, hereafter Teal) day-roost geographic position in the Camargue. Wintering waterbird in the area are censused monthly through aerial surveys. We constructed a model accounting for a conditional detection probability for aerial observers since changes in observers (or their abilities) have a strong influence on variations in detection probability, especially when studies on population dynamics are based on long time-series of counts (Nichols et al. 2000; Diefenbach et al. 2003). Accounting for such variation in probability of detection induced by changes in observers is necessary to study ecological processes accurately (Vallecillo et al. 2021). Accounting for this methodological consideration left us free to test several hypotheses on the ecological processes.

Our objective was thus to determine the relative importance of physico-chemical, trophic and anthropic parameters (5 local variables: typology of wetlands, water area, salinity, hunting disturbance and extent of neighbouring nocturnal feeding areas) in determining where the Teal day-roosts are established within the delta. Because this analysis relied on a long-term duck census dataset, we assessed whether the distribution of the main Teal day-roosts has changed over the last three decades.

More specifically, we assessed the effect of change in the five local environmental variables among wintering seasons on the attractiveness of a given site for Teal in the Camargue, measured as a change in Teal growth rates. We hypothesized that an increase in water area would result in an increase in the number of individuals on the site, owing to safer conditions. In relation to this, we also expected that the abundance on a day roost would decrease with increasing hunting disturbance. Moreover, a functional unit must be able to provide enough trophic resources for the ducks to meet their food requirements during the night

on nocturnal feeding areas, but also on the roost during daylight hours during the periods of the winter when this is needed (Tamisier and Dehorter 1999). The availability of trophic resources depends on several factors, the main ones being salinity and the typology of wetlands (temporary, sub-permanent, permanent periods of flooding) for seed-eating birds like Teal (Bonis et al. 1995; Grillas and Battedou 1998). In relation to this, we hypothesized that an increase in diurnal roost and neighbouring nocturnal feeding opportunities would lead to an increase in the number of Teal that could stay on a given diurnal roost. We hence expected that an increase in salinity and a change in the flooding periods (permanent/sub-permanent to temporary) on day-roosts and a decrease in neighbouring nocturnal feeding areas would result in fewer individuals being counted in a marsh or pond during daylight hours owing to fewer foraging opportunities.

Methods

Study area and species

The Camargue is the largest wetland in metropolitan France. It covers the entire biogeographical delta of the Rhone on the northern shore of the Mediterranean, and extends over 170 000 ha. The Camargue is composed of over 60,000 ha wetlands and 30,000 ha protected areas; the remaining area is mostly farmland and exploited salinas. Since the beginning of regular waterbird counts in the 1960s, the Camargue is a site of international importance (*sensu* the Ramsar Convention) for many species including Teal (Schmaltz et al. 2020). The raw count data show that the Camargue has hosted on average 25 900 Teal ± 11 200 SD in January (month used by Wetlands International for the International Waterbird Census) from 1976 to 2020, which makes the Camargue the main wintering site for this species at national scale (Schmaltz et al. 2020). Teal is also the most abundant purely wild duck (an unknown but potentially large proportion of the Mallards is of farmed origin, being released for hunting purposes) species in the Camargue waterfowl community: on average Teal accounts for 28.7% (± 11.8 SD, n = 43 years) of the total number of *Anatidae* + *Rallidae* during mid-winter. The Teal wintering in Camargue are thought to be largely originating from the West Siberian and North Eastern European (Guillemain et al. 2017), which comprises about one million birds and shows a positive trend, especially over the last 10-15 years. The same type of positive trend is observed in France (long-term trend 1980-2020: moderate increase +1.5% per year ± s.d. 0.1%, short term trend 2009-2020 : Stable -0.1% per year ± s.d. 0.6% ; Schmaltz et al., 2020). The Teal is the smallest of the dabbling ducks and its size leads to high energy

requirements. Teal are particularly sensitive to climatic conditions and react more than other ducks to changes in temperature or in the abundance of available resources. It is also a species highly valued by hunters, which responds quickly to the creation of protected areas (Mathevet and Tamisier 2002b). Finally, Teal is a short-lived species with high productivity and with an estimated life expectancy of 2.24 years (Guillemain and Elmberg 2014).

Population counts

The study area covered by the counts represents a total of 47,468 ha and was logistically divided into 130 polygons ranging in size from 9 to 1,885 ha (Fig. 1. A.). These polygons correspond to the visual delimitation of coherent water bodies making the spatialization of the counts possible during the aerial surveys. The term *site* will hereafter be used to refer to a polygon of the study area with an associated count per species.

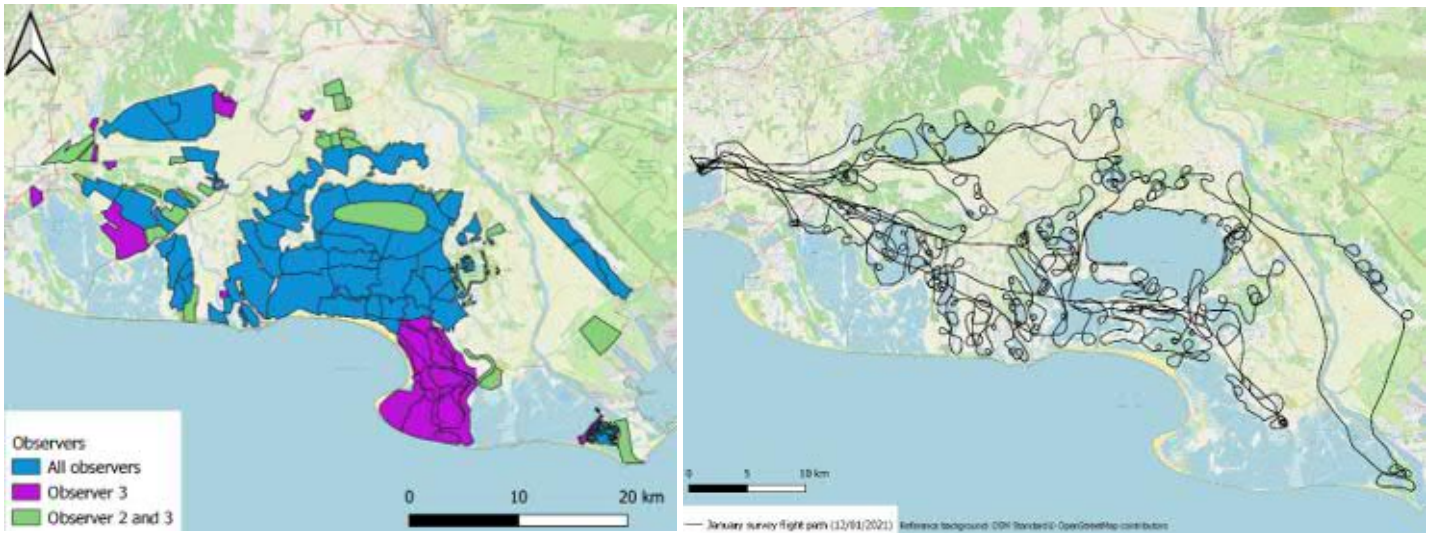


Figure 1. A. Location and delineation of the 130 counting sites (= polygons). Sites in blue have been counted since the beginning of the monitoring. Green and purple sites have been counted since 2004 and 2014, respectively. B. Example of a flight survey path flown in January 2021.

Waterbirds were counted in these 130 sites by plane, from September to March since 1964, with only 35 missing values (ranging from eight missing years in March to only one in January). The first ten years were excluded due to changes in protocol (methodology, division of counting sectors, etc.). Each aerial count was carried out as close as possible to the 15th of the month, generally on a Tuesday to reduce disturbance that weekend hunting could induce on the distribution of waterbirds (Tamisier and Dehorter 1999). Over the whole area, a similar track (approximately 4 to 6 hours flight) was followed each month to count the birds (Fig. 1. B.). To enable their identification, the pilot forced the ducks to take flight (by circling over a given wetland). This counting method was based on easily detectable diurnal species (gregarious species), applied to a relatively limited geographical area, and almost all day-roosts

used in the delta by the species to be counted were visited (Tamisier and Dehorter 1999). The plane flew at a low altitude (about 60 to 80 m) at a speed of about 180 km/h. Bird counts were recorded on a voice recorder by the observer sitting next to the pilot, distinguishing the number of individuals per species per site (Tamisier and Dehorter 1999). Only three observers recorded bird numbers since the beginning of the counts: Observer 1 (Obs1) from 1964 to 2001, Observer 2 (Obs2) from 2003 to 2012 and Observer 3 (Obs3) from 2013 to 2020, increasing reliability of the surveys over the time (Vallecillo et al. 2021). The number of sites monitored has increased over time. 64 sites were counted by the first observer (1975 - 2002), 94 sites by the second (2004 - 2013) and 130 sites by the last (2014 - 2020), in order to gradually include new day-roosts detected during aerial surveys or told by local observers (Fig. 1. A.).

Habitat variables

Five habitat variables were collected: 2 categorical variables (land status and the typology of wetlands) and 3 covariates (salinity, water area and potential accessible feeding ground area). We analysed the effects of the habitat variables on the dependent variable, i.e. the count data, for the autumn when Teal arrived, because the choice of a day-roost is generally made by the birds at the beginning of the season, and they remain faithful to it afterwards (Tamisier and Tamisier 1981; Guillemain et al. 2002, 2010). We therefore collected data for all covariates for the month of September. Significant correlation between the covariates was low (maximum value of 0.46 for the Spearman's correlation coefficient between salinity and potential accessible feeding ground area) so we kept all covariates for the analysis. To avoid a maximum of missing values in each of the covariates we considered the 54 sites and 18 years which had all data available (but salinity, see below), from the 130 sites and 46 years of available waterbird monitoring. This provided a full dataset with no missing values, except for salinity which still had 60 % missing data. We then assumed that the value of the salinity in year *t* (missing data) was similar to that of year *t-1* (i.e. no variation between the two years, see statistical analysis section) in order to fill missing data for this covariate.

We assessed the influence of changing land status (unprotected/protected site) as a proxy for the effect of hunting disturbance. We considered as “protected” all sites within the first four categories of the International Union for Conservation of Nature (IUCN) protected area classification (IUCN 1994). For example, the creation of a new reserve (no waterfowl hunting, category Ia of IUCN protected area classification) should favour the establishment of a Teal day-roost, with a strong attractiveness gradually fading out over years if management does not prevent the closure of the environment owing to more natural changes of the habitat

and vegetation growth (Mathevet and Tamisier 2002b; Guillemain and Elmberg 2014). Twelve and 23 sites remained unprotected and protected over the 18 years, respectively. 19 sites had their status changed from unprotected to protected. 52 % of the sites that have become protected are still hunted but with management practices that reduce hunting disturbances, and were hence considered as protected. We evaluated the effect of a change in status from unprotected to protected by considering potential change of Teal abundance over a period of 5 years (the year of creation of the protected site plus 4 years after the creation, since it may take some time for the management to have some effects on waterbird abundance, see Mathevet & Tamisier, 2002b). Two categories were hence available over the study period regarding changes in land status between two wintering seasons: (1) "Unprotected to protected", which corresponds to a change in status over one of the five years under consideration, with a sample size of 38 (number of estimated growth rates associated with this category, 19 sites × 2 pairs of years) and (2) "No change" with a sample size of 934.

Salinity was measured, in $g.L^{-1}$, by taking water samples at measuring stations distributed over the 54 sites. If a site had several measuring stations, a single value was obtained by averaging all collected measurements for a given sampling date.

Water area, potential accessible feeding ground area and typology of wetlands were extracted from remote sensing data. The raw images were captured by Landsat-4/5 TM, Landsat-7 ETM, Landsat-8 OLI and Sentinel-2A/2B satellites over the entire study period. We used the Water in Wetlands index (WIW, Lefebvre et al., 2019) to measure water areas at the scale of a given site and date. The innovation of this index is its relative ability to detect the presence of water even under vegetation cover such as reedbeds, which are relatively frequent in Camargue wetlands. Each site was assigned a water area (in square meters) by aerial count date. When remote sensing data was not available on the count date we captured images, which could be used to calculate the WIW index, as close as possible to the count date.

For potentially accessible feeding ground area (in square meters), we crossed layers of potential feeding areas with rasters of the WIW index (Figure 2). Potential feeding areas were derived from land use data (the land use data are provided by the Parc naturel régional de Camargue and the Syndicat mixte de la Camargue gardoise) where the various habitats favourable to Teal foraging were identified (ponds, *scirpus* stands, lagoons, marshes, rice fields and *salicornia* stands) to obtain vector layers of potential feeding areas per year. Indeed, in Camargue, Teal feed mainly on seeds associated with rice fields and/or commensal plant communities of rice crops as well as sub-permanent freshwater habitats with longleaf pondweed (*Potamogeton nodosus*) or lesser pondweed (*Potamogeton pusillus*), which are very

characteristic of marshes managed for hunting purposes (Mouronval et al. 2014). The crossing of potential feeding area layers with the flooded areas (WIW index) provided the potential accessible feeding ground area (water area of sites plus a 5 km radius around each site). This was updated annually for each site owing to potential changes in land use. Studies conducted on duck movements have concluded that commuting flight distance between day-roosts and nocturnal feeding areas in Camargue is of the order of 5 km (Guillemain et al. 2008; see also Johnson et al. 2014). Water area from the study sites (which are day-roosts) was included because such waterbodies can constitute feeding areas (limited by water level, typology of wetlands and salinity, see below) used at night by a proportion of the birds also present during the day (Guillemain et al. 2002). This also avoided an edge effect, with sites on the periphery mechanically having more potential accessible feeding areas than sites surrounded by day-roosts.

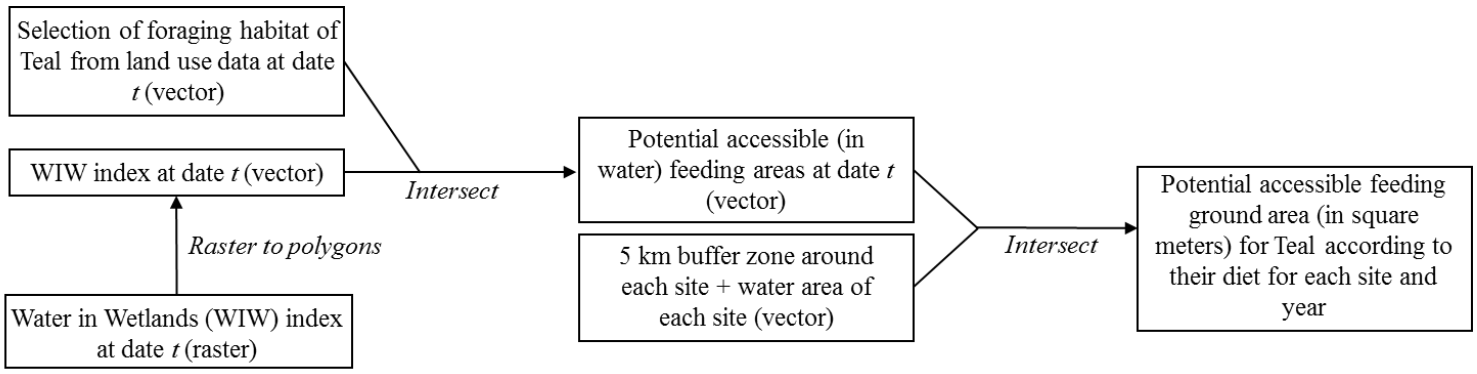


Figure 2. Algorithm for calculating potential accessible feeding ground area at a given date (year *t*) per site. In brackets are the types of GIS layers used and in italics the ArcGIS 10.3 tool used to obtain the layer.

Four categories were extracted to inform the typology of wetlands in order to characterise the type of hygrophilic vegetation. A site was considered (1) permanent when flooded 12 months out of 12, (2) sub-permanent when flooded 11 months out of 12. Permanent and sub-permanent environments with low salinity are very characteristic of marshes managed for hunting purposes described above, which are very favourable for Teal feeding (Dessborn et al. 2011). A site was considered (3) temporary when flooded 3 to 10 months out of 12 (Grillas et al. 1993). Teal have a low diurnal feeding activity (occurring mainly at the beginning and end of the season) and feed in small proportions in the stonewort mats characteristic of temporary oligohaline environments or brackish environments (Tamisier and Dehorter 1999b; Mouronval et al. 2014). Finally, a site was considered as having (4) short flooding when flooded 1 to 2 months out of 12, as this does not allow the development of submerged vegetation which

provides the majority of the food resource for wintering Teal. Indeed, such vegetation develops year-round, except during winter when development is slowed but still occurs (Grillas, 1990; 1992; Leifveld, 1994). We defined a water season in relation to the development of vegetation that can be consumed by wintering Teal (Figure 3). Thus, the vegetation consumed by Teal during the counting season from September to March develops from April of year *t* to March of year *t*+1 (Figure 3).

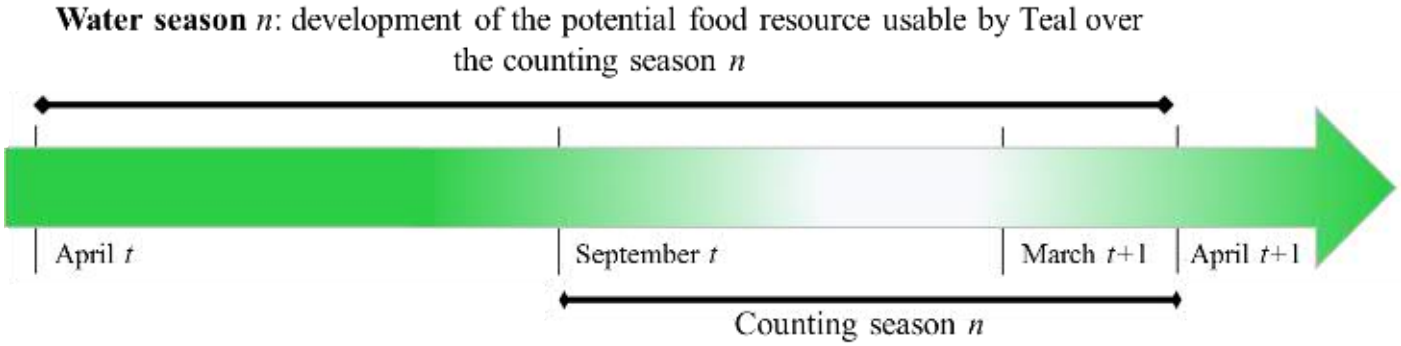


Figure 3. Definition of a water season and a counting season (*t* being the calendar year). The colour gradient in the arrow represents the rate of vegetation growth from fast (dark green) to slow (light green and white).

To extract the categories of the dryland variable we first worked at the pixel scale of the WIW index rasters and then extrapolated to the site scale. For each water season, only those pixels that were flooded at least once were kept on the rasters. This is because ducks are not present on habitats that remain dry year round. For each water season, the number of months a pixel was flooded (ranging from 1 to 12) was recorded and each pixel was classified according to the typology of wetlands. We then assigned to each site the majority category of the pixels contained in that site. This majority category calculation was based on the maximum area flooded during the water season within the site (which may change seasonally). For this variable, five categories were available over the study period that represented changes in the typology of wetlands between two wintering seasons (see statistical analyses): (1) “permanent to sub-permanent” with a sample size of 12, (2) “permanent to temporary” with a sample size of 67, (3) “No change” with a sample size of 819, (4) “sub-permanent to permanent” with a sample size of 12 and (5) “temporary to permanent” with a sample size of 62.

The processing of the rasters to extract the different variables was done with ArcGIS 10.3 software.

Statistical analyses

The count data from the 54 sites and 18 years were analysed with State-space models (Valpine and Hastings 2002; Dennis et al. 2006) using a Bayesian framework (Kery and Schaub 2012). State-space models consist of a set of linked models: (1) a model for the state process, (2) a model for the observation process and (3) a model for the initial state. The state process describes the dynamics of the latent state (in our case the bird abundance index) over time and for each site, and the observation model links the observations (counts) to the state. The model takes into account random sampling errors (counting errors) from both sources of data (Kery and Schaub 2012). The model represents environmental stochasticity as log-Student process noise. We assumed a stochastic exponential population growth in an unlimited environment (with no density-dependence) for the dynamic of the state because it is expected that the carrying capacity of the sites is not reached (numbers can be widely greater during cold spells forcing birds wintering in Northern Europe to find shelter in Camargue, Tamisier & Dehorter, 1999a). In our case, the modelling process estimates an abundance index corrected by a conditional probability of detection (see below). Thus, the population size *N* in a site *s* in year *t* is estimated by:

$$N_{s,t} = N_{s,t-1} \times \exp(r_{s,t})$$

where $r_{s,t}$ is the instantaneous growth rate of site *s* from year *t - 1* to *t*. To define the initial state (population size in the year when the monitoring started) we estimated the size of the population for each site *s* in the first year as:

$$\log(N_{s,1}) \sim \text{Normal}\ (mu, \sigma^2_{\text{site}})$$

where *mu* is the expected abundance during the first year and σ^2_{site} is the variability of the size of the population among sites. The growth rate of site *s* and year *t* was modelled by a first order random walk given by:

$$r_{s,t} \sim \text{Normal}\ (r_{s,t-1} + \gamma_{s,t}, \sigma^2_{\text{year}})$$

where the growth rate in year *t* depends on the growth rate in year *t-1* plus the gamma parameter (see below). The growth rate is a normally distributed random effect whose variance σ^2_{year} is the variability of the growth rates among years whatever the site. This variance reflects the variability in the growth rates that is not explained by the explanatory variables and is a component of environmental stochasticity. Because the population growth rate is the logarithm

of the ratio of two successive population sizes, the different sizes of the monitored sites has no effect on growth rate which is the dependent variable in this study. We expected some temporal autocorrelation between growth rates due to intrinsic causes in the population dynamics of Teal population size (Banks and Springer 1994). We therefore considered that the growth rate from the previous year *t-1* partly explains the growth rate in the current year *t*. The effect of the explanatory variables was modelled by estimating the variations of the γ parameter which depends on the site *s* and the year *t*. Variations in the γ parameter were modelled as a function of land status, typology of wetlands, salinity, water area and potential accessible feeding ground area using a linear model to $\gamma_{s,\,t}$:

$$\gamma_{s,\,t} = \sum_{i=1}^{5} \theta_i X_{i_{s,\,t}}$$

where $X_{i_{s,\,t}}$ are the explanatory variables as defined in the explanatory factors and covariates section (see above), and θ_i is the regression coefficient of explanatory variable *i*. As we worked on growth rates (change in population size from year *t-1* to *t*), we studied the effect of the change in the explanatory variables from year *t-1* to year *t*, not the raw variable measurements. Thus, we evaluated the increase or decrease for each $\gamma_{s,\,t}$ as a function of the explanatory variables.
We assessed the effect of salinity at each site by subtracting the value from year *t* to year *t-1* and the effect of the area of water and potential feeding ground by dividing from year *t* to year *t-1*. We used a division (instead of a crude difference) for covariates involving areas to avoid an effect of site size. We centred and reduced the covariates in order to improve the convergence of the model parameters and to obtain covariates independent from the unit or scale chosen.
The model contained a log-student observation error. Student's *t*-distribution with a low degree of freedom was chosen for the observation process in order to take into account the existence of potentially very different values from one year to the next. The Camargue is located towards the south-western limit of the wintering area of most duck species for the Black Sea/Mediterranean flyway (Scott and Rose 1996). This geographic position can cause significant variations in abundance from year to year due to variability in weather conditions. Such a choice also made it possible to take into account any possible major counting error by favouring extreme values compared to Normal distribution. Thus, counts for each month *m*, each site *s* in year *t* were modelled as:

$$\log_\mathrm{Count}_{m,s,t} \sim \mathrm{Student}(\log(N_{s,t}) + \alpha_{m,t} + \log(p_t), \sigma^2, \nu)$$

where $N_{s,t}$ is the abundance index, $\alpha_{m,t}$ is the annual seasonal pattern, p_t is a detection probability, σ^2 are the aerial counting residual errors and ν are the degrees of freedom set at 4 (Lange et al. 1989). The annual seasonal pattern $\alpha_{m,t}$ was hierarchically decomposed with an interannual stochasticity σ^2_{month2} in the month effect δ_m as:

$$\alpha_{m,t} \sim \text{Normal}(\delta_m, \sigma^2_{\text{month2}})$$

where δ_m are the expected values of the month effect for month *m* and σ^2_{month2} is the interannual variability of the seasonal pattern. δ_m, the month effect depending on the effect of the previous month (δ_{m-1}), was modelled by a first order random walk given by:

$$\delta_m \sim \text{Normal}(\delta_{m-1}, \sigma^2_{\text{month1}})$$

where σ^2_{month1} is the intra-annual variability. δ_1, the month effect for September, was set to 0 for identifiability.

Changes in the conditional probability of detection were modelled as a function of observers using a logit-linear model to p_t :

$$p_t = \frac{\exp(\beta_t)}{1 + \exp(\beta_t)}$$

with the observer effect β_t. Three values were fixed for parameter β_t, which corresponded to the three periods/observers during aerial counts (Table 1). We used knowledge from a previous study that estimated the detection probability of these three observers using the same modelling framework (Vallecillo *et al.*, submitted). We used the average of the posterior distributions of this previous work as *a priori* knowledge for β parameter and fixed β_{t_1} at -1.50 (value on the logit scale, which corresponds to a detection probability of 0.182), β_{t_2} at -1.55 (detection probability of 0.175) and β_{t_3} at -0.85 (detection probability of 0.299). We assumed no site effect in the detection probability for aerial counts as the same observer covered all sites by using the same method. Even though it is unlikely that the site effect be constant over such a long period, we assumed that this part of the variability was taken into account by the residual error. Probability of detection fixed in this model was not an actual probability of detection but a conditional probability that allowed us to correct the abundance index for shifts in the probability of detection (see Vallecillo *et al.*, submitted), and therefore meet our study goal.

Indeed, this methodological constraint was not limiting since we were interested in the changes in population size rather than in absolute size values.

Aerial counts p_t	$t_1 = 1, \ldots, 8$	$t_2 = 9, \ldots, 12$	$t_3 = 13, \ldots, 18$
$s = 1, \ldots, 54$	Obs 1	Obs 2	Obs 3
	β_{t_1}	β_{t_2}	β_{t_3}

Table 1. Parametrization of the linear predictor of the conditional detection probability. Index *s* corresponds to sites and index *t* to years. Three values of parameters were fixed for aerial count observers.

We specified weakly informative priors based on knowledge about the parameters adapted to our data (priors given in S1 Appendix) by conducting a Prior Predictive Check (Gabry et al. 2019) (see Vallecillo *et al.*, in prep). Since we had no prior knowledge about covariates and factors effect, we specified vague prior for these (S1 Appendix). We used JAGS, an MCMC sampler (Plummer 2003; R. Core Team 2017), to fit the model (for the code see S2 Appendix) that was run from R via package R2jags (Su and Yajima 2015; R. Core Team 2017). A total of 50,000 samples were simulated from the posteriors with the first 10,000 as burning. We only retained every 10th sample and used three chains with dispersed initial values to check the convergence of the simulations. Convergence was satisfactory (in all cases the Brooks–Gelman–Rubin criterion was $\hat{R} < 1.1$; Brooks & Gelman, 1998). Before being applied to the data set, we measured estimation bias by conducting a sensitivity analysis of the model based on a simulated dataset. This analysis revealed a non-significant bias in the estimation of the different parameters (S3 Appendix).

We looked at the "significance" of a covariate by checking whether its 80 % credible interval covered zero. For factors we looked at whether the credible intervals of the parameter θ_i overlapped between the categories to detect a significant difference. We also assessed the probability of direction which is the probability that effects were different from zero by the proportion of MCMC samples that were positive for a positive effect or negative for a negative effect (Kéry and Schaub 2011; Makowski et al. 2019). Because we had to reduce drastically the number of sites and years to include all explanatory variables together in the model and avoid missing values, we also ran simple models for each explanatory variable alone with maximum number of years and sites available. We used this approach to maximise the information collected and analysed by the simple models, for example 130 sites and 18 years tracked for the simple water area model or 54 sites and 46 years tracked for the simple salinity model. We

detected no significant differences in the effects of explanatory variables between the complete model and the simple models (S4 Appendix).

Results

The number and distribution of Teal day-roosts within the Camargue showed strong spatial and temporal changes from 1985 to 2020 (Figure 4). At the beginning of the monitoring period, from 1985 to 1994, the day-roosts were mainly (72 ± 14 %, average percentage, from 1985 to 1994, of the abundance of Teal in the centre of the Camargue) distributed in the centre of the Camargue (between the two arms of the Rhône river; Figure 4). From 1995 to 2014, large day-roosts were created in the east and west of the Camargue in addition to those already existing in the centre. In this period, the centre of the Camargue lost 12 ± 12 % of the counts compared to the period 1985-1994, and the east and west of the Camargue hosted 40 ± 10 % of the counts. The latest part of the monitoring period was characterised by a shift of the day-roosts to the west of the Camargue, with 38 ± 9 % of the counts, to the detriment of the eastern Camargue, which then contained only 14 ± 8 % of the Teal counts.

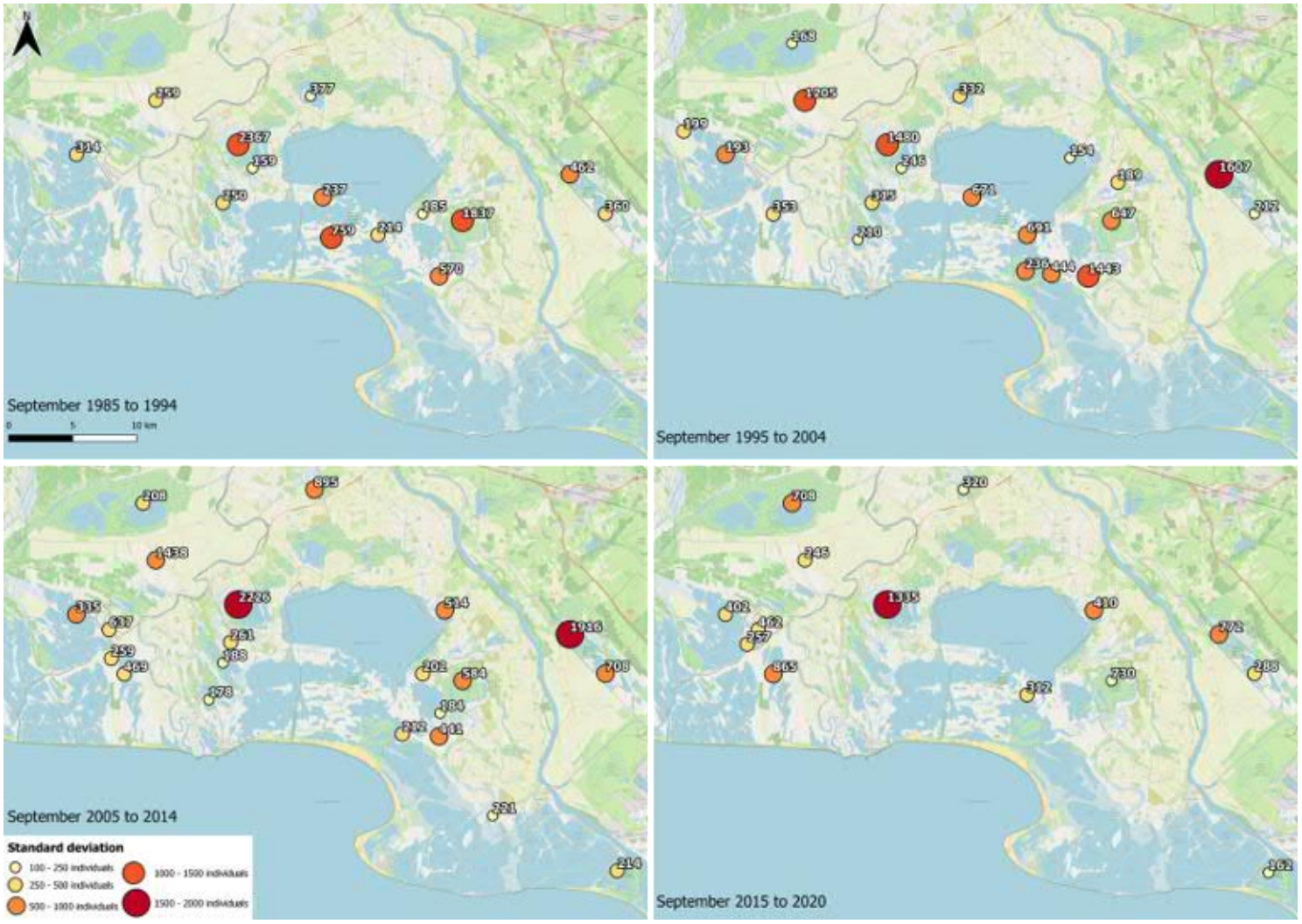


Figure 4. Changes in the spatio-temporal distribution of Teal day-roosts in September in the Camargue from 1985 to 2020. The counts were averaged over each site for periods of 10 years. The circles represent the standard deviations and the means are noted in each circle.

Water area, potential accessible feeding ground area and salinity had significant effects on Teal number growth rate (see 80 % credible intervals, Table 2). A positive effect of the water area was likely at 90.1%: the greater the positive change in water area, the higher the average value of the growth rate. In other words, the number of Teal at a site increased the most when water area also showed the greatest positive change, and vice versa. The same type of relationship was observed for potential accessible feeding ground area, with an effect 1.6 times stronger (posterior mean of the θ parameter): for this covariable, a positive effect was likely at 96.2%. A negative effect of salinity was likely at 91.7%. As salinity measurement increased from one year to the next, the average value of the site growth rate decreased. No effects were detected in the average Teal abundance growth rates when changes occurred in the typology of wetlands and when the status of a site changed from unprotected to protected (Table 2).

θ parameter		Posterior mean	80 % Credible interval	$P(\theta > 0)$ for positive mean or $P(\theta < 0)$ for a negative mean
Water area		0.019	0.00002, 0.037	0.901
Potential accessible feeding ground area		0.030	0.008, 0.052	0.962
Salinity		-0.037	-0.072, -0.003	0.917
Typology of wetlands	Permanent to temporary (n = 67)	0.053	-0.648, 0.745	0.539
	Permanent to sub-permanent (n = 12)	0.064	-0.662, 0.781	0.548
	No change (n = 819)	-0.012	-0.701, 0.675	0.505
	Sub-permanent to permanent (n = 12)	-0.018	-0.738, 0.698	0.512
	Temporary to permanent (n = 62)	-0.128	-0.826, 0.572	0.589

Land status	No change (n = 934)	0.012	-0.677, 0.700	0.504
	Unprotected to protected (n = 38)	-0.056	-0.742, 0.635	0.543

Table 2. Posterior means and credible intervals of the θ parameter. The probability of an effect (positive or negative) is shown.

Discussion

We estimated growth rates corrected by shifts in the detection probability when an observer change occurred (see, Vallecillo *et al.*, submitted) to further study the influence of physico-chemical, trophic and anthropic parameters on the establishment of Teal day-roosts at the beginning of the wintering period. The Teal day-roosts spatial distribution has slightly changed over the last 35 years. At the beginning of the monitoring, they were mainly distributed in the center of the Camargue while their distribution shifted to the east and west to be mainly located in the west nowadays. Our results showed positive effects of water area and potential accessible feeding ground area, and a negative effect of salinity, on site growth rate in Teal numbers. No effects in the Camargue were shown for typology of wetlands or land status, which was used as a proxy for hunting disturbance.

Our model relied on count data of unmarked individuals and accounted for changes in conditional detection probability to estimate an abundance index. While a true abundance can only be obtained by Capture-Mark-Recapture (CMR) data, our estimates of abundance index are sufficient and adequate to detect spatio-temporal changes in population size. We developed our model under a Bayesian framework to incorporate knowledge on the conditional detection probability for each aerial observer as a priori (Vallecillo *et al.*, submitted). In this way, the model allowed us to correct the abundance index by changes in the conditional detection probability. Specifically, the two changes of observers over the whole study period were accounted for the estimation of growth rates at the 54 sites, i.e. 108 growth rate values. Taking into account the differences between observers in the detection of individuals allows to assess the effects on environmental factors more accurately, in order to better design species-specific conservation actions (Kéry and Schaub 2011; Sanz-Pérez et al. 2020) (see S5 Appendix to see the value of developing such a model by comparing the Teal abundance index for the whole Camargue with raw data).

While it was known that Teal favors large open areas as day-roosts (Leschisin et al. 1992; McKinstry and Anderson 2002), to our knowledge this is the first examination of the

effects of changes in water area on the site attractiveness for Teal. Previous studies showed that the surface area is an important variable explaining the diurnal duck distribution in the Camargue (Tamisier and Pradel 1992; Dehorter and Tamisier 1996; Brochet et al. 2009) and other wetlands (Tuite et al. 1984; Perry and Deller 1996). An increase in open water area likely benefits to Teal through an increase of predator protection and food availability (Tamisier and Dehorter 1999). Evans & Day (2001) have shown that during the hunting season, the majority of diving ducks at Toome Bay, in the north-western part of the Lough (Northern Ireland), were distributed at distances greater than 500m from the shore. Larger water bodies increase the distance to the shoreline hence create wider buffer zones for the protection of ducks. All the effects of predation and human disturbance are minimized in the core of large waterbodies, allowing ducks to conduct their comfort and courtship activities without being physically displaced by disturbance at the periphery (Fox and Madsen 1997). Moreover, when disturbance is minimal, an increase in water area increases the shoreline area, which eases the exploitation of food that become accessible to dabbling ducks (which do not dive) over large zones of shallow water (Allouche et al. 1989).

Although several studies have shown that saltier sites are less used by Teal (Pirot et al. 1984; Allouche et al. 1989), again the effect of annual change in salinity on the attractiveness of a given site had, to our knowledge, never been tested either. These results again highlight that rapid changes in hydraulic management, such as pumping water from the Rhone to soften the water body, can have consequences on Teal abundance for a given site. An important increase in salinity at a site is unfavourable as it will decrease growth and survival of ducks (Moorman et al. 1991). Teal are not adapted to consume salt water (no salt gland) and hence need regular access to fresh water to avoid salt poisoning (Barnes and Nudds 1991; Moorman et al. 1991). The salinity parameter analysed here covered fresh (0 to 1 g of salt per litre of water), brackish (1 to 5 g/l) and salty (> 5 g/l) sites. The transition from salty to fresh marshes or ponds influences the abundance and species composition of submerged macrophyte communities (Adams et al. 1999), and thus the use of foraging day-roosts by Teal. In our study, we showed that an annual change in salinity had consequences on Teal number growth rate. Although Teal are present in salty environments during the day, a sufficient decrease in salinity between two water seasons at a given site increases Teal numbers, likely through greater food availability (Tamisier and Dehorter 1999). Marshes with high salinity, in the southern part of the Camargue, may have very low food resources for Teal (Grillas 1990; Tamisier and Grillas 1994). Freshwater marshes in the north of the delta conversely have lower salinity levels and hence a greater aquatic plant production (Allouche et al. 1989; Grillas 1990). Despite a likely

greater food productivity in wetlands in the North of the delta, we recorded major day-roosts in the saltier southern part of the Camargue. It is likely that the safer overall conditions linked to protection status and difficulty of human access (see the day-roosts south of the large Vaccarès lagoon, in the core of the national nature reserve, figure 4) made those sites more attractive to ducks despite their scarcity of food resources. However, ducks are known to commute daily between diurnal day-roosts and nocturnal foraging grounds, so that the environment around the roost site itself shall be considered when studying site selection by Teal. Indeed, Teal generally allocate little time to feeding onto their day-roost site during daylight hours, around a quarter of the diurnal time or less because they mostly feed actively during the night in neighbouring marshes (Tamisier and Dehorter 1999).

Indeed, our results showed the importance of food availability around the day-roost. An increase in potential accessible feeding ground area favors the establishment of more Teal on the day-roost. Teal have a dispersive behaviour with low densities observed on selected feeding habitats at night in Camargue (Tamisier and Dehorter 1999) which can be related to the low density of available food (Johnson et al. 2003). Lower densities in Teal observed on feeding habitats has been also thought to reflect the lesser need to form groups due to decreased predation risk (McNeil et al. 1992; Beauchamp 2007). Therefore, individuals in groups can space out to decrease food competition (McNeil et al. 1992; Beauchamp 2007). Teal have a very diverse diet that switch from seed-dominated diet in late summer, autumn and winter to an invertebrate-dominated diet during the rest of the year (see appendix 6 of Guillemain and Elmberg 2014). One of the limitations of our approach is that we did not account for the water levels on feeding ground areas, and qualified them as accessible only because they were flooded. Water levels have a strong influence on the accessibility of food for this species (Thomas 1982; Pöysä 1987). On rice fields, Teal densities are strongly correlated with water levels and maximum densities are obtained with water levels between 3 and 12 cm (Tamisier and Dehorter 1999; Pernollet et al. 2015, 2017). Taking water levels into account would allow a more detailed evaluation of the effect of temporal changes in accessible feeding ground area on the choice of day-roosts by Teal, even if measurements of this variable are currently difficult to obtain. In Camargue, Teal feed mainly on groups of plants that depend on cultivated rice fields and/or are characteristic of commensal plant groups of rice crops (Mouronval et al. 2014). Marshes managed for hunting purposes are also characteristic of the environments favoured by Teal for feeding in Camargue (Tamisier and Grillas 1994; Aznar et al. 2003; Mouronval et al. 2014). It is therefore mainly the changes in the surrounding area of cultivated rice fields and marshes managed for hunting purposes that should influence changes in Teal numbers on a

given day-roost. Significant changes in such areas in favour of wetlands managed for hunting, e.g. spatial expansion of waterfowl hunting areas into agricultural areas, have been observed in the Camargue when the Vigueirat Marshes nature reserve was created (Mathevet and Tamisier 2002b). Similar results have been obtained in other wetlands, like in Denmark, that also showed that creation of a reserve managed for ducks promotes the expansion of nearby feeding areas and thus the number of ducks within the functional unit (Madsen and Fox 1995; Meltofte 1996).

The impact of disturbed foraging areas around nature reserves areas has been shown in several wetlands (Guillemain et al. 2008; McDuie et al. 2021), with behavioural adaptations of ducks facing human disturbances such as increased use of poorer but safer day-roosts, or stay within the safe protected roost even for nocturnal foraging (Guillemain et al. 2002; McDuie et al. 2021). Contrary to our prediction, the creation of protected areas (proxy of hunting disturbances) did not influence the growth rate of Teal at a given site in the Camargue. This result is also contrary to the IPBES conclusions that hunting pressure (harvesting and disturbance) is a major factor in wildlife distribution (Díaz et al. 2019), so that the cessation or the reduction of hunting disturbance on a marsh should lead to an increase of Teal during the day in Camargue. To test this effect, we considered the change from unprotected to protected status, taking into account time for the management to have some effects (5 years). The creation of new nature reserves usually leads to a significant increase in the number of local waterfowl in the following years (Fox and Madsen 1997, 2017; Madsen 1998; Guillemain et al. 2002; Mathevet and Tamisier 2002b; Paillisson et al. 2002b; Tamisier et al. 2003). It is also clear when intermittent hunting periods have been put in place, with higher use of protected day-roosts during hunting seasons than during non-hunting seasons (Cox and Afton 1997). In the Camargue, the cessation of hunting in February has also translated into a 50% increase in Teal numbers during that month (Guillemain et al. 2021). Several points may explain the fact that we did not find a link between hunting disturbance and Teal growth rate. First, our sample size was relatively limited with 38 estimated growth rates associated with the Unprotected to protected category versus 934 growth rates associated with the No change category. Moreover, these data corresponded to a change in protection status on only 19 sites (polygons) corresponding to 4 protected areas in the Camargue. However, the additional analysis with the simple model significantly increased the number of estimated growth rates associated with a change in status (n = 190) across 37 sites, and no effect was detected either, suggesting limited sample size was not the main explanation for a lack of relationship. Second, it is possible that we would have found a positive effect of the creation of reserves on the increase in the number of Teal if this analysis had been carried out before 1975. Indeed, the three largest nature

reserves, which represent about 75% of the total surface area of the current reserves, were created between 1930 and 1970. On the other hand, some sites, even if hunted, probably provide such good feeding conditions that ducks choose to winter there, even if it is risky (Gill et al. 2001b). This is observed on certain sites in the Camargue, such as the Gargatte marsh and the Coutte pond, which had hunting management with limited hunting pressure reaching on average 1438 ± 1121 Teal from 2005 to 2014, which changed his status to habitat protection (habitat and species management for biodiversity conservation, a reasoned practice of hunting maintained on the site with for example no more than five mornings of hunting per season) but only 246 ± 251 Teal on average from 2015 until 2020. The non-hunted areas, which cover more than 45% of the Camargue wetlands, only hosted 38% of the wintering Teal on average over the study period. Moreover, it is common for large private hunting estates (the vast majority of hunting estates in the Camargue) to have refuge areas where hunting is prohibited. These zones are not taken into account in the analysis (the site is considered as being hunted), and may attenuate the effect of protection from hunting disturbance on duck distribution. For these reasons, a more detailed approach to the impact of hunting on the choice of day-roost by Teal, through quantitative analyses of the effect of disturbance (Gill et al. 1996b), would seem to be preferable even if such data is difficult to collect on the whole of the Camargue.

No effects were detected on the average Teal abundance growth rates when changes occurred in the typology of wetlands. It was expected that a change from permanent to temporary or from temporary to permanent should respectively decrease or increase the number of Teal in a day-roost. Permanence of marshes, associated with low salinity, leads to increases in biomass and changes in species composition of aquatic vegetation (Aznar et al. 2003), making marshes more attractive to Teal. Indeed, seeds of plant species characteristic of temporary freshwater or brackish habitats are under-represented in the diet of Teal (Brochet et al. 2012). Our sample of sites yielded no differences in the average salinity between permanent (20 ± 18 $g.L^{-1}$) and temporary (15 ± 21 $g.L^{-1}$) environments. This means that a change from temporary to permanent is not necessarily associated with a decrease in salinity (for instance sites such as the Vaccarès lagoon in the centre of the Camargue are both salty and permanently flooded). A measurement of the typology of wetlands on the nocturnal feeding areas instead of at the day-roosts seems more judicious, in view of the mainly nocturnal feeding of the Teal, to explain the evolution of the day-roosts distribution of Teal.

Conclusions and management implications

Based on long-term data, our work has shown and explained that rapid changes in wetland management influence the distribution of Teal day-roosts during the winter period at the scale of an entire winter quarter. The results of this study show that the protection status of the land does not influence the choice of day-roosts by Teal because it actually does not provide information on the management practices implemented on a site. Indeed, this study indicates that the main tool to increase the number of Teal on a wetland is hydraulic management in the functional unit, specifically water area and salinity on day-roosts and feeding ground area around day-roosts. Even if the attractiveness of a site seems more complex than we demonstrated (interaction between several variables), our results highlight the importance of predation and human disturbance (effect of water surface) and available food within a functional unit: in the day-roost (effect of salinity) and in the feeding ground area surrounding the day-roost. It is therefore necessary to consider how to promote good hydraulic management within the functional unit by aiming for complementarity between hunted areas specifically managed for waterfowl and nature reserves, which have a high conservation value for many species and their habitats that benefit the entire ecosystem. No-hunting zones could be created more regularly within hunted estates to favour the installation of day-roosts. The conservation organizations (local, regional or national administrations, NGOs) may also adopt a strategy of nocturnal feeding land acquisition or leasing, as suggested by Evans and Day (2002), in order to reduce the impact of hunting pressure on nocturnal feeding land and to provide adequate nocturnal feeding areas, which is often overlooked. A management strategy at the scale of the functional units over a larger scale and embarking the different landowners through consultation tools, instead of mostly promoting the protection of day-roosts as done so far, may be much positive to duck populations.

These measures would help maintain waterfowl species in a changing climatic context, where the impact of future changes, such as an increase in salinity at the delta scale through intensified periods of drought and a rise in sea level (Pachauri et al. 2014), could not only influence the local distribution but also decrease the attractiveness of the delta and hence Teal population size at the Camargue scale. Furthermore, the species to be conserved in a given wetland may change in the future with climate change (Gaget et al. 2021). It is therefore necessary not only to target the ecological needs of the species currently present on a given wetland, but also to consider the needs of future species and adjust management accordingly. As wetland management is costly, effective and efficient habitat development and

enhancement, anticipating future climate change, is an important concern for land managers whose objective is to protect waterfowl populations.

Acknowledgements

We thank the Tour du valat, the Amis des Marais du Vigueirat, the Office français de la biodiversité, the Parc naturel régional de Camargue, the Syndicat Mixte de la Camargue gardoise and the Société nationale de protection de la nature who provided us the salinity data. We also thank Nicolas Malèvre for his help in collecting and formatting the data extracted from remote sensing. Data collection was possible thanks to the ground observers and the three aerial observers: Alain Tamisier, Michel Gauthier-Clerc and Jean-Baptiste Mouronval. This work was supported by funding from the Foundation François Sommer.

References

Adams JB, Bate GC, O'callaghan M (1999) Primary producers. Estuaries South Afr Camb Univ Press Camb 91–117

Allouche L, Dervieux A, LESPINASSE P, Tamisier A (1989) Sélection de l'habitat diurne par trois espèces d'oiseaux d'eau herbivores hivernant en Camargue (France). Acta Oecologica Oecologia Appl 10:197–212

Anderson DR, Burnham KP (1976) Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival. US Fish and Wildlife Service

Aznar J-C, Dervieux A, Grillas P (2003) Association between aquatic vegetation and landscape indicators of human pressure. Wetlands 23:149–160

Baldassarre GA, Bolen EG (1984) Field-feeding ecology of waterfowl wintering on the Southern High Plains of Texas. J Wildl Manag 48:63–71

Banks RC, Springer PF (1994) A century of population trends of waterfowl in western North America. Stud Avian Biol 15:134–146

Barker RJ, Sauer JR (1992) Modelling Population Change From Time Series Data. In: McCullough DR, Barrett RH (eds) Wildlife 2001: Populations. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 182–194

Barnes GG, Nudds TD (1991) Salt tolerance in American black ducks, mallards, and their F1-hybrids. The Auk 108:89–98

Beauchamp G (2003) Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. Behav Processes 63:111–121

Beauchamp G (2007) Exploring the role of vision in social foraging: What happens to group size, vigilance, spacing, aggression and habitat use in birds and mammals that forage at night? Biol Rev 82:511–525. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00021.x

Béchet A, Giroux J-F, Gauthier G (2004) The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. J Appl Ecol 41:689–700. https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00928.x

Bonis A, Lepart J, Grillas P (1995) Seed Bank Dynamics and Coexistence of Annual Macrophytes in a Temporary and Variable Habitat. Oikos 74:81–92. https://doi.org/10.2307/3545677

Bregnballe T, Madsen J, Rasmussen PA (2004) Effects of temporal and spatial hunting control in waterbird reserves. Biol Conserv 119:93–104

Brochet A-L, Gauthier-Clerc M, Mathevet R, et al (2009) Marsh management, reserve creation, hunting periods and carrying capacity for wintering ducks and coots. Biodivers Conserv 18:1879–1894. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9562-6

Brochet A-L, Mouronval J-B, Aubry P, et al (2012) Diet and feeding habitats of Camargue dabbling ducks: what has changed since the 1960s? Waterbirds 35:555–576

Brooks SP, Gelman A (1998) General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. J Comput Graph Stat 7:434–455. https://doi.org/10.1080/10618600.1998.10474787

Broughton JM, Mullins D, Ekker T (2007) Avian resource depression or intertaxonomic variation in bone density? A test with San Francisco Bay avifaunas. J Archaeol Sci 34:374–391. https://doi.org/10.1016/j.jas.2006.05.013

Burton NH (2007) Landscape approaches to studying the effects of disturbance on waterbirds. Ibis 149:95–101

Champagnon J (2011) Conséquences des introductions d'individus dans les populations exploitées : l'exemple du Canard Colvert Anas platyrhynchos. These de doctorat, Montpellier 2

Cox Jr RR, Afton AD (1997) Use of habitats by female northern pintails wintering in southwestern Louisiana. J Wildl Manag 435–443

Cox RR, Afton AD (1997) Use of Habitats by Female Northern Pintails Wintering in Southwestern Louisiana. J Wildl Manag 61:435–443. https://doi.org/10.2307/3802601

Davis JB, Guillemain M, Kaminski RM, et al (2014) Habitat and resource use by waterfowl in the northern hemisphere in autumn and winter. Wildfowl 17–69

Dehorter O, Tamisier A (1996) Wetland habitat characteristics for waterfowl wintering in Camargue, Southern France: implications for conservation. Rev Décologie

Dennis B, Ponciano JM, Lele SR, et al (2006) Estimating Density Dependence, Process Noise, and Observation Error. Ecol Monogr 76:323–341. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)76[323:EDDPNA]2.0.CO;2

Dessborn L, Brochet AL, Elmberg J, et al (2011) Geographical and temporal patterns in the diet of pintail Anas acuta, wigeon Anas penelope, mallard Anas platyrhynchos and teal Anas crecca in the Western Palearctic. Eur J Wildl Res 57:1119–1129

Díaz S, Settele J, Brondízio ES, et al (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Intergov Sci-Policy Platf Biodivers Ecosyst Serv

Diefenbach DR, Brauning DW, Mattice JA (2003) Variability in Grassland Bird Counts Related to Observer Differences and Species Detection Rates. The Auk 120:1168–1179. https://doi.org/10.1093/auk/120.4.1168

Evans DM, Day KR (2001) Does shooting disturbance affect diving ducks wintering on large shallow lakes? A case study on Lough Neagh, Northern Ireland. Biol Conserv 98:315–323. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00170-1

Evans DM, Day KR (2002) Hunting disturbance on a large shallow lake: the effectiveness of waterfowl refuges. Ibis 144:2–8

Farnsworth GL, Pollock KH, Nichols JD, et al (2002) A Removal Model for Estimating Detection Probabilities From Point-Count Surveys. The Auk 119:414–425. https://doi.org/10.1093/auk/119.2.414

Fox AD, Madsen J (1997) Behavioural and distributional effects of hunting disturbance on waterbirds in Europe: implications for refuge design. J Appl Ecol 1–13

Fox AD, Madsen J (2017) Threatened species to super-abundance: The unexpected international implications of successful goose conservation. Ambio 46:179–187

Frank SC, Ordiz A, Gosselin J, et al (2017) Indirect effects of bear hunting: a review from Scandinavia. Ursus 28:150–164

Frederick PC, Hylton B, Heath JA, Ruane M (2003) Accuracy and variation in estimates of large numbers of birds by individual observers using an aerial survey simulator. J Field Ornithol 74:281–287. https://doi.org/10.1648/0273-8570-74.3.281

Gabry J, Simpson D, Vehtari A, et al (2019) Visualization in Bayesian workflow. J R Stat Soc Ser A Stat Soc 182:389–402. https://doi.org/10.1111/rssa.12378

Gaget E, Pavón-Jordán D, Johnston A, et al (2021) Non-breeding waterbirds benefit from protected areas when adjusting their distribution to climate warming. bioRxiv

Gill JA, Norris K, Sutherland WJ (2001a) The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits Limosa limosa. J Appl Ecol 38:846–856. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00643.x

Gill JA, Norris K, Sutherland WJ (2001b) Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. Biol Conserv 97:265–268

Gill JA, Sutherland WJ, Watkinson AR (1996a) A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. J Appl Ecol 786–792

Gill JA, Sutherland WJ, Watkinson AR (1996b) A Method to Quantify the Effects of Human Disturbance on Animal Populations. J Appl Ecol 33:786–792. https://doi.org/10.2307/2404948

Gourlay-Larour M-L, Pradel R, Guillemain M, et al (2013) Individual turnover in common pochards wintering in western France. J Wildl Manag 77:477–485

Grillas P (1990) Distribution of submerged macrophytes in the Camargue in relation to environmental factors. J Veg Sci 1:393–402. https://doi.org/10.2307/3235716

Grillas P, Battedou G (1998) Effects of flooding date on the biomass, species composition and seed production in submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France). Wetl Future 207–218

Grillas P, Garcia-Murillo P, Geertz-Hansen O, et al (1993) Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. Oecologia 94:1–6

Guillemain M, Calenge C, Champagnon J, Hearn R (2017) Determining the boundaries of migratory bird flyways: a Bayesian model for Eurasian teal Anas crecca in western Europe. J Avian Biol 48:1331–1341

Guillemain M, Devineau O, Brochet A-L, et al (2010) What is the spatial unit for a wintering teal Anas crecca? Weekly day roost fidelity inferred from nasal saddles in the Camargue, southern France. Wildl Biol 16:215–220

Guillemain M, Elmberg J (2014) The teal. Bloomsbury Publishing

Guillemain M, Fritz H, Duncan P (2002) The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. Biol Conserv 103:183–198

Guillemain M, Mondain-Monval J-Y, Weissenbacher E, et al (2008) Hunting bag and distance from nearest day-roost in Camargue ducks. Wildl Biol 14:379–385

Guillemain M, Vallecillo D, Grzegorczyk E, et al (2021) Consequences of shortened hunting seasons by the Birds Directive on late winter teal Anas crecca abundance in France. Wildl Biol 2021:wlb. 00845

Henny CJ (1967) Estimating band-reporting rates from banding and crippling loss data. J Wildl Manag 533–538

IUCN (1994) Guidelines for protected area management categories. CNPPA with the assistance of WCMC, Cambridge, UK

Johnson M, Beckmann JP, Oring LW (2003) Diurnal and nocturnal behavior of breeding American Avocets. Wilson J Ornithol 115:176–185

Johnson W, Schmidt P, Taylor D (2014) Foraging flight distances of wintering ducks and geese: a review. Avian Conserv Ecol 9:2

Kear J (2010) Man and wildfowl. A&C Black

Kery M, Schaub M (2012) Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Academic Press

Kéry M, Schaub M (2011) Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Academic Press

Lange KL, Little RJA, Taylor JMG (1989) Robust Statistical Modeling Using the t Distribution. J Am Stat Assoc 84:881–896. https://doi.org/10.1080/01621459.1989.10478852

Lefebvre G, Davranche A, Willm L, et al (2019) Introducing WIW for detecting the presence of water in wetlands with landsat and sentinel satellites. Remote Sens 11:2210

Leschisin DA, Williams GL, Weller MW (1992) Factors affecting waterfowl use of constructed wetlands in northwestern Minnesota. Wetlands 12:178–183

Livezey KB, Fernandez-Juricic E, Blumstein DT (2016) Database of bird flight initiation distances to assist in estimating effects from human disturbance and delineating buffer areas. J Fish Wildl Manag 7:181–191

Madsen J (1998) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. J Appl Ecol 35:398–417

Madsen J, Fox AD (1995) Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. Wildl Biol 1:193–207. https://doi.org/10.2981/wlb.1995.0025

Makowski D, Ben-Shachar MS, Chen SH, Lüdecke D (2019) Indices of effect existence and significance in the Bayesian framework. Front Psychol 10:2767

Mathevet R (2004) Camargue incertaine: sciences, usages et natures. Buchet-Chastel

Mathevet R, Tamisier A (2002a) Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). Biodivers Conserv 11:509–519

Mathevet R, Tamisier A (2002b) Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). Biodivers Conserv 11:509–519

McDuie F, Lorenz AA, Klinger RC, et al (2021) Informing wetland management with waterfowl movement and sanctuary use responses to human-induced disturbance. J Environ Manage 297:113170

McKinstry MC, Anderson SH (2002) Creating wetlands for waterfowl in Wyoming. Ecol Eng 18:293–304

McNeil R, Drapeau P, Goss-Custard JD (1992) The Occurrence and Adaptive Significance of Nocturnal Habits in Waterfowl. Biol Rev 67:381–419. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1992.tb01188.x

Meltofte H (1996) A new danish hunting and wildlife management act: the result of mutual understanding and compromise between hunters and non-hunters. Gibier Faune Sauvage 13:1009–1021

Moorman AM, Moorman TE, Baldassarre GA, Richard DM (1991) Effects of saline water on growth and survival of mottled duck ducklings in Louisiana. J Wildl Manag 471–476

Mouronval JB, Brochet AL, Aubry P, Guillemain M (2014) Les anatidés hivernant en Camargue se nourrissent-ils dans les marais aménagés pour la chasse. Faune Sauvage 303:14–21

Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, et al (2000) A Double-Observer Approach for Estimating Detection Probability and Abundance From Point Counts. The Auk 117:393–408. https://doi.org/10.1093/auk/117.2.393

Nye ER, Dickman CR, Kingsford RT (2007) A wild goose chase—temporal and spatial variation in the distribution of the Magpie Goose (Anseranas semipalmata) in Australia. Emu-Austral Ornithol 107:28–37

Pachauri RK, Allen MR, Barros VR, et al (2014) Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Ipcc

Paillisson J-M, Reeber S, Marion L (2002a) Bird assemblages as bio-indicators of water regime management and hunting disturbance in natural wet grasslands. Biol Conserv 106:115–127

Paillisson J-M, Reeber S, Marion L (2002b) Bird assemblages as bio-indicators of water regime management and hunting disturbance in natural wet grasslands. Biol Conserv 106:115–127

Pernollet CA, Cavallo F, Simpson D, et al (2017) Seed density and waterfowl use of rice fields in Camargue, France. J Wildl Manag 81:96–111

Pernollet CA, Guelmami A, Green AJ, et al (2015) A comparison of wintering duck numbers among European rice production areas with contrasting flooding regimes. Biol Conserv 186:214–224

Perry MC, Deller AS (1996) Review of factors affecting the distribution and abundance of waterfowl in shallow-water habitats of Chesapeake Bay. Estuaries 19:272–278

Pirot JY, Chessel D, Tamisier A (1984) Exploitation alimentaire des zones humides de Camargue par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit: modélisation spatio-temporelle. Rev Décologie

Plummer M (2003) JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Work Pap 8

Pollock KH, Marsh H, Bailey LL, et al (2004) Separating components of detection probability in abundance estimation: an overview with diverse examples. Island Press, Washington, DC, USA

Pöysä H (1987) Feeding-vigilance trade-off in the teal (Anas crecca): effects of feeding method and predation risk. Behaviour 103:108–122

Prater J (1979) Trends in accuracy of counting birds. Bird Study 26:PP. 198-200

R. Core Team (2017) R: a language and environment for statistical computing. R Found

Sanz-Pérez A, Sollmann R, Sardà-Palomera F, et al (2020) The role of detectability on bird population trend estimates in an open farmland landscape. Biodivers Conserv 29:1747–1765. https://doi.org/10.1007/s10531-020-01948-0

Schmaltz L, Quaintenne G, Couzi L (2020) COMPTAGE DES OISEAUX D'EAU À LA MI-JANVIER EN FRANCE Résultats 2020 du comptage Wetlands International. 14

Scott DA, Rose PM (1996) Atlas of Anatidae populations in Africa and western Eurasia

Su Y-S, Yajima M (2015) R2jags: Using R to Run "JAGS." Version R package version 0.5-7URL https://CRAN.R-project.org/package=R2jags

Sutherland WJ, Crockford NJ (1993) Factors affecting the feeding distribution of red-breasted geese Branta ruficollis wintering in Romania. Biol Conserv 63:61–65

Tamisier A (1978) The functional units of w intering ducks: A spatial integration of their com fort and feeding requirem ents. Verh Orn Ges Bayern 23:229–238

Tamisier A, Allouche L, Aubry F, Dehorter O (1995) Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. Wildfowl 46:76–88

Tamisier A, Béchet A, Jarry G, et al (2003) Effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau: revue de littérature. Rev Décologie 58:435–449

Tamisier A, Dehorter O (1999) Camargue, canards et foulques: fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. Centre ornithologique du Gard

Tamisier A, Grillas P (1994) A review of habitat changes in the Camargue: an assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. Biol Conserv 70:39–47

Tamisier A, Pradel R (1992) Analyse statistique de l'habitat hivernal diurne du canard siffleur Anas penelope L. en Camargue. Perspectives de gestion. Rev Décologie 47:135–150

Tamisier A, Tamisier M-C (1981) L'existence d'unités fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la biotélémétrie. Rev Décologie 35:563–579

Thomas GJ (1982) Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. J Zool 197:131–172

Tuite CH, Hanson PR, Owen M (1984) Some ecological factors affecting winter wildfowl distribution on inland waters in England and Wales, and the influence of water-based recreation. J Appl Ecol 41–61

Vallecillo D, Gauthier-Clerc M, Guillemain M, et al (2021) Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. Ecol Evol 11:2249–2260

Valpine P de, Hastings A (2002) Fitting Population Models Incorporating Process Noise and Observation Error. Ecol Monogr 72:57–76. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0057:FPMIPN]2.0.CO;2

Vercauteren KC, Hygnstrom SE (1998) Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. J Wildl Manag 62:280–285

Weller MW, Batt BD (1988) Waterfowl in Winter

Wenger SJ, Freeman MC (2008) Estimating Species Occurrence, Abundance, and Detection Probability Using Zero-Inflated Distributions. Ecology 89:2953–2959. https://doi.org/10.1890/07-1127.1

Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2002) Analysis and Management of Animal Populations. Academic Press

Electronic supplementary material – Article 4

S1 Appendix

Specification of the prior distributions for the parameters in the models

Model	Prior distribution
State process	$mu \sim \text{Normal}(0, 25)$
	$\text{Unscaled_sigma2_site} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_site} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{site}} = 1.0 \times \sqrt{\frac{\text{Unscaled_sigma2_site}}{\text{Gam_site}}}$
	$\text{Unscaled_sigma2_year} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_year} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{year}} = \log(1.05) \times \sqrt{\frac{\text{Unscaled_sigma2_year}}{\text{Gam_year}}}$
	$\text{Prop} \sim \text{Uniform}(0.0, 1.0)$
	$\text{Unscaled_sigma2_month} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_month} \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{month1}} = \log(5.0) * \sqrt{\text{Prop} \times \frac{\text{Unscaled_sigma2_month}}{\text{Gam_month}}}$
	$\sigma_{\text{month2}} = \log(5.0) * \sqrt{(1 - \text{Prop}) \times \frac{\text{Unscaled_sigma2_month}}{\text{Gam_month}}}$
	$\text{Unscaled_sigma2_res}_i \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\text{Gam_month}_i \sim \text{Gamma}(1.0, 1.0)$
	$\sigma_{\text{res}_i} = \log(1.2) * \sqrt{\frac{\text{Unscaled_sigma2_res}_i}{\text{Gam_monthi}_i}}$
Detection process	$\beta_{t_1} = -1.504678$
	$\beta_{t_2} = -1.553784$
	$\beta_{t_3} = -0.8535564$
State process	$\theta_1 \sim \text{Normal}(0.0, 2)$
	$\theta_2 \sim \text{Normal}(0.0, 2)$
	$\theta_3 \sim \text{Normal}(0.0, 2)$

$\theta_4 \sim$ Normal(0.0, 2)
$\theta_5 \sim$ Normal(0.0, 2)

Prior Predictive Check

What is the Prior Predictive Check?

This is a verification step. It allows us to highlight the adequacy between our model, the priors that we impose and the data on which we are going to work.

How does it work?

- the first step is to create a function that allows us to simulate data according to the model that will be used on our real dataset.
- we define the priors we want to use in our analysis.
- we draw values for each priors (10 000 simulations) within their distribution laws.
- we generate data with our simulation model for each combination of priors values.
- we compare the simulated data with the real data set.

If the majority of the simulated data falls within the same range of variation as the real dataset, then the defined priors are suitable for working with our waterbird count data. Care should be taken to ensure that the defined priors are not too informative or too uninformative.

S2 Appendix

JAGS code of the model

```
# notation used
# DATA
# n_site : number of sites
# n_month : number of months
# n_year : number of year
# log_COUNT is an array of dim [n_month, n_site, n_year]

model {
 #### LIKELIHOOD ####
 for(s in 1:n_site) {
  ### Initial Condition
  logN[s] ~ dnorm(mu, tau_site)
  N[s, 1] <- exp(logN[s])
  r[s, 1] <- 0.0 # for identifiability
  ### Rest of the process
  for(t in 2:n_year) {
   r[s, t] ~ dnorm(r[s, t-1] + gamma[s, t], tau_year)
   N[s, t] <- N[s, t-1] * exp(r[s, t])
   for(m in 1:n_month) {
    log_COUNT[m, s, t] ~ dt(log(N[s, t]) + alpha[m, t] + log(p[t]), tau_res, 4)
   }
  }
 }

 delta[1] <- 0.0 # for identifiability
 for(m in 2:n_month) {
  delta[m] ~ dnorm(delta[m-1], tau_month[1])
 }
 for(t in 1:n_year) {
  for(m in 1:n_month) {
   alpha[m, t] ~ dnorm(delta[m], tau_month[2])
  }
 }

 ### Detection
  for(t in 1:n_year) {
       p[t] <- ilogit(beta[t])
     }

 ###Ecological
  for(s in 1:n_site) {
   for(t in 1:n_year) {
```

```
        gamma[s, t] <- theta1 * Water_surface[s, t] + theta2 * Potential_feeding_ground[s, t] + theta3
* Salinity[s, t] + theta5[Typo_assec[s, t]] + theta6[Land_Statut[s, t]]
     }
    }

#### PRIOR ####
mu ~ dnorm(0.0, 0.04) # a prior between 0 and 18000
tau_site <- pow(sigma_site, -2)
sigma_site <- prior_site * sqrt(unscaled_sigma2_site / gam_site)
unscaled_sigma2_site ~ dgamma(1.0, 1.0)
gam_site ~ dgamma(1.0, 1.0)

tau_year <- pow(sigma_year, -2)
sigma_year = prior_year * sqrt(unscaled_sigma2_year / gam_year)
unscaled_sigma2_year ~ dgamma(1.0, 1.0)
gam_year ~ dgamma(1.0, 1.0)

prop ~ dunif(0.0, 1.0)
tau_month[1] <- pow(sigma_month[1], -2)
tau_month[2] <- pow(sigma_month[2], -2)
sigma_month[1] <- prior_month * sqrt(prop * unscaled_sigma2_month / gam_month)
sigma_month[2] <- prior_month * sqrt((1 - prop) * unscaled_sigma2_month / gam_month)
unscaled_sigma2_month ~ dgamma(1.0, 1.0)
gam_month ~ dgamma(1.0, 1.0)

tau_res <- pow(sigma_res, -2)
sigma_res <- prior_res * sqrt(unscaled_sigma2_res / gam_res)
unscaled_sigma2_res ~ dgamma(1.0, 1.0)
gam_res ~ dgamma(1.0, 1.0)

### detection process
Obs_1 <- -1.504678
Obs_2 <- -1.553784
Obs_3 <- -0.8535564

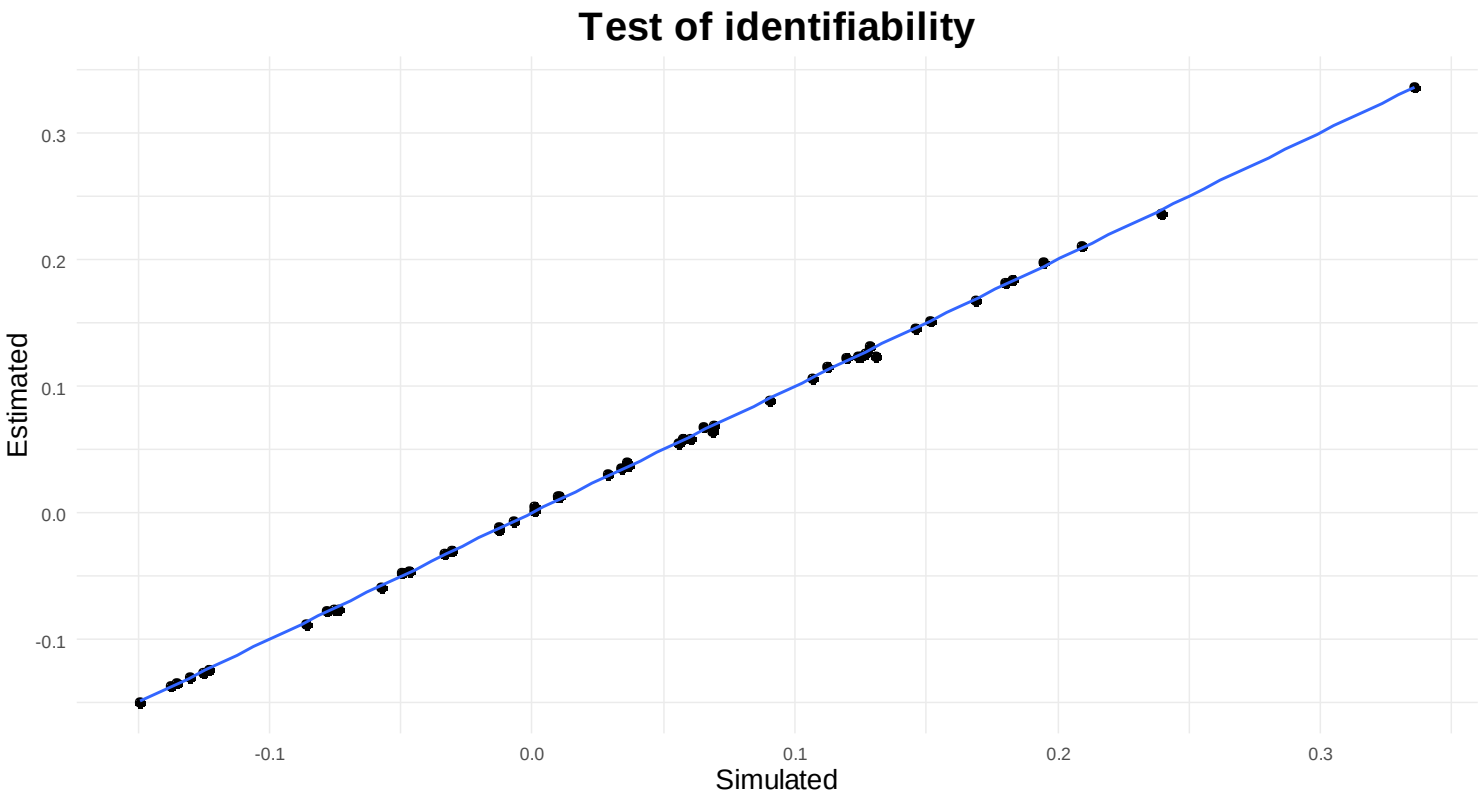
  for(t in 1:8) { beta[t] <- Obs_1 }
  for(t in 9:12) { beta[t] <- Obs_2 }
  for(t in 13:n_year) { beta[t] <- Obs_3 }


### ecological process
theta1 ~ dnorm(0.0, 0.5)
theta2 ~ dnorm(0.0, 0.5)
theta3 ~ dnorm(0.0, 0.5)
for(i in 1:5){
theta5[i] ~ dnorm(0.0, 0.5)
}
for(i in 1:2){
```

```
theta6[i] ~ dnorm(0.0, 0.5)
}

}
```

S3 Appendix



We have tested the ability of the model to estimate correctly the different θ parameters. First, we simulate data with the developed model by setting the parameter values. We run the model on its simulated data and then compare the output of the model to the parameters we had set to simulate the data to measure the estimation bias. The sensitivity analysis consists in setting different values for θ and see how it affects the other parameters.

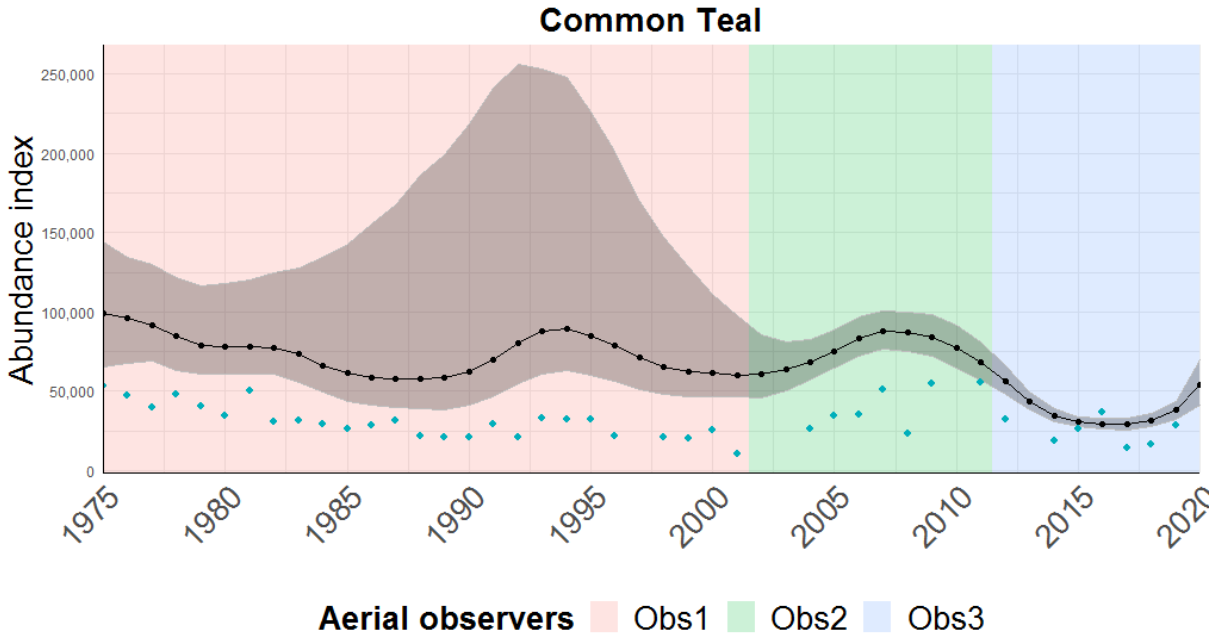
5 datasets were simulated where the values of the θ parameter was modified. For the estimated values, the means of the posterior distributions are extracted. The results of this analysis show that values of the θ parameter are estimated without bias.

S4 Appendix

θ parameter		Posterior mean	80 % Credible interval	Simple models Posterior mean	Simple models 80 % Credible interval
Water area		0.019	0.00002, 0.037	0.012	-0.002, 0.017
Potential accessible feeding ground area		0.030	0.008, 0.052	0.014	-0.005, 0.034
Salinity		-0.037	-0.072, -0.003	-0.044	-0.090, 0.002
Typology of wetlands	Permanent to temporary	0.053	-0.648, 0.745	-0.021	-0.062, 0.012
	Permanent to sub-permanent	0.064	-0.662, 0.781	-0.073	-0.221, 0.069
	No change	-0.012	-0.701, 0.675	0.008	-0.011, 0.014
	Sub-permanent to permanent	-0.018	-0.738, 0.698	0.048	-0.082, 0.182
	Temporary to permanent	-0.128	-0.826, 0.572	-0.039	-0.075, 0.016
Land status	No change	0.012	-0.677, 0.700	0.002	-0.003, 0.003
	Unprotected to protected	-0.056	-0.742, 0.635	-0.001	-0.023, 0.019

Posterior means and credible intervals of the θ parameter for the model use in the paper and all the simple models for each explanatory variable alone with maximum number of years and sites available.

S5 Appendix



This figure shows the estimation of the abundance index (black curve with its 95% credible intervals) over the entire monitoring period for the month of September in the whole Camargue. Aerial counts are represented by blue dots. We see here the interest of the development of such a model which makes it possible to consider a detection of the individuals higher by the third observer which highlights a decline of the Teal during the last 10 years in Camargue

Deuxième section : Application des connaissances acquises dans la première section pour l'amélioration de la compréhension de l'écologie des anatidés – le cas de la sarcelle d'hiver (Anas crecca) hivernant en Camargue

Article 5. Consequences of shortened hunting seasons by the Birds Directive on late winter teal *Anas crecca* abundance in France

Matthieu Guillemain, David Vallecillo, Emilienne Grzegorczyk, Jean-Baptiste Mouronval, Michel Gauthier-Clerc, Alain Tamisier and Jocelyn Champagnon

Wildlife Biology 2021(3): wlb.00845 (2021)

Wildlife Biology 2021: wlb.00845
doi: 10.2981/wlb.00845
© 2021 The Authors. This is an Open Access article
Subject Editor: Jón Einar Jónsson. Editor-in-Chief: Ilse Storch. Accepted 9 June 2021

Consequences of shortened hunting seasons by the Birds Directive on late winter teal *Anas crecca* abundance in France

Matthieu Guillemain, David Vallecillo, Emilienne Grzegorczyk, Jean-Baptiste Mouronval, Michel Gauthier-Clerc, Alain Tamisier and Jocelyn Champagnon

M. Guillemain (https://orcid.org/0000-0002-0354-771X) ✉ (matthieu.guillemain@ofb.gouv.fr), Office Français de la Biodiversité, Unité Avifaune Migratrice, Arles, France. – D. Vallecillo, M. Gauthier-Clerc and J. Champagnon, Tour du Valat, Research Inst. for Conservation of Mediterranean Wetlands, Arles, France. MG-C also at: UMR Chrono-environnement (CNRS/UFC 6249), Besançon, France. – E. Grzegorczyk, Office Français de la Biodiversité, Unité Avifaune Migratrice, Villiers-en-Bois, France. – J.-B. Mouronval, Syndicat Mixte de la Camargue Gardoise, Vauvert, France. – A. Tamisier, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier, France.

The European Birds Directive (EBD) prevents hunting during spring migration, primarily to facilitate birds' use of habitats before and during the prenuptial journey. In line with the EBD requirements, the hunting season for waterfowl in southern France was shortened by two months during February–March since the mid-1950s. However, consequences of such hunting bans for late winter habitat use have not been evaluated. We investigated a 55-years dataset from a major international wintering ground to assess whether the EBD-related changes in hunting legislation have led to increased regional teal *Anas crecca* numbers during late winter. Teal abundance in the Camargue during late winter increased over the last decades: the ban on hunting in February was the best predictor of teal numbers during that month, leading to a sudden 50% increase in relative abundance. In March a more gradual temporal increase since the mid-1960 was instead recorded. Whether the increase in teal during late winter resulted from locally wintering birds or those from elsewhere stopping in the Camargue cannot be discerned. Nonetheless, the increase in teal numbers supports the basis for the EBD, in that a ban on hunting during late winter is associated with a greater use of habitats during this crucial part of the annual cycle, especially in February.

Keywords: disturbance, hunting regulation, phenology, spring migration, waterbirds

A major regulation from the European Birds Directive (EBD) is that migratory birds should neither be hunted during breeding seasons nor spring migration (Article 7; European Commission 2008). To allow member states to adjust their hunting season dates to the annual life cycle of gamebird species, the European Commission regularly updates the Key Concept Document, which provides the beginning and end dates of the spring migration and breeding seasons for each species by each country (<https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/hunting/key_concepts_en.htm>). The ban on hunting when spring migration starts aims to protect birds from the likelihood of hunting mortality being additive to natural mortality and enhance reproductive value of individuals (Kokko 2001, Williams et al. 2002, European Commission 2008). Another reason is to allow birds to use winter quarters and migration stopovers to their full potential to build body reserves for the impending migration and breeding season (European Commission 2008). Indeed, migratory birds require lipid and proteins during that part of the year (McLandress and Raveling 1981, Lindström and Piersma 1993).

Hunting seasons for waterfowl have been shortened since the 1970s, especially in France, with implementation of the Birds Directive and improved understanding of the birds' annual cycles. The gradual shortening of the hunting season mostly has occurred through earlier ending dates rather than later openings. In southern France, March hunting was gradually banned in the mid-1970s, and February hunting around year 2002 (Fig. 1). Earlier analyses have confirmed that common teal *Anas crecca* (hereafter teal) initiate spring migration from France during the first 10 days of February (Guillemain et al. 2006).

Evidence exists that disturbance caused by human activities, especially hunting, can affect migratory birds (Madsen and Fox 1995, Perry and Deller 1996, Tamisier et al. 2003). In waterfowl, Väänänen (2001) demonstrated that the open-

This work is licensed under the terms of a Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY) <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>. The license permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

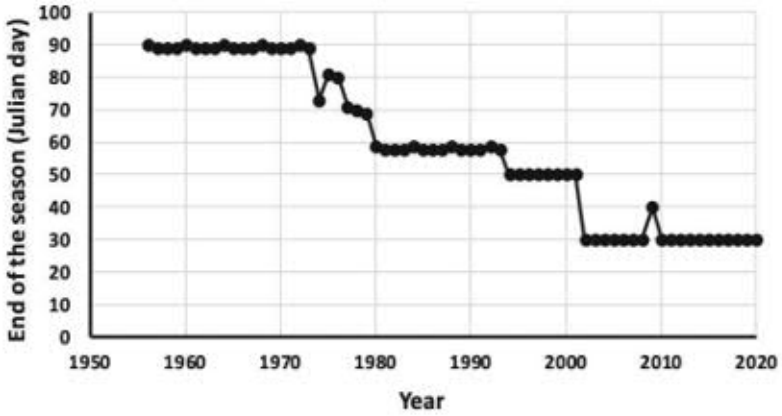


Figure 1. Changes in the annual closure date of the teal hunting season in Camargue, southern France (based on Guillemain and Elmberg 2014 plus additional annual data courtesy of Jean-Yves Mondain-Monval, OFB). Days indicated as Julian date from the 1 January each year.

ing of the season in Finland during August initiated duck fall migration and dispersed remaining individuals toward refuge areas. The creation of a large network of nature reserves in Denmark also has increased local numbers of birds at those sites, large enough to be visible in total numbers of individuals at the national scale during autumn migration (Madsen 1998). In the Camargue, southern France, Tamisier and Dehorter (1999) and Brochet et al. (2009) hypothesized that hunting disturbance restricted access to nocturnal foraging grounds and was therefore limiting waterfowl numbers during the wintering period.

However, environmental and intrinsic (e.g. hormonal) cues for duck migration differ among seasons. In autumn, ducks move south with declining photoperiod and dynamics of weather and food resources, with some individuals migrating ahead of cold temperatures and snow cover, while others may linger until conditions become severe (Schummer et al. 2010, Dalby 2013, Notaro et al. 2016). Additionally, increasing abundances of ducks are wintering farther north in Europe and North America (Guillemain et al. 2013, Schummer et al. 2017, Meehan et al. 2021). However, in spring, ducks migrate toward breeding grounds as soon as physical and physiological conditions are suitable (i.e. ice-free, sufficient nutrient reserves; Batt et al. 1992, Elmberg et al. 2005). Further, food resources for waterfowl in the northern hemisphere get depleted during spring migration relative to other seasons; plants have not yet emerged or germinated, and invertebrates often remain relatively inactive (Arzel et al. 2009, Straub et al. 2012). Therefore, determining effects of late winter hunting closure on habitat use by ducks is important because this period is considered a nutritional and temporal bottle-neck for these birds but has not been evaluated.

Currently, the EBD stands mostly on theoretical grounds, with limited field tests of its efficiency in allowing a better late winter habitat use by migratory birds. The aim of our paper is to test whether changes in hunting legislation with earlier season closure correlated with increased regional bird numbers during late winter. Since the beginning of the International Waterbird Census in the mid-1960s, the Camargue has been the most important wintering region for waterfowl in France, with total numbers over 100 000 individuals in January 2020 (Hémery et al. 1979, Schmaltz et al. 2020). We used waterfowl counts to test our aforementioned correlational hypothesis. Our is not a simple case study, but has the potential to illustrate patterns of change for wintering grounds/spring stopovers in general, because the change in legal hunting dates in Camargue followed national rules and a general trend in Europe. We focused on teal because it is the most abundant purely wild duck in the region (some mallard *Anas platyrhynchos* are released hand-reared birds; Champagnon et al. 2013, Guillemain et al. 2016). We assessed whether their abundance during February and March changed over the years in a gradual fashion over the entire study period, showed a step change after hunting was banned, or changed at a different rate after installations of full hunting bans in 1980 and in 2002.

Methods

We used aerial counts of waterbirds in the Camargue, a consistent ecological entity formed by the Rhone river delta in southern France (ca 43°30′N, 04°35′E). Censuses were conducted monthly from September to March 1964–2019 (n = 55 years), with only 42 missing monthly values (ranging from nine missing years in March to only two in January; Appendix 1). Only three observers recorded bird numbers over the 55 years, each of them training the successor: Alain Tamisier, 1964–2001; Michel Gauthier-Clerc, 2003–2012; Jean-Baptiste Mouronval, 2013–2020, allowing reliability of surveys through time (Vallecillo et al. 2021). Each month a ca 4–6 hours flight was performed to cover all known day-roosts of ducks in the delta. As new day-roosts appeared over the years, the flight path was gradually adjusted. Bird numbers were counted by forcing them to take flight when necessary (sometimes by circling over a given wetland; Fig. 2), recorded on a voice recorder distinguishing the number of individuals per species per wetland. As opposed to North America where dabbling ducks often use agricultural land during the day (Pearse et al. 2012, Davis et al. 2014), European dabbling ducks almost exclusively remain on large open

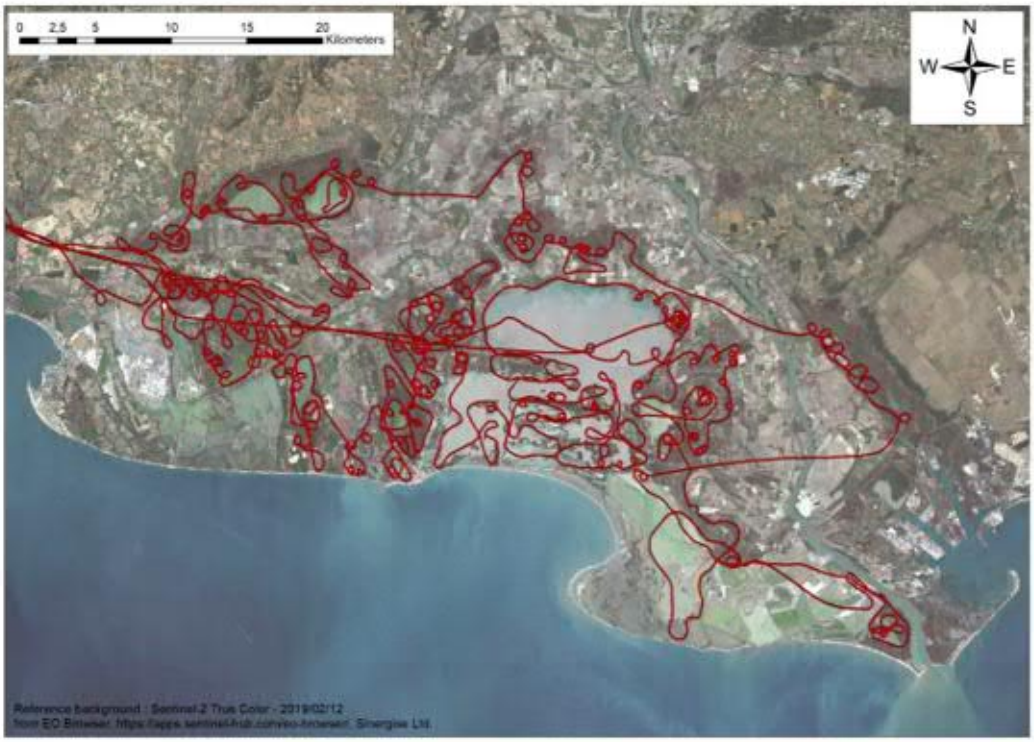


Figure 2. Aerial waterfowl survey path over the Camargue delta (here 14 February 2019). The survey covers all known waterfowl day-roosts, sometimes circling over a given wetland to properly count the number of individuals.

waterbodies during daylight hours, especially in the Camargue where teal gather year after year at traditional wetland sites and not on farmland or salt production areas (Tamisier and Dehorter 1999). The data used in this study were the total number of wintering ducks over the whole 100 000 ha of the delta. As such, the data were a population index that we assumed was not confounded by redistribution of local individuals from diverse local habitats with different detection probabilities or survey coverage (Pearse et al. 2008). The mid-January counts constituted the information provided to Wetlands International for the international waterbird census (Schmaltz et al. 2020).

Our analysis focused on teal because it is the most heavily hunted duck species at the national scale and in the Camargue, where they represent 40–45% of the annual duck bag (Aubry et al. 2016, Tamisier and Dehorter 1999; mallard were excluded). Teal is a strictly migratory bird and also the most consistently abundant purely wild species in the Camargue duck community; they account for 49.46% (± 8.67 SD, n = 51 years) of the total number of dabbling ducks counted during mid-winter (mallard excluded), with a mean of 26 640 teal ± 11 898 SD in January over the last 54 years and a record 81 500 teal in November 2005.

Wintering waterfowl numbers may show great fluctuation from year to year owing to changes in environmental conditions, especially weather at global flyway scale (Ridgill and Fox 1990) and local food abundance (Hamdi et al. 2012). Changes in observers during the aerial survey, even if they did not occur often in Camargue, may have translated into significant observer effects causing changes in recorded bird numbers (Dervieux et al. 1980, Vallecillo et al. 2021). We therefore calculated the proportional number of teal during each of these months compared to the number recorded in December of the same season (hence by the same observer), which traditionally represents the peak abundance for this species in the area (Fig. 3). Proportions were logit-transformed (Warton and Hui 2011) and tested with Kolmogorov–Smirnov tests for normality ($d = 0.146$ and $d = 0.073$ for February and March data, respectively, $p > 0.20$). On one occasion (winter 2008–2009) the number of teal in February was greater than the number in December (proportion = 1.09), preventing logit transformation. This value was bounded to 0.99 (hence logit value = 4.595). Because this occurred in a year when February hunting was banned, if anything such bounding would have reduced our ability to detect an effect.

We then constructed, separately for February and March data, an initial model to explain changes in the relative abundance of teal depending on relative abundance the previous year (to account for autocorrelation), year (to test for long-term trend), hunting (a binary variable before/after the ban in 1980 and 2002 for March and February, respectively, to test for a change in mean abundance) and year × hunting (to assess whether the slope of any trend changed after hunting got banned). From this full parameterization a stepwise backwards model selection procedure was used to

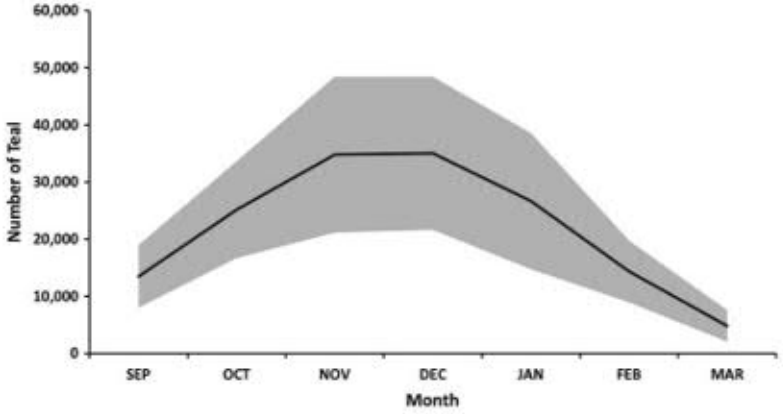


Figure 3. Mean number of teal present per month in Camargue during winter. The grey area shows the mean ± 1 SD; n=47 (March counts) to 54 (January counts) years.

gradually remove non-significant terms. The statistical analyses were conducted with Statistica 10.0 (Statsoft 2011).

Results

The best model to explain changes in annual abundance of teal in March relative to numbers in December only retained an effect of year, showing a significant linear increase over the years ($Logit_{(Teal\ abundance)} = -43.622 + 0.0021$ Year; $F_{1,43} = 10.50$; $r^2 = 0.196$; $p = 0.0023$; Table 1, Fig. 4).

The best model to explain changes in annual abundance of teal in February relative to numbers in December only retained an effect of hunting ($F_{1,46} = 10.55$; $r^2 = 0.19$; $p = 0.0022$; Table 1). The relative abundance of teal in March compared to December was 0.39 (± 0.03, n=34 years) before the ban on February hunting, and 0.59 (± 0.05, n=14 years) after hunting ceased in 2002 – an increase of 1.5 times (Fig. 4).

March abundance of teal was correlated with February abundance (within-year correlation: $r^2 = 0.29$, $p = 0.0002$).

Table 1. Summary of the backwards stepwise model selection process for abundance of teal in Camargue in February or in March relative to December numbers of the same winter. For each variable its partial F and p values upon removal are indicated, as well as the order in which each variable was removed from the initial full model (1 = first removed). The variable kept in the final model is indicated in bold. See text for description of the variables.

	Models for February abundance of teal			
Variable	F	p-value	df	Order removed
Year × Hunting	0.0430	0.8369	1	1
Year	0.0122	0.9125	1	2
February abundance year n-1	0.0924	0.7627	1	3
Hunting	**10.5533**	**0.0022**	**1**	**not removed**
	Models for March abundance of teal			
Variable	F	p-value	df	Order removed
Year × Hunting	0.4437	0.5103	1	1
Hunting	0.1942	0.6624	1	2
March abundance year n-1	0.7626	0.3888	1	3
Year	**10.5006**	**0.0023**	**1**	**not removed**

Discussion

The present results show an increase in the use of the Camargue by teal in late winter, with the numbers of individuals present during February compared to the annual December peak numbers being 1.5 times greater over the period 2003–2019 than the period 1964–2001, and a more gradual increase for March data. Interestingly, for February such change occurred in a stepwise manner after hunting was completely banned during that month. As such, this result supports the hypothesis that a cessation of hunting lead to a greater use of the region by waterfowl during that crucial part of the year that is the beginning of spring migration. In March the mean abundance was lower and more variable, and only a gradual increase over the years was recorded.

Indeed, the explanatory power of our final models was low (r^2 values around 0.2), indicating that other factors contribute to drive the abundance of teal in the Camargue during late winter. Although the European population size of teal has clearly increased over the last decades (Wetlands International 2017) this is unlikely to explain the observed pattern, which is an increase in the proportional number of teal in February or March compared to December numbers of the same winter, not straight bird numbers. Climate warming and changes in agricultural practices may have made the Camargue more attractive to waterfowl than it was in the past (Guillemain et al. 2010, 2015), which may have contributed to greater abundance of teal during late winter. Climate warming alone is however unlikely to explain the pattern observed, because it is actually expected to cause earlier spring migration departure and earlier arriving on breeding grounds in birds, as documented by Lehikoinen and Sparks (2010) for birds in Europe and similarly for green-winged teal *Anas carolinensis* in North America (Schummer et al. 2017), while the opposite was recorded here.

As explained in the methods, the aerial surveys covered all areas where teal could be present during the day in the Camargue delta, so the observed results are not a mere local redistribution from alternative local habitats. That the best model for teal abundance in February only retained an effect of hunting ban provides support for that the change in legislation was followed by greater local abundance. Currently,

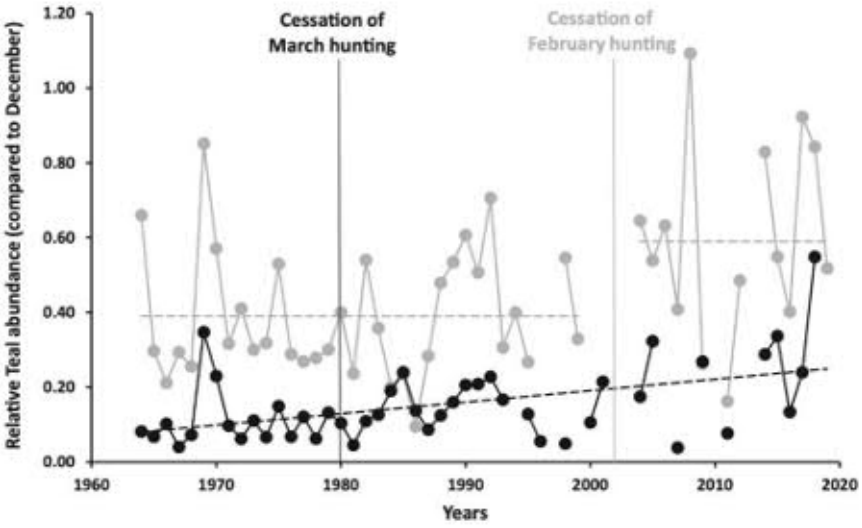


Figure 4. Changes in the relative abundance of teal in Camargue during March (black dots and lines) and during February (grey) compared to previous December numbers. The dotted lines show the best fitting models: a gradual increase over years for March data, a step increase after hunting got banned for February data (proportions are presented here to ease reading, but analyses were performed on logit-transformed data, see text).

we cannot assess which teal are increasingly using the Camargue during late winter; these could be the local wintering teal lengthening their stay, or birds coming north from the south-west (e.g. in Spain) increasingly using the area as a migration stopover. Both of these non-mutually exclusive hypotheses would be made possible by the safer current conditions allowing an efficient use of the existing local food resources, now that there is no hunting during these months. However, teal have been ringed in large numbers in the area since the 1950s and continue to be so. A companion study will compare monthly turnover rates during February and March over the years (see the existing turnover rate and stopover duration estimates in teal from ringing data in Pradel et al. 1997, Choquet et al. 2013), and assess whether the observed pattern results from an extended stay of the wintering birds, or an increase in the late winter stopovers. The positive correlation between March and February abundances recorded here may support that there is an extended stay of the ducks during late winter, although the modest r^2 value indicates there are other factors at play. In parallel, the analysis of the ringing data may allow for testing of an alternative hypothesis that the increased numbers of birds in February simply result from late winter birds no longer being harvested and being taken out from the population. Accordingly, the hypothesis would predict that an increase in teal survival rates should be observed over the last 70 years.

The current results are in line with the conclusions of the IPBES that human harvest and its associated consequences (management of hunting habitat, disturbance, etc.) are still currently a major driver of wildlife abundance and distribution, despite other large-scale environmental changes (IPBES 2019). The results for March are less conclusive, because hunting ban was not retained in the best model. However, during that month too a greater abundance is currently recorded compared to what it was in the past, and the cessation of March hunting may have contributed to increased teal abundance in March.

The most likely hypothesis to explain the current patterns in numbers is therefore that the cessation of hunting has allowed a greater use of local habitats by teal, especially in February, permitting birds to access the food resources that were available in the Camargue but hardly accessible when disturbance was too high (Tamisier and Dehorter 1999, Brochet et al. 2009).

The disturbance effect of hunting on waterbird habitat use has long been demonstrated: the creation of new hunting reserves usually leads to increases in local waterfowl numbers (Bellrose 1954, Madsen and Fox 1995, Madsen 1998, Guillemain et al. 2002, Tamisier et al. 2003, Fox and Madsen 2017; in Camargue: Mathevet and Tamisier 2002), although this may be restricted to the protected areas themselves (Väänänen 2001, Brochet et al. 2009). Intermittent hunting periods have also been shown to translate into successive phases of concentration of birds into reserves versus hunted areas locally (Cox and Afton 1997). The shortening of the hunting season in France over the last 65 years constitutes a unique natural experiment on the consequences of hunting for habitat use by spring migrating ducks. The present results also support the hypothesis of Tamisier and Dehorter (1999) that the number of birds in the Camargue is limited by local hunting pressure, at least for these months of the winter. That such an increase is particularly evident for February can be explained by the flux of individuals over the Camargue likely being large during February, which corresponds to the beginning of spring migration (Guillemain et al. 2006), while the passage of teal has already largely faded during March in southern France.

The present results have obvious consequences in supporting current European policy of banning hunting at the onset of spring migration. Indeed, this allows a greater use of

the habitats by migratory individuals at the beginning of the migration episode (a 50% increase). The current results also have habitat management implications: the Camargue now has a growing responsibility towards birds during late winter, as it hosts increasing numbers of individuals when they prepare for migration and the coming breeding season. Earlier studies suggested a positive link between the body condition of teal during late winter and their subsequent breeding success (Tamisier and Dehorter 1999, Guillemain et al. 2008, see also the effect of spring hunting on goose body condition in Mainguy et al. 2002). The safer prolonged access to the Camargue during late winter may translate into a more efficient use of existing feeding grounds and food stocks, hence have positive impacts onto population dynamics (Madsen and Fox 1997). It is therefore the responsibility of the local land managers to provide adequate foraging conditions to teal during February and March. It is a common practice that Camargue hunting grounds are drained after the end of the season, either for agricultural purposes (e.g. ricefields, Niang et al. 2016) or to dry natural marshes in order to prevent colonisation by exotic weeds and/or promote mineralisation of the sediment (Vallecillo et al. 2019). The current results however suggest that some wetlands should also continue to be managed in a suitable way that follows the natural rainfall regime, allowing parts of these areas to remain flooded for one to two months after the closure of the hunting season and providing a mosaic of habitats to suit the various water needs of wildlife during late winter, including species whose hunting is no longer practiced during such periods.

Acknowledgements – We would like to thank Jean-Yves Mondain-Monval for providing information regarding the closure dates of the hunting seasons, and Tony Fox for useful exchanges. We thank Loïc Willm for Figure 2. We acknowledge the help of Jón Einar Jónsson, Rick Kaminski and Michael Schummer for their constructive comments on a former version of the manuscript.
Funding – David Vallecillo's PhD is funded by a grant from the Fondation François Sommer, and Emilienne Grzegorczyk's PhD by a doctoral contract from the Office Français de la Biodiversité.

Data availability statement

Data can be requested through Jocelyn Champagnon at Tour du Valat (champagnon@tourduvalat.org).

References

Arzel, C. et al. 2009. A flyway perspective on food resource abundance in a long-distance migrant, the Eurasian teal *Anas crecca*. – J. Ornithol. 150: 61–73.
Aubry, P. et al. 2016. Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. Saison 2013–2014. Résultats Nationaux. – Faune Sauvage 310: I–VIII.
Batt, B. D. J. et al. 1992. Ecology and management of breeding waterfowl. – Univ. of Minnesota Press.
Bellrose, F. C. 1954. The value of waterfowl refuges in Illinois. – J. Wildl. Manage. 18: 160–169.
Brochet, A. L. et al. 2009. Marsh management, reserve creation, hunting periods and carrying capacity for wintering ducks and coots. – Biodivers. Conserv. 18: 1879–1894.
Champagnon, J. et al. 2013. Assessing the genetic impact of massive restocking on wild mallard. – Anim. Conserv. 16: 295–305.
Choquet, R. et al. 2013. Estimating stop over duration in the presence of trap-effects. – Ecol. Model. 250: 111–118.
Cox, R. R. and Afton, A. D. 1997. Use of habitats by female northern pintails wintering in southwestern Louisiana. – J. Wildl. Manage. 61: 435–443.
Dalby, L. 2013. Waterfowl, duck distributions and a changing climate. – PhD thesis, Aarhus Univ.
Davis, J. B. et al. 2014. Habitat and resource use by waterfowl in the Northern Hemisphere in autumn and winter. – Wildfowl Spec. Issue 4: 17–69.
Dervieux, A. et al. 1980. Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. – Rev. Ecol. 34: 69–99.
Elmberg, J. et al. 2005. Early breeding teal *Anas crecca* use the best lakes and have the highest reproductive success. – Ann. Zool. Fenn. 42: 37–43.
European Commission 2008. Guidance document on hunting under Council Directive 79/409/EEC on the conservation of wild birds 'The Birds Directive'. – <https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/hunting/docs/hunting_guide_en.pdf>.
Fox, A. D. and Madsen, J. 2017. Threatened species to super-abundance: the unexpected international implications of successful goose conservation. – Ambio 46: S179–S187.
Guillemain, M. and Elmberg, J. 2014. The teal. – T. & A.D. Poyser.
Guillemain, M. et al. 2002. The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. – Biol. Conserv. 103: 183–198.
Guillemain, M. et al. 2006. Spring migration dates of teal ringed in the Camargue, southern France. – Wildl. Biol. 12: 163–170.
Guillemain, M. et al. 2008. The income–capital breeding dichotomy revisited: late winter body condition is related to breeding success in an income breeder. – Ibis 150: 172–176.
Guillemain, M. et al. 2010. Wintering French mallard and teal are heavier and in better body condition than 30 years ago: effects of a changing environment? – Ambio 39: 170–180.
Guillemain, M. et al. 2013. Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we not know? – Wildl. Biol. 19: 404–419.
Guillemain, M. et al. 2015. Disentangling the drivers of changes in common teal migration phenology over 50 years: land use vs climate change effects. – J. Ornithol. 156: 647–655.
Guillemain, M. et al. 2016. Duck hunting bag estimates for the 2013/14 season in France. – Wildfowl 66: 126–141.
Hamdi, N. et al. 2012. Ecological diagnosis of the Ichkeul National Park (Tunisia) after dam building: the case of waterbirds. – Rev. Ecol. 67: 41–54.
Hémery, G. et al. 1979. Distribution géographique, importance et évolution numériques des effectifs d'anatidés et de foulques hivernant en France (janvier 1967 à 1976). – Bull. Mens. ONC Mai. 79: 5–91.
IPBES 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. – Díaz, S. et al. (eds). IPBES Secretariat, Bonn, <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>.
Kokko, H. 2001. Optimal and suboptimal use of compensatory responses to harvesting: timing of hunting as an example. – Wildl. Biol. 7: 141–150.
Lehikoinen, E. and Sparks, T. H. 2010. Changes in migration. – In: Møller, A. P. et al. (eds), Effects of climate change on birds. Oxford Univ. Press, pp. 89–112.
Lindström, Å. and Piersma, T. 1993. Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined. – Ibis 135: 70–78.

Madsen, J. 1998. Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. – J. Appl. Ecol. 35: 398–417.
Madsen, J. and Fox, A. D. 1995. Impacts of hunting disturbance in waterbirds – a review. – Wildl. Biol. 1: 193–207.
Madsen, J. and Fox, A. D. 1997. The impact of hunting disturbance on waterbird populations – the concept of flyway networks of disturbance-free areas. – Gibier Faune Sauvage 14: 201–209.
Mainguy, J. et al. 2002. Are body condition and reproductive effort in laying greater snow geese affected by the spring hunt? – Condor 104: 156–161.
Mathevet, R. and Tamisier, A. 2002. Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). – Biodivers. Conserv. 11: 509–519.
McLandress, M. R. and Raveling, D. 1981. Changes in diet and body composition of Canada geese before spring migration. – Auk 98: 65–79.
Meehan, T. D. et al. 2021. Half-century winter duck abundance and temperature trends in the Mississippi and Atlantic flyways. – J. Wildl. Manage. 85: 713–722.
Niang, A. et al. 2016. A cost-benefit analysis of rice field winter flooding for conservation purposes in Camargue, southern France. – Agric. Ecosyst. Environ. 231: 193–205.
Notaro, M. et al. 2016. Projected influences of changes in weather severity on autumn–winter distributions of dabbling ducks in the Mississippi and Atlantic flyways during the twenty-first century. – PLoS One 11: e0167506.
Pearse, A. T. et al. 2008. Estimation and correction of visibility bias in aerial surveys of wintering ducks. – J. Wildl. Manage. 72: 808–813.
Pearse, A. T. et al. 2012. Local and landscape associations between wintering dabbling ducks and wetland complexes in Mississippi. – Wetlands 32: 859–869.
Perry, M. C. and Deller, A. S. 1996. Review of factors affecting the distribution and abundance of waterfowl in shallow-water habitats of Chesapeake Bay. – Estuaries 19: 272–278.
Pradel, R. et al. 1997. Individual turnover among wintering teal in Camargue: a mark–recapture study. – J. Wildl. Manage. 61: 816–821.
Ridgill, S. C. and Fox, A. D. 1990. Cold weather movements of waterfowl in western Europe. IWRB Special Publication 13. – IWRB.
Schmaltz, L. et al. 2020. Comptage des oiseaux d'eau à la mi-janvier en France. Résultats 2020 du comptage Wetlands International. – LPO BirdLife France – Service Connaissance, Wetlands International, Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire.
Schummer, M. L. et al. 2010. Weather-related indices of autumn–winter dabbling duck abundance in middle North America. – J. Wildl. Manage. 74: 94–101.
Schummer, M. L. et al. 2017. Long-term trends in weather severity indices for dabbling ducks in eastern North America. – Wildl. Soc. Bull. 41: 615–623.
StatSoft 2011. STATISTICA (logiciel d'analyse des données), ver. 10. – <www.statsoft.fr>.
Straub, J. N. et al. 2012. Wetland food resources for spring-migrating ducks in the Upper Mississippi River and Great Lakes Region. – J. Wildl. Manage. 76: 768–777.
Tamisier, A. and Dehorter, O. 1999. Camargue, canards et foulques – fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. – Centre Ornithologique du Gard.
Tamisier, A. et al. 2003. Effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau. Revue de littérature. – Rev. Ecol. 58: 435–449.
Väänänen, V. M. 2001. Hunting disturbance and the timing of autumn migration in *Anas* species. – Wildl. Biol. 7: 3–9.
Vallecillo, D. et al. 2019. Expériences de gestion cynégétique innovantes en Camargue: des pistes pour la chasse au gibier d'eau de demain? – Faune Sauvage 323: 33–39.
Vallecillo, D. et al. 2021. Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. – Ecol. Evol. 11: 2249–2260.
Warton, D. I. and Hui, F. K. C. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. – Ecology 92: 3–10.
Wetlands International 2017. Flyway trend analyses based on data from the African–Eurasian Waterbird Census from the period of 1967–2015. – Wetlands International, <iwc.wetlands.org/index.php/aewatrends>.
Williams, B. K. et al. 2002. Analysis and management of animal populations. – Academic Press.

Appendix 1. Completion of the aerial waterfowl surveys. Surveys were done monthly from September to March, 1964–2019; a cross in the cell indicates a missing count.

Season	SEP	OCT	NOV	DEC	JAN	FEB	MAR
1964–1965							
1965–1966							
1966–1967							
1967–1968	X						
1968–1969							
1969–1970							
1970–1971							
1971–1972							
1972–1973							
1973–1974							
1974–1975							
1975–1976							
1976–1977							
1977–1978							
1978–1979							
1979–1980							
1980–1981							
1981–1982							
1982–1983							
1983–1984							
1984–1985							
1985–1986							
1986–1987							
1987–1988							
1988–1989							
1989–1990							
1990–1991							
1991–1992							
1992–1993							
1993–1994							
1994–1995							X
1995–1996	X						
1996–1997	X	X				X	
1997–1998				X			
1998–1999							
1999–1900							X
2000–2001						X	
2001–2002						X	
2002–2003	X	X	X	X	X	X	X
2003–2004	X	X	X	X			
2004–2005			X				
2005–2006		X					
2006–2007							X
2007–2008							
2008–2009							X
2009–2010							
2010–2011		X	X	X			X
2011–2012	X				X		
2012–2013	X	X					X
2013–2014		X	X	X			X
2014–2015							
2015–2016							
2016–2017							
2017–2018	X	X	X				
2018–2019							
2019–2020							X

4 Discussion et perspectives

4.1 Remarques générales

L'objectif principal de mon travail de thèse peut être résumé par deux questions :

- Comment peut-on améliorer l'usage et le cadre de validité des données de comptage d'espèces grégaires ?
- Comment utiliser ces données pour améliorer nos connaissances sur la dynamique spatio-temporelle de la faune sauvage ?

Ces questions sont très vastes et y répondre pourrait constituer le travail de recherche de plus d'une vie. Cette thèse n'avait pas pour but d'explorer l'ensemble des erreurs associées aux données de comptage (comme par exemple le développement d'un modèle statistique permettant d'estimer l'erreur d'identification des espèces), mais de se focaliser sur certaines erreurs importantes dans le cas des comptages d'espèces grégaires pour mieux comprendre leurs dynamiques spatio-temporelles. Les travaux réalisés pendant ces trois années de thèse ont permis d'évaluer, de quantifier et de prendre en compte l'influence d'erreurs de comptage (erreur d'estimation des groupes et probabilité de détection) dans le cadre d'espèces grégaires. Ces travaux de statistiques appliquées ont permis de révéler les déterminants écologiques des variations d'abondance dans le temps et l'espace d'une espèce de canard en Camargue, la Sarcelle d'hiver. Ces déterminants auraient sans doute été indétectés ou sous-estimés sans la considération de ces erreurs dans l'analyse. Dans cette discussion générale, j'aborderai les apports méthodologiques - que ce soit lors de la mise en place d'un protocole de comptage ou d'un développement statistique - et écologiques des articles présentés dans les sections précédentes. J'expliquerai les implications potentielles en termes de gestion que peuvent avoir les résultats présentés dans les deux sections de la thèse. J'en tirerai des conclusions et proposerai des perspectives de recherche pour l'avenir.

4.2 Collecte et analyse des données de comptage

4.2.1 Développement de nouvelles méthodes de comptage et optimisation des protocoles de suivi

Dans un premier temps nous avons souhaité comprendre l'influence des erreurs d'estimation (**Article 1**) et de détection (**Article 3**) des groupes d'individus sur la précision des estimations d'abondance, afin d'améliorer les protocoles et méthodes de comptage d'espèces grégaires. Ces études ont été réalisées en utilisant des données (1) expérimentales pour se

rapprocher le plus possible des conditions observées sur le terrain et (2) de simulations afin d'évaluer les biais d'estimation car les vraies valeurs des paramètres peuvent ainsi être prédéfinies dans les données de test.

Nous avons montré dans l'**Article 1** que dans des conditions de terrain réalistes (données empiriques d'estimation de la taille des groupes) où l'identité des observateurs change dans le temps et dans l'espace en fonction de plusieurs scénarios (données de simulation), les estimations de la taille et de la tendance des populations d'animaux grégaires sont suffisamment biaisées (dans la majorité des cas sous-estimées) pour induire des erreurs de classification concernant le statut de conservation. En effet, dans plus de 60 % des cas les populations diminuent plus vite que les estimations des tendances à partir des données de comptage d'animaux grégaires. Ces erreurs entrainent un coût écologique du fait de l'inaction par une prise de décision politique qui intervient trop tard et qui n'est sans doute pas assez conservative (mesures de gestion non appropriées). De plus, les changements successifs d'observateurs au fil du temps induisent un coût économique supplémentaire car ils réduisent notre capacité à estimer avec précision une tendance donnée et augmentent le nombre d'années de suivi nécessaires pour détecter adéquatement la tendance.

L'**Article 3** nous a permis de démontrer qu'il est techniquement possible, et pertinent d'un point de vue de la précision des estimations, de passer à une méthode de comptage dite quasi-exhaustive sur une vaste zone à une procédure d'échantillonnage par distance de détection dans le cadre des comptages d'espèces grégaires. Malgré un coup économique supplémentaire, mais raisonnable dans le cadre des comptages en Camargue, un changement de méthode permettrait d'obtenir une précision de l'estimation d'abondance tout en prenant en compte la détection des groupes d'individus. Si l'objectif est l'obtention de valeurs d'abondance précises pour quantifier les changements de taille de la communauté d'oiseaux d'eau afin de mettre en place des outils de gestion adaptées, l'échantillonnage par distance de détection pourrait fournir la précision nécessaire pour y parvenir. Cependant, cet objectif ne rentre pas en considération dans les objectifs des programmes de suivi nationaux et internationaux qui se focalisent sur les changements de tailles de populations par espèce. En effet, estimer l'abondance globale de l'ensemble des oiseaux d'eau sur une zone humide comme la Camargue permet de répondre à des questions locales, comme par exemple de la part de chasseurs qui s'interrogent sur l'abondance des canards en général. Outre cette incapacité à estimer les effectifs par espèce, cette approche reste également discutable car on additionne des espèces à l'écologie très différente (migratrices vs. sédentaires, ou encore canards plongeurs vs. canards

de surface). Les premières simulations qui visaient à mesurer le biais et la précision des estimations d'abondance de la Sarcelle d'hiver par distance sampling au sein du delta ne sont pas concluantes. Même pour cette espèce qui compose une grande proportion de la communauté totale au milieu de l'hiver, la procédure d'échantillonnage par distance de détection a donné des résultats biaisés, avec une forte surestimation des effectifs totaux (≈ 80 000 au lieu de 40 000 individus) : en effet, il peut y avoir à la fois de très grands et de très petits groupe chez cette espèces, beaucoup de petits groupes restant non détectés, de sorte que l'extrapolation s'appuie surtout sur les plus grands groupes et est donc biaisée. Des analyses supplémentaires devront être effectuées pour démontrer la capacité de cette méthode à estimer précisément l'abondance de chaque espèce dans le delta, concernant notamment l'effet de la taille du groupe sur les fonctions de détection. Nous supposons que lors d'un véritable suivi, les petits groupes de Sarcelles seront plus facilement détectés car ils seront à proximité ou au sein de groupes multi-espèces beaucoup plus grands, et donc plus détectables. La détection spécifique des sarcelles dépendra alors de la capacité de l'observateur à les distinguer parmi les individus d'autres espèces. On entre alors dans un nouveau questionnement relatif aux erreurs de détermination d'espèces, qui constitue une perspective importante de recherche pour des familles d'oiseaux comme les anatidés, composées de nombreuses espèces très différentes (Schaefer et al. 2015).

Ces travaux confirment en tous cas qu'afin de prendre les bonnes décisions de gestion, les estimations d'abondance doivent être basées sur des données de comptage de la meilleure qualité possible (i.e. maximiser la précision et minimiser les biais des estimations d'abondance). L'amélioration des données de comptage peut passer par (1) le développement de nouvelles méthodes de comptage et/ou (2) l'optimisation du protocole de suivi.

(1) Les méthodes alternatives basées sur l'imagerie pour compter les animaux ont gagné du terrain au cours des dernières décennies (Hodgson et al. 2018; Lyons et al. 2019; Akçay et al. 2020), et plus particulièrement avec les logiciels automatisés (Chabot and Francis 2016; Hollings et al. 2018). Les drones ont par exemple été utilisés lors de suivis de grands mammifères terrestres (Éléphant de savane *Loxodonta africana*, Vermeulen et al., 2013), de mammifères aquatiques (Orque *Orcinus orca*, Durban et al., 2015) et des oiseaux (Oie des neiges *Anser caerulescens*, Chabot, 2009). Cependant, les logiciels automatisés fonctionnent dans certaines conditions particulières et sont généralement biaisés et connus pour échouer dans plusieurs situations (Chabot and Francis 2016; Hollings et al. 2018), même si des améliorations considérables sont en cours (González-Villa and Cruz 2020). En effet, des améliorations doivent encore être apportées à l'utilisation des données de télédétection afin de résoudre

entièrement les biais de comptage d'animaux, comme par exemple l'estimation du nombre d'individus dans un groupe, et d'accroître la rentabilité de la surveillance des populations d'animaux sauvages. Par exemple, récemment, des méthodes basées sur la télédétection ont été utilisées pour surmonter les défis liés au faible contraste et à la forte variation entre les individus (Afán et al. 2018; Chabot et al. 2018). McKellar et al. (2021) ont montré qu'une approche par drone à double caméra, visible et thermique, est efficace pour l'étude de cinq espèces d'oiseaux des marais dans huit colonies de la Saskatchewan, au Canada. Les deux types d'imagerie se sont avérés très complémentaires, car les signatures thermiques ont aidé à détecter les individus qui n'étaient pas facilement repérables sur l'imagerie visible, tandis que l'imagerie visible a permis d'identifier les espèces. De plus, une évaluation du dérangement lors des suivis par le drone n'a révélé aucune preuve significative de perturbation, laquelle est plus importante lors des suivis terrestres (McKellar et al. 2021). Les drones équipés de caméras thermiques peuvent également être utilisés pour surveiller les populations d'animaux sauvages de nuit (Ireland et al. 2019). Les développements technologiques continus dans l'analyse des données de télédétection pour les études de population, y compris l'avancement des algorithmes, le croisement des logiciels et des technologies d'autres disciplines, et l'amélioration de la disponibilité, de l'accessibilité, du coût et de la résolution des données (Anderson and Gaston 2013), permettront de surmonter de nombreux problèmes et biais rencontrés lors des comptages d'animaux. En particulier, l'utilisation du deep learning et plus généralement de l'intelligence artificielle devraient peu à peu résoudre les problèmes d'identification des individus (estimation de la taille des groupes et reconnaissance des espèces) (Akçay et al. 2020).

(2) Ces résultats peuvent aider à concevoir de futurs protocoles de comptage dans le but de trouver le meilleur compromis entre une haute précision (**Article 1** : minimiser les changements temporels des observateurs pour maximiser la précision de l'estimation de la tendance ; **Article 3** : mettre en place un protocole d'échantillonnage par distance de détection avec un effort d'échantillonnage satisfaisant pour les espèces grégaires), le rapport coût-efficacité (**Article 1** : minimiser les changements temporels des observateurs pour obtenir une puissance statistique élevée et diminuer la période de suivi ; **Article 3** : définir un effort d'échantillonnage suffisant pour estimer la taille de la population avec précision et pouvoir détecter un changement tout en minimisant les coûts économiques et environnementaux), et la faisabilité logistique (**Article 1** : les changements temporels des observateurs sont inhérents au suivi des populations ; **Article 3** : présence de deux observateurs nécessaire). Ce compromis doit être adapté à l'espèce en question (Ficetola et al. 2018), par exemple en raison de son

caractère grégaire et de la difficulté conséquente à être dénombrée, aux objectifs de gestion (Lindenmayer and Likens 2009; McDonald-Madden et al. 2010), et adapté à la période de temps pour correspondre à celles utilisées dans les schémas de conservation, tels que les critères de l'UICN, tout en obtenant une puissance statistique élevée (White 2019). Lorsqu'un changement de méthode de comptage est possible et nécessaire pour améliorer ce compromis, nous recommandons à tout gestionnaire de passer par une phase de simulation préliminaire, comme nous l'avons fait dans l'**Article 3**. Sans une telle planification, le risque est grand de dépenser les ressources sur des suivis inefficaces et inefficients (Reid 2001). Il est également important de se poser la question de l'interopérabilité entre les résultats des différentes méthodes, au risque de perdre de longues séries temporelles lors de changements de protocoles. La simulation devrait être utilisée plus souvent lors de la conception des programmes de suivis. En simulant les évolutions de populations à l'aide de taux de détection connus et de biais associés à différentes méthodes d'échantillonnage, nous pouvons évaluer la puissance statistique et comparer la capacité des protocoles à détecter des tendances ou des tailles de population prédéterminées. Par exemple Münzbergová & Ehrlén (2005) ont utilisé la simulation pour évaluer l'efficacité de différentes méthodes de collecte de données, échantillonnage par parcelles vs. échantillonnage d'un nombre égal d'individus par stade, pour les modèles démographiques. De cette façon nous pourrions classer la précision et le biais de chaque méthode et identifier le protocole ou la méthode la plus rentable, si le coût de chaque méthode est connu (Nichols et al. 2008). Il est clair que les aspects économiques doivent également être considérés dans la conception des protocoles d'échantillonnage (Campbell et al. 2004). La prise en compte des coûts est importante pour de nombreuses questions de gestion, allant des questions locales telles que le contrôle des espèces introduites (comme par exemple le Cygne tuberculé en Amérique du Nord, Ellis & Elphick, 2007; ou encore l'Érismature rousse *Oxyura jamaicensis* au Royaume-Uni, G. C. Smith et al., 2005), aux questions mondiales d'allocation des ressources en conservation (Wilson et al. 2006). La capacité des simulations à comparer directement les méthodes en termes monétaires et biologiques est particulièrement utile en écologie appliquée, où l'objectif n'est pas seulement de générer des connaissances, mais aussi d'aider les gestionnaires à prendre des décisions sur la meilleure façon de gérer des ressources limitées et prioriser les actions de conservation les plus pertinentes.

4.2.2 Développement d'analyses statistiques

Lorsque ces améliorations ne sont pas possibles parce que le développement d'outils n'est pas encore finalisé ou qu'une optimisation du protocole et un changement de méthode

sont difficiles à mettre en place sur le terrain (budgets financiers ou logistiques limités), il est alors possible d'utiliser et combiner les informations disponibles pour améliorer notre connaissance de la dynamique des populations afin de répondre au mieux aux différents objectifs des programmes de suivis de la faune sauvage. En effet, la collecte de données permettant de tenir compte des erreurs de comptage telles que la détection imparfaite des individus, par le développement récent de méthodes de comptage et d'analyses statistiques, n'est pas toujours simple et souvent difficile à appliquer sur le terrain. Lorsque les contraintes logistiques sont trop fortes pour mettre en place un protocole qui tienne compte de la détectabilité des individus (par exemple un protocole à visite multiples comme dans le cadre des modèles *N*-mixture, voir Royle 2004), l'utilisation combinée des données issues de protocoles différents peut permettre d' inférer de manière robuste la dynamique des populations et ainsi prendre les mesures de conservation appropriées. Par exemple, de nombreux programmes de suivis ne s'appuient pas sur des protocoles mettant en œuvre des visites répétées comme les programmes de suivi historiques ou les programmes de science citoyenne (Tingley and Beissinger 2009; Zipkin and Saunders 2018). Pour cette raison, dans un second temps (**Article 2**), dans le but d'améliorer l'estimation de l'abondance d'espèces grégaires, nous avons développé une méthode permettant d'intégrer des données provenant de deux protocoles de comptage différents (aérien et terrestre). Cette approche nous a permis de tirer parti du maximum de données collectées à différentes échelles spatiales, qui fournissent des informations supplémentaires et font écho aux outils de modélisation qui ont récemment émergé afin d'estimer les distributions (modèles intégrés, Miller et al. 2019; Isaac et al. 2020) et les paramètres démographiques d'espèces (Schaub and Abadi 2011). L'objectif principal des modèles intégrés est d'améliorer la précision des indicateurs écologiques (Fletcher Jr et al. 2019; Zipkin et al. 2019). Par exemple, Lauret et al. (2021) utilisent une approche qui combine deux ensembles de données (protocoles de suivis en avion et en bateau) dans un modèle intégré d'occupation à visite unique pour estimer la distribution du grand dauphin (*Tursiops truncatus*) dans le nord-ouest de la Méditerranée. Également, des modèles de population intégrés ont été utilisés pour identifier les paramètres démographiques critiques chez le Petit fuligule (*Aythya affinis*), ou prioriser la gestion de certains habitats du canard pilet en Amérique du Nord (Arnold et al. 2018). La combinaison des données en approches intégrées a un avenir certain en recherche écologique, car une quantité croissante de différents types de données sur la biodiversité deviennent disponibles (Isaac et al. 2020). Dans ce contexte, Miller et al. (2019) ont encouragé de nouveaux développements de méthodes mélangeant des ensembles de données standardisées et non standardisées.

4.2.3 Quelles perspectives pour les méthodes de comptage et l'analyse de leurs données ?

Les paragraphes précédents, qui discutent des 3 premiers articles, mettent l'accent sur le fait que ce travail de thèse est un travail de recherche appliqué, dans le sens où il pourrait permettre de faire évoluer le système et le protocole actuel de comptage des oiseaux d'eau, ou encore de reconsidérer la manière selon laquelle sont utilisées les valeurs estimées des tendances de populations en biologie de la conservation. Plus généralement, les applications d'un travail de recherche obligent souvent les écologues à adapter les méthodes disponibles aux problèmes rencontrés et aux données disponibles, plutôt que de chercher des systèmes d'étude idéalisés qui répondent aux besoins des méthodes d'analyses statistique (comme par exemple des tailles d'échantillon trop importantes et impossibles à mettre en place sur le terrain dans le cadre d'utilisation des modèles *N*-mixture ; Gomez et al. (2018)). Trois aspects relatifs à l'échantillonnage sont importants à prendre en considération lors de l'application d'une méthode de comptage et/ou de l'analyses des données de comptage : (1) les biais dans les données de comptage sont omniprésents, de la même manière qu'un modèle statistique le sera aussi ; (2) les postulats des analyses statistiques doivent être connus et, idéalement, respectés ; (3) les conclusions tirées d'une population échantillonnée doivent être évoquées avec prudence lorsque cette population échantillonnée n'est pas représentative de la population cible. Bien sûr, les points énumérés ne sont pas nouveaux et sont bien connus des écologues (Clark 2007; Zuur et al. 2007), mais les réalités de la collecte de données de comptage entraînent dans la plupart des cas des compromis, même lorsque la rigueur scientifique est de première importance chez le chercheur. En effet, les biais de comptage ne sont pas toujours éliminés ou identifiés, même si des solutions analytiques existent (comme par exemple intégrer un effet observateur); les postulats ne sont souvent pas respectés (par exemple en raison des contraintes propres à la biologie d'une espèce, comme les espèces grégaires qui ne sont pas réparties aléatoirement) ; et finalement les populations ne sont presque jamais prises en compte dans leur ensemble car les ressources financières des écologues sont limitées. Cependant, à l'instar des travaux réalisés dans cette thèse (les limites des approches développées sont discutées dans les articles), décider qu'une étude ne doit pas être réalisée en raison de ces problèmes est souvent inacceptable pour les gestionnaires qui recherchent des informations et prendront de toute façon des décisions.

Dans ces circonstances, une question importante se pose concernant la manière de procéder pour les écologues appliqués. Si certains postulats d'une analyse sont violés, faut-il tout de même améliorer les estimations d'abondance en utilisant des méthodes qui traitent les

biais de comptage, par exemple l'échantillonnage par distance de détection, ou traiter les comptages bruts comme un indice populationnel en expliquant bien leurs limites ? Le choix repose en fait sur les conséquences des biais de comptage sur la compréhension de la dynamique de la population, et donc sur la prise de décision. Si les biais entrainent une compréhension erronée, par exemple de la tendance de la population, laquelle provoque une mauvaise décision de gestion, il est important de les prendre en compte. L'objectif est alors d'identifier et intégrer les biais les plus importants en fonction de la situation (par exemple l'estimation des groupes d'individus dans le cadre des comptages d'espèces grégaires, comme cela a été fait par Tamisier & Dehorter (1999) lors des comptages diurnes de canards hivernant en Camargue), tout en gardant une représentation simplifiée du système étudié, qui est le propre d'un modèle statistique (principe de parcimonie) (McKelvey et al. 2008). Si des biais importants conduisent à des comptages de population erronés, mais que les comptages classent les espèces en fonction de leur statut de conservation de manière assez précise (comme cela semble être le cas pour les comptages d'oiseaux nicheurs non marins au Royaume-Uni, qui ne prennent pas en compte la probabilité de détection ; Newson et al. 2008), il est beaucoup moins important de prendre en considération ces biais que lorsque des méthodes de comptage et d'analyses biaisées influencent le patron écologique de telle sorte que les actions de gestion menées ne sont pas appropriées (MacSwiney et al. 2008).

Il est important de poursuivre les recherches sur les données de comptage en améliorant les connaissances quantitatives sur leur fiabilité et leur précision, afin d'identifier les limitations méthodologiques les plus susceptibles de compromettre les politiques de protection de la faune sauvage. Sans ces poursuites des travaux de recherche sur les données de comptage, il est difficile de savoir quand les problèmes sont susceptibles d'être si graves que les études doivent être abandonnée jusqu'à l'apparition d'une meilleure méthode. Sanz-Pérez et al. (2020) ont testé le rôle de la détectabilité pour l'estimation des tendances de populations pour 30 espèces d'oiseaux dans un contexte de terres agricoles méditerranéennes ouvertes, et ont montré que les tendances estimées étaient biaisées (sous-estimation) pour 13 espèces d'oiseaux. Cette étude met en avant l'importance de mettre en place une méthode d'échantillonnage par distance de détection pour ces 13 espèces afin de prendre en compte le biais de détection lors de l'estimation des tendances. Des études comme celle-ci ou celle présentée dans l'**Article 1** sont importantes en biologie de la conservation, car la non prise en compte des biais importants pourrait conduire à des décisions sous-optimales dans un cadre décisionnel (par exemple, en attribuant une catégorie UICN erronée à une espèce ; Connors et al., 2014; Maes et al., 2015). Connors et al.

(2014) ont montré, en simulant des séries chronologiques d'abondance stables et en déclin pour plusieurs magnitudes d'erreur d'observation et de processus de bruit autocorrélé, qu'à des seuils de classification bas (déclin de 30 % de l'abondance) et à des fenêtres d'observation courtes (10 ans), 40% des populations stables étaient diagnostiquées en déclin et 60% des populations en déclin étaient diagnostiquées stables. Cependant, ces erreurs de classification ont été réduites lorsqu'étaient considérés des seuils de classification plus élevés (50 % ou 80 % de déclin), ou des fenêtres d'observation plus longues (20, 40, 60 ans), et en supposant que la dynamique de la population dépend de la densité. Classer à tort une population comme étant en déclin détournera les fonds acquis pour protéger des populations présentant un risque d'extinction plus élevé, tandis que considérer une population comme stable alors qu'elle décline pourrait conduire à la perte de cette population par manque de mesures de gestion (D'Eon- Eggertson et al. 2015). Des erreurs de classification sont moins probables pour les populations qui sont les plus préoccupantes, comme certaines espèces de mammifères et de poissons exploitées. Ces deux taxons, en particulier les grandes espèces qui sont préférées des chasseurs et pêcheurs, sont enclines à présenter une survie fortement densité-dépendante ce qui, d'après les analyses de (Connors et al. 2014), tend à atténuer la variabilité stochastique de l'abondance, améliorant ainsi la détection des tendances de ces espèces.

De manière plus générale, sans information sur les types de biais qui aboutissent le plus souvent à de mauvaises décisions, il est difficile de savoir où il faut mettre le plus d'efforts de recherche pour développer de meilleures méthodes ou analyses. Par exemple, énormément de travaux ont été conduits sur les problèmes de détectabilité des individus ou groupes d'individus (Buckland et al. 2001; Williams et al. 2002; Denes et al. 2015), et on peut se demander si des avancées supplémentaires dans ce domaine seraient plus bénéfiques que de concentrer l'attention sur d'autres biais tels que l'estimation des groupes d'individus, la précision de l'identification spécifique ou encore la représentativité de la population échantillonnée par rapport à la population cible. Les progrès dans la compréhension du mécanisme de comptage et son influence sur les prises de décision ne peuvent se faire sans la reproductibilité des tests dans des circonstances différentes (Nakagawa and Parker 2015), et on peut s'attendre à de nombreux futur travaux sur la collecte et l'analyse des données de comptage. Une revue de la littérature concernant les biais de comptage, permettant de cibler les priorités de recherche, semble une perspective importante à court terme.

Cette discussion générale sur la collecte et l'analyses des données de comptage peut être résumée par d'importantes questions que se posent les gestionnaires de la faune sauvage pour

satisfaire aux exigences des accords multilatéraux sur l'environnement (tels que l'AEWA ou la Directrice Oiseaux, par exemple) :

1 - Quels types de biais de comptage ou de violation des postulats d'analyses statistique sont les plus fréquents ? Quels biais sont les plus susceptibles d'entraîner de mauvaises politiques de conservation et pratiques de gestion ?

Il faut concentrer et continuer les recherches sur le développement de méthodes de comptage et d'analyse des données de comptage là où certains types de biais ont systématiquement des conséquences en termes de gestion. Isoler des biais importants dans des situations générales (par exemple, l'estimation des groupes d'individus dans le cadre des comptages d'espèces grégaires) en compilant les résultats d'études qui utilisent les mêmes techniques mais qui diffèrent par les espèces étudiées et les données collectées est fortement souhaitable pour répondre précisément à cette question. Un autre exemple important concerne les biais dus à l'hétérogénéité spatiale de l'effort d'échantillonnage et à la non-déclaration des comptages nuls fréquente lors des comptages internationaux d'oiseaux d'eau (International Waterbird Census ; https://www.wetlands.org/knowledge-base/international-waterbird-census/). Malgré les améliorations considérables des outils statistiques qui permettent de s'attaquer à ces problèmes statistiques (par exemple, GLMM, inférence bayésienne), les gestionnaires de l'environnement préfèrent encore s'appuyer sur des outils statistiques autonomes, violant souvent les conditions préalables mises en avant par les développeurs de ces outils. Il est important de développer des approches simples et flexibles pour aborder les problèmes statistiques typiques que l'on peut rencontrer lors de l'analyse des données de comptage des programmes de suivi à large échelle.

2 - Quelle doit être la précision des estimations d'abondance pour garantir la prise de bonnes décisions de gestion ?

Il s'agit d'identifier quand la collecte de données est suffisamment bonne en fonction de la méthode utilisée ciblant tel ou tel biais important. L'amélioration des méthodes est importante pour augmenter la précision des estimations d'abondance, mais il s'agit de savoir quand cette amélioration est suffisante en fonction de l'objectif souhaité. On considère généralement qu'un coefficient de variation inférieur à 0,20 donne des résultats d'une précision des estimations d'abondance acceptable dans le contexte du suivi des populations fauniques (Pearse et al. 2008). Il est cependant nécessaire que les gestionnaires ciblent une valeur de coefficient de variation qui leur permette de détecter un changement dans la taille de la

population pour chaque espèce qu'ils étudient. Par exemple, il est possible d'utiliser le programme TRENDS (Gerrodette 1987; Link and Hatfield 1990) et de réaliser une analyse de puissance pour estimer le coefficient de variation nécessaire pour détecter un changement de population dans le cadre d'un protocole d'échantillonnage par distance détection (Buckland et al. 2001, voir par exemple Strobel and Butler 2014). Cette question soulève aussi l'importance des suivis à long terme fréquemment utilisés en biologie de la conservation et qui améliorent la précision des estimations, des coefficients de tendance par exemple. Dans ce cadre, la question posée en soulève une autre : dans un monde où les budgets alloués à la conservation de la faune sont serrés, doit-on s'intéresser uniquement à des espèces ciblés (en déclin, de valeur patrimoniale ou économique, etc…) avec des suivis sur le long terme ? Ou doit-on faire des suivis sur le court terme de toute la faune y compris d'espèces qui ne sont peut-être pas en déclin aujourd'hui mais qui pourraient l'être demain ? (Voir l'exemple du flamant rose ; Mathevet et al. 2020)

3 - Quels sont les coûts relatifs des différentes méthodes de comptage, et comment ces coûts se compensent-ils avec l'amélioration des connaissances ?

Dans un monde où les budgets sont limités, le coût des méthodes de comptage est essentiel dans la construction des protocoles de suivis et dans le choix de la méthode de comptage. Il est important d'évaluer et comparer le coût des différentes méthodes de comptage pour une précision des estimations d'abondance suffisante, afin de choisir la méthode la moins couteuse et permettant de mener des actions de gestion efficaces.

4 - À quelle fréquence les erreurs de comptage entraînent-elles une mauvaise gestion ?

Lorsque les erreurs sont faibles, ou n'influencent pas les conclusions tirées, peut-être avons-nous atteint le point de rendement suffisant et devrions-nous financer d'autres problèmes environnementaux. Cependant, toute évaluation de cette question devrait soigneusement prendre en compte le taux de mauvaises décisions de gestion avant/après l'utilisation d'analyses et/ou méthodes corrigeant le biais étudié.

4.3 Gestion des populations d'anatidés

4.3.1 Le cas camarguais

Les processus déterminant l'abondance des canards hivernant en Camargue sont multifactoriels et agissent à différentes échelles spatiales (à l'échelle du delta ou d'un marais/étang). Les variations d'effectifs totaux peuvent s'expliquer par des paramètres propres au territoire, en plus de l'abondance globale à l'échelle de la voie de migration. Les variables

environnementales telles que les conditions météorologiques en Camargue ou dans le reste de l'Europe, ou encore les changements climatiques globaux peuvent expliquer les tendances observées (Guillemain et al. 2013). La tendance sur le long-terme des canards hivernant en Camargue (comptages mi-janvier) est globalement stable, notamment pour la Sarcelle d'hiver qui montre cependant une chute des effectifs au cours des 10 dernières années, la cause étant encore à déterminer (voir annexe S5 de l'**article 4**). Cela dit, nous avons montré une augmentation de la fréquentation (relative par rapport au mois de décembre) de la Camargue par les Sarcelles à la fin de l'hiver (mois de février et mars), dès lors que l'activité cynégétique cesse. Ces résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle l'arrêt de la chasse a conduit à une plus grande utilisation de la région par le gibier d'eau pendant le début du printemps et confirment l'hypothèse d'Alain Tamisier que la ressource alimentaire n'est pas pleinement exploitée et que la Camargue pourrait accueillir plus d'oiseaux sur ce seul critère (Tamisier and Dehorter 1999).

Certaines variables locales comme les modes de gestion des habitats, les fonctionnalités de l'habitat disponible, la pression de chasse et le prélèvement associé ou encore l'impact des autres activités humaines telles que le tourisme ou l'agriculture peuvent influencer l'évolution des effectifs de canards à l'échelle de la propriété (un marais ou un étang) (Baldassarre and Bolen 1984; Weller and Batt 1988; Tamisier and Dehorter 1999; Brochet et al. 2009; Davis et al. 2014). En Camargue, nous avons montré que le statut foncier (protégé/non protégé) n'influence pas le choix des remises par les Sarcelles car il ne renseigne pas sur les pratiques de gestion mises en place dans une propriété. En pratique une propriété chassée peut contenir une zone de quiétude similaire à une aire formellement protégée. Le principal outil pour augmenter le nombre de Sarcelles d'hiver sur une zone humide est la gestion hydraulique au sein d'une unité fonctionnelle (remise diurne + zones de gagnages nocturnes). Cette étude a permis de montrer l'importance de la complémentarité des pratiques de gestion menées sur des espaces chassés, gérés afin de favoriser l'attractivité du milieu pour le gibier d'eau, et les espaces protégés qui ont pour objectif une gestion plus globale de la biodiversité, qui inclut les oiseaux d'eau mais aussi les invertébrés et/ou les plantes. La complémentarité de ces pratiques de gestion va influencer la disponibilité alimentaire et l'effet des activités humaines (dérangement par la chasse ou le tourisme) qui favorisent ou non l'attractivité d'une unité fonctionnelle pour les anatidés.

Ces résultats montrent que les gestionnaires camarguais ont une responsabilité importante concernant la gestion hydraulique en début et fin de saison d'hivernage pour fournir des conditions d'accueil favorables aux anatidés (voir l'encadré 2). En Camargue, il existe des

conflits importants entre les différents acteurs (chasseurs et gestionnaires d'espaces naturels) en ce qui concerne la gestion et l'orientation du territoire en lien avec la conservation des anatidés, en particulier autour de la question de l'eau. Les territoires à vocation cynégétique sont des milieux gérés spécifiquement afin d'attirer canards, foulques, oies et autres oiseaux d'eau. Afin de réduire les contraintes naturelles (sel et assèchement estival), les territoires à vocation cynégétique sont souvent approvisionnés en eau douce par pompage dès juin/juillet, en vue de l'ouverture de la chasse au gibier d'eau en août. Cet approvisionnement permet de fournir des conditions favorables aux anatidés et à certains herbiers qu'ils consomment (Tamisier and Grillas 1994). Si cet apport d'eau estival est propice au stationnement de nombreux oiseaux d'eau chassés et protégés, il impacte lourdement le fonctionnement écologique typique des milieux naturels méditerranéens originels. Par ailleurs, le maintien en eau des marais camarguais, notamment en été, conduit à leur eutrophisation (eaux plus chargées en nutriments) et au remplacement de la flore originale méditerranéenne par des communautés végétales moins diversifiées et plus typiques du climat océanique ou continental. Plus généralement, l'activité cynégétique et sa gestion associée ont des effets évidents sur la conservation de la biodiversité, entraînant des controverses à plusieurs échelles spatiales et entre différents secteurs de notre société (Madsen 1998; McCulloch et al. 2008; Sokos et al. 2013; Caro et al. 2015; Prieto et al. 2019). Les différents gestionnaires, même s'ils visent des objectifs distincts, devraient se concerter pour mettre en place une gestion adéquate à l'échelle du delta, afin de créer une mosaïque d'habitats permettant de couvrir les différents besoins d'une large variété d'espèces.

Pour accroître la protection et la conservation des espèces gibier, il est essentiel de comprendre l'impact des mesures de gestion mises en œuvre par la chasse. La Camargue est l'une des zones de chasse au gibier d'eau les plus importantes en France. La chasse peut actuellement être pratiquée sur environ 71% de ses habitats semi-naturels humides. Elle s'exerce principalement sur trois types de statut foncier : les terrains privés (environ 36% des habitats semi-naturels de Camargue), les terrains communaux (environ 20% des habitats semi-naturels de Camargue) et les terrains d'entreprises (environ 8% des habitats semi-naturels de Camargue) (Mondain-Monval et al. 2013) (voir l'encadré 3 pour les spécificités de ces chasses). Avec l'élevage traditionnel des taureaux camarguais, la chasse est l'une des activités financières et sociales les plus importantes de la région, et c'est une activité qui ne nécessite pas nécessairement de transformation majeure de l'écosystème naturel. Les habitats semi-naturels utilisés comme terrains de chasse en Camargue contribuent à la biodiversité globale du delta et doivent être reconnus comme des zones de valeur de conservation. De plus, ces habitats ont une réelle valeur économique en soi, ce qui contribue à assurer leur conservation pour l'avenir. Contrairement à la majorité des chasses sur terrains publics, le coût de « l'action de chasse » sur les domaines privés dépend largement du tableau qui y est réalisé. Ce paiement permet souvent de financer l'intégralité des coûts de gestion, et par conséquent de maintenir des marais qui pourraient sans cela être reconvertis à d'autres usages plus lucratifs mais moins intéressants pour la biodiversité. Rappelons que l'agriculture intensive est, ici comme ailleurs, encore largement subventionnée. Il convient donc d'évaluer la valeur ajoutée de ces terrains de chasse

Encadré 3 : Les trois types de statuts fonciers sur lesquels s'exerce la chasse en Camargue, voir la publication de Mondain-Monval et al. (2013)

Les **terrains privés** : le propriétaire peut soit chasser lui-même avec des amis ou des parents, soit louer son droit de chasse à un petit groupe d'autres chasseurs (organisé en club) composé généralement de 3 à 11 personnes. Le coût de la location varie selon la qualité du domaine, mais peut atteindre plusieurs milliers d'euros par chasseur et par saison dans les meilleurs domaines.

Les **terrains de chasse communaux** : les chasseurs doivent habiter dans le périmètre administratif de la commune (c'est-à-dire le village ou les environs de la ville) et payer une cotisation à une association ou société communale.

Dans **les domaines des grandes entreprises**, par exemple celles qui produisent du sel, la chasse est pratiquée par les employés. Là aussi, les chasseurs sont organisés en associations ou comités de chasse spécifiques.

Sur les domaines communaux et d'entreprises, les cotisations annuelles individuelles sont généralement faibles (quelques dizaines d'euros). Un chasseur peut appartenir à plusieurs associations, sociétés ou clubs privés.

à la valeur globale de conservation de la Camargue, et d'étudier les impacts potentiels de la conversion des terrains de chasse en terres agricoles sur les Anatidés et la biodiversité de la Camargue.

Afin d'évaluer la durabilité de la chasse localement, ses coûts et bénéfices environnementaux doivent être quantifiés, suivis et gérés. Le coût environnemental de la chasse implique deux types d'effets sur les populations exploitées : le prélèvement et les perturbations (Madsen and Fox 1995; Vercauteren and Hygnstrom 1998; Tamisier et al. 2003). Bien que le prélèvement soit l'effet le plus visible, ses conséquences sur la taille des populations sont difficiles à évaluer en raison du turn-over (Gourlay-Larour et al. 2013), des opérations de repeuplement (Champagnon 2011) ou des processus additifs/compensatoires à la mortalité naturelle (Anderson and Burnham 1976). La question du caractère additif ou compensatoire des prélèvements cynégétiques par rapport à la mortalité naturelle reste en effet encore largement ouverte concernant le gibier d'eau (Pöysä et al. 2013), malgré le fait que des modèles complexes aient été développés pour examiner s'il existe un seuil critique à partir duquel les perturbations peuvent avoir des impacts additifs qui entraînent une diminution de la population à long terme. Goss-Custard et al. (2006) et Liley & Sutherland (2007) donnent des exemples de tels modèles développé dans d'autres zones humides pour les échassiers. La perturbation de la chasse sur le gibier d'eau peut impacter la taille et la distribution des populations locales (Madsen and Fox 1995; Gill et al. 2001; Beauchamp 2003; Tamisier et al. 2003; Béchet et al. 2004) car les animaux évitent les zones perturbées par les activités humaines (Sutherland and Crockford 1993; Livezey et al. 2016). Des études ont démontré que les canards revenaient dans les zones perturbées après la fin de la perturbation due à la marche et aux tirs (Parrish and Hunter 1969; Dooley et al. 2010).

Le dérangement cynégétique est mal connu en Camargue. Il est difficile d'en évaluer les conséquences sur la distribution, malgré la coopération de certaines chasses à des suivis scientifiques (Mondain-Monval et al. 2013). Même si certains éléments de connaissance font actuellement défaut, il est néanmoins possible de proposer certaines recommandations de gestion cynégétique. A défaut de suivis précis de l'impact de la chasse en Camargue, une gestion innovante a été expérimentée sur plusieurs sites en faveur d'une chasse promouvant une utilisation plus rationnelle des zones humides et de leur biodiversité (voir **Annexe**). Cet article présente une exploration non exhaustive des pratiques de gestion des territoires à vocation cynégétique et de gestion du prélèvement, soulignant l'importance du suivi des tableaux de chasse et l'emploi de munitions non toxiques. Si ces pratiques de gestion s'avèrent

incontournables sur tous les domaines de chasse, d'autres visant à mieux préserver la biodiversité dans son ensemble seraient difficilement généralisables partout. Ainsi il n'est pas recommandé de cesser totalement l'inondation estivale des marais partout. Dans le contexte actuel de l'organisation de la chasse en Camargue, le fait de réaliser des assecs estivaux trop fréquents, ou de partager l'espace et le temps avec d'autres usages, ferait par exemple très probablement baisser le tableau et donc le prix de l'action de chasse. Il y a alors un risque réel de rompre l'équilibre de conservation existant par un aménagement des propriétés de chasse en terres arables.

4.3.2 Le cas de l'Europe

Pour gérer les populations exploitées il faut les suivre avec une précision satisfaisante (voir partie 4.2 collecte et analyse des données de comptage), afin de mesurer l'impact des pratiques de gestion et de les ajuster en fonction de l'état des populations, mesuré via leur taille ou leur tendance d'évolution. Cependant, à l'image de ce qui se passe en Camargue, la gestion des populations d'anatidés en Europe montre de trop nombreuses lacunes. Tout d'abord, il est très difficile d'évaluer correctement la dynamique des populations d'anatidés à partir des données de comptage de la mi-janvier (estimation de l'effectif global des populations et des tendances au cours du temps), notamment en raison de l'absence d'une stratégie d'échantillonnage. De plus, la productivité, paramètre démographique important pour gérer les populations, ne fait l'objet d'aucun suivi à large échelle. Enfin, l'estimation des tableaux de chasse n'est pas systématique et souffre de problèmes méthodologiques à l'échelle de l'Europe.

Les données sur les tableaux de chasse ne sont toujours pas collectées de manière standardisée ni à la même fréquence entre les différents pays (Guillemain et al. 2016). La France en fait malheureusement partie avec seulement quatre enquêtes nationales publiée depuis le milieu des années 1970 pour les saisons de chasse de 1974/75 (ONC 1976), 1983/84 (Trolliet 1986), 1998/99 (Mondain-Monval and Girard 2000; Schricke 2000) et 2013/14 (Aubry et al. 2016), malgré le fait que la France soit l'un des pays d'Europe où les tableaux de chasse sont les plus élevés (Hirschfeld and Heyd 2005). Il est à noter, cependant, que la collecte de statistiques sur les prélèvements s'améliore en Europe grâce à la mise en place d'outils, comme par exemple le portail Artemis de la Fédération européenne des associations de chasse et de conservation qui répertorie des données sur les tableaux de chasse dans plus de 20 pays européens. Des recommandations précises existent aujourd'hui concernant les améliorations à apporter aux protocoles nationaux de collecte des tableaux de chasse (Aubry et al. 2020).

Plusieurs études lancent depuis des années des requêtes en faveur de l'établissement d'un protocole standardisé pour récolter des statistiques de chasse du gibier d'eau plus fréquemment, afin de fournir des évaluations fiables des taux de prélèvement en Europe (Lampio 1974; Nowak 1975; Elmberg et al. 2006). C'est par exemple le cas en Amérique de Nord où les tableaux de chasse sont collectés sur une base annuelle dans le cadre d'une gestion adaptative des prélèvements du gibier d'eau mise en place depuis plus de 20 ans (Nichols et al. 2007; Raftovich et al. 2015). Ce dispositif s'appuyant sur un suivi régulier des prélèvements a été introduit en Europe pour gérer une espèce en croissance forte, l'Oie à bec court (*Anser brachyrhynchus*) (Madsen et al. 2017), et devrait dans les années à venir être mis en place sur un nombre croissant d'espèces (Bacon and Guillemain 2018). La gestion adaptative, adoptée sur beaucoup d'espèces exploitées en Amérique du Nord (Walters and Hilborn 1976; Bormann et al. 2007; U.S. Fish and Wildlife Service 2017), a fait ses preuves car les populations concernées ont augmenté ce qui permet aux chasseurs de maintenir voire augmenter les opportunités de prélèvements. Elle repose sur un système harmonisé et systématique qui intègre l'évaluation du tableau de chasse et une estimation fiable des tailles de populations à l'échelle de la voie de migration (Johnson et al. 2018). Elle permet une gestion très fine des populations en fonction des connaissances actuelles des processus écologiques régissant la dynamique de population des espèces, tout en permettant continuellement d'améliorer ces connaissances (Nichols et al. 2007). Implémenter la gestion adaptative sur plus d'espèces de gibier d'eau européennes permettrait, par exemple, d'évaluer le caractère additif ou compensatoire des prélèvements sur ces populations, paramètre clé pour la gestion de ces espèces (Anderson et al. 1987; Lebreton 2011; Sandercock et al. 2011).

La première étape du processus de mise en place de la gestion adaptative repose sur une concertation incluant les différentes parties prenantes concernant une espèce ou une population (les chasseurs, les scientifiques, les associations de protection de la nature et les agriculteurs), dans le but de définir une taille de population souhaitée. Des mesures de gestion sont ensuite mises en place pour diminuer ou augmenter les effectifs de la population en fonction de l'objectif souhaité. Ces mesures de gestion peuvent reposer, par exemple, sur l'augmentation ou la diminution de nombre de jours de chasse, des limitations de prélèvement (quotas), ou sur l'amélioration de l'habitat de reproduction comme par exemple dans le cadre du Fuligule milouin (*Aythya ferina*) (Folliot 2018). L'impact de ces mesures est régulièrement évalué par un suivi fin de la population, rebouclant sur les résultats de la présente thèse qui vise à améliorer ces recensements. Afin d'améliorer la gestion des anatidés en Europe, la gestion adaptative

semble être une approche durable qui s'appuie sur une connaissance sans cesse améliorée des mécanismes écologiques régissant la dynamique des populations de ces espèces. Les besoins socio-économiques et la grande diversité des facteurs biologiques impactant la dynamique des populations d'espèces exploitées nécessitent une gestion à la fois globale et locale soutenue par des experts multidisciplinaires, des informations consultatives et un suivi précis des populations et de l'impact des mesures de gestion sur ces populations.

5 Conclusion

Ces dernières années, le suivi des populations de la faune sauvage a connu une augmentation très importante. Les organismes chargés de gérer la biodiversité investissent dans ce domaine une large part de leurs budgets, et l'engouement pour les protocoles de science citoyenne font que tout un chacun peut participer à des suivis à son échelle. Cette augmentation conduit à un examen critique de ces programmes, de leur mise en œuvre et des méthodes utilisées. En premier lieu un suivi de population doit reposer sur une justification claire de l'acquisition d'information : Qu'avons-nous besoin de savoir et dans quel but ? Soit (1) informer la gestion pour mettre en place des actions basées sur l'état actuel de la population ou (2) intégrer systématiquement les résultats des interventions de gestion pour l'améliorer de manière itérative dans le cadre d'un processus de gestion adaptative. La gestion des populations d'espèces exploitées peut être améliorée sur plusieurs points développés dans cette discussion. Ces améliorations permettraient d'augmenter le bénéfice fourni par l'acquisition d'informations. Il est essentiel de prendre en compte les coûts d'acquisition et l'ampleur des bénéfices, pour évaluer rationnellement les protocoles à mettre en œuvre dans un contexte de ressources financières limitées et de l'urgence actuelle face à la crise de la biodiversité. Nous espérons que les travaux présentés dans cette thèse y contribueront.

6 Références

Afán I, Máñez M, Díaz-Delgado R (2018) Drone monitoring of breeding waterbird populations: the case of the glossy ibis. Drones 2:42

Akçay HG, Kabasakal B, Aksu D, et al (2020) Automated bird counting with deep learning for regional bird distribution mapping. Animals 10:1207

Alisauskas RT, Arnold TW, Leafloor JO, et al (2014) Lincoln estimates of mallard (A nas platyrhynchos) abundance in N orth A merica. Ecol Evol 4:132–143

Alison RM (1978) The Earliest Records of Waterfowl Hunting. Wildl Soc Bull 1973-2006 6:196–199

Alldredge MW, Pacifici K, Simons TR, Pollock KH (2008) A novel field evaluation of the effectiveness of distance and independent observer sampling to estimate aural avian detection probabilities. J Appl Ecol 45:1349–1356

Alldredge MW, Pollock KH, Simons TR (2006) Estimating detection probabilities from multiple-observer point counts. The Auk 123:1172–1182

Alldredge MW, Simons T, Pollock K, Pacifici K (2007a) A field evaluation of the time-of-detection method to estimate population size and density for aural avian point counts. Avian Conserv Ecol 2:13

Alldredge MW, Simons TR, Pollock KH (2007b) Factors affecting aural detections of songbirds. Ecol Appl 17:948–955

Alldredge MW, Simons TR, Pollock KH (2007c) A field evaluation of distance measurement error in auditory avian point count surveys. J Wildl Manag 71:2759–2766

Allouche L (1988) Stratégies d'hivernage comparées du canard chipeau et de la foulque macroule pour un partage spatio-temporel des milieux humides de Camargue

Alroy J (2001) A Multispecies Overkill Simulation of the End-Pleistocene Megafaunal Mass Extinction. Science 292:1893–1896. https://doi.org/10.1126/science.1059342

Ancrenaz M, Calaque R, Lackman-Ancrenaz I (2004) Orangutan Nesting Behavior in Disturbed Forest of Sabah, Malaysia: Implications for Nest Census. Int J Primatol 25:983–1000. https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000043347.84757.9a

Anderson DR, Burnham KP (1976) Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival. US Fish and Wildlife Service

Anderson DR, Burnham KP, Nichols JD, Conroy MJ (1987) The Need for Experiments to Understand Population Dynamics of American Black Ducks. Wildl Soc Bull 1973-2006 15:282–284

Anderson GB, Roberts JH, Angermeier PL (2014) Assessing impacts of the Roanoke River flood reduction project on the endangered Roanoke logperch. Rep Va Tech US Army Corps Eng Wilmington N C See Suppl Mater Ref S2 Httpdx Doi Org103996032015-JFWM-026 S7
Anderson K, Gaston KJ (2013) Lightweight unmanned aerial vehicles will revolutionize spatial ecology. Front Ecol Environ 11:138–146

Andrewartha HG, Birch LC (1954) The distribution and abundance of animals. University of Chicago press

Arnold TW, Clark RG, Koons DN, Schaub M (2018) Integrated population models facilitate ecological understanding and improved management decisions. J Wildl Manag 82:266–274. https://doi.org/10.1002/jwmg.21404

Arzel C, Elmberg J, Guillemain M (2007) A flyway perspective of foraging activity in Eurasian Green-winged Teal, Anas crecca crecca. Can J Zool 85:81–91

Aubry P, Anstett L, Ferrand Y, et al (2016) Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir. 8

Aubry P, Guillemain M, Jensen GH, et al (2020) Moving from intentions to actions for collecting hunting bag statistics at the European scale: some methodological insights. Eur J Wildl Res 66:1–17

Bächler E, Liechti F (2007) On the importance of g (0) for estimating bird population densities with standard distance-sampling: implications from a telemetry study and a literature review. Ibis 149:693–700

Bacon L, Guillemain M (2018) La gestion adaptative des prélèvements cynégétiques. Faune Sauvage 6

Bacon L, Lormée H, Guillemain M (2019) Modalités de gestion de la tourterelle des bois envisageables en France pour la saison de chasse 2019-2020. Faune Sauvage

Bailey LL, Simons TR, Pollock KH (2004) Spatial and Temporal Variation in Detection Probability of Plethodon Salamanders Using the Robust Capture-Recapture Design. J Wildl Manag 68:14–24. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0014:SATVID]2.0.CO;2

Bailey PT (1971) The red kangaroo, Megaleia rufa (Desmarest), in north-western New South Wales. 1. movements. CSIRO Wildl Res 16:11–28

Balazs A (2008) International vocabulary of metrology-basic and general concepts and associated terms. Chem Int 25:6

Baldassarre GA, Bolen EG (1984) Field-feeding ecology of waterfowl wintering on the Southern High Plains of Texas. J Wildl Manag 63–71

Balmford A, Green RE, Jenkins M (2003) Measuring the changing state of nature. Trends Ecol Evol 18:326–330. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00067-3

Banfield AWF, Flook DR, Kelsall JP, Loughrey AG (1955) An aerial survey technique for northern big game. In: Trans. N. Am. Wildl. Conf. pp 519–532

Barber-Meyer SM, Kooyman GL, Ponganis PJ (2007) Estimating the relative abundance of emperor penguins at inaccessible colonies using satellite imagery. Polar Biol 30:1565–1570

Barker RJ, Sauer JR (1992) Modelling Population Change From Time Series Data. In: McCullough DR, Barrett RH (eds) Wildlife 2001: Populations. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 182–194

Barr JR, Green MC, DeMaso SJ, Hardy TB (2018) Detectability and visibility biases associated with using a consumer-grade unmanned aircraft to survey nesting colonial waterbirds. J Field Ornithol 89:242–257. https://doi.org/10.1111/jofo.12258

Bart J (2005) Monitoring the abundance of bird populations. The Auk 122:15–25
Bart J, Earnst S (2002) Double Sampling to Estimate Density and Population Trends in Birds. The Auk 119:36–45. https://doi.org/10.1093/auk/119.1.36

Baxter PW, Hamilton G (2018) Learning to fly: integrating spatial ecology with unmanned aerial vehicle surveys. Ecosphere 9:e02194

Beauchamp G (2003) Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. Behav Processes 63:111–121

Béchet A, Giroux J-F, Gauthier G (2004) The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. J Appl Ecol 41:689–700. https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00928.x

Begon M, Harper JL, Townsend CR (1986) Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell scientific publications

Bell RHV, Grimsdell JJR, LAVIERNE LV, Sayer JA (1973) Census of the Kafue lechwe by aerial stratified sampling. Afr J Ecol 11:55–74

Bibby CJ, Burgess ND, Hill DA, et al (2000) Bird census techniques. Elsevier

Blondel J, Barruol G, Vianet R (2013) L'encyclopédie de la Camargue. Buchet-Chastel

Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) Numerical ecology with R. Springer

Bormann BT, Haynes RW, Martin JR (2007) Adaptive management of forest ecosystems: Did some rubber hit the road? BioScience 57:186–191

Bouché P, Lejeune P, Vermeulen C (2012) How to count elephants in West African savannahs? Synthesis and comparison of main gamecount methods. Biotechnol Agron Société Environ 16:77–91

Bowman RI (1955) Aerial Reconnaissance of Moose in Summer. J Wildl Manag 19:382–387. https://doi.org/10.2307/3797390

Braithwaite LW, Maher M, Briggs SV, Parker BS (1986) An Aerial Survey of 3 Game Species of Waterfowl (Family Anatidae) Populations in Eastern Australia. Wildl Res 13:213–223. https://doi.org/10.1071/wr9860213

Bridge LK, Stroud D, Galbraith CA, Boere G (2006) Waterbirds around the world. The Stationery Office

Brochet A-L, Gauthier-Clerc M, Mathevet R, et al (2009) Marsh management, reserve creation, hunting periods and carrying capacity for wintering ducks and coots. Biodivers Conserv 18:1879–1894. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9562-6

Brook AJ, Woodcock BA, Sinka M, Vanbergen AJ (2008) Experimental verification of suction sampler capture efficiency in grasslands of differing vegetation height and structure. J Appl Ecol 45:1357–1363

Brust C-A, Burghardt T, Groenenberg M, et al (2017) Towards automated visual monitoring of individual gorillas in the wild. In: Proceedings of the IEEE International Conference on Computer Vision Workshops. pp 2820–2830

Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, et al (2001) Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations

Buckland ST, Breiwick JM, Cattanach KL, Laake JL (1993) Estimated Population Size of the California Gray Whale. Mar Mammal Sci 9:235–249. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1993.tb00452.x

Buechner HK, Buss IO, Bryan HF (1951) Censusing Elk by Airplane in the Blue Mountains of Washington. J Wildl Manag 15:81–87. https://doi.org/10.2307/3796773

Burney DA, Flannery TF (2005) Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. Trends Ecol Evol 20:395–401

Bushaw JD, Ringelman KM, Johnson MK, et al (2020) Applications of an unmanned aerial vehicle and thermal-imaging camera to study ducks nesting over water. J Field Ornithol 91:409–420

Bushaw JD, Terry CV, Ringelman KM, et al (2021) Application of Unmanned Aerial Vehicles and Thermal Imaging Cameras to Conduct Duck Brood Surveys. Wildl Soc Bull 45:274–281. https://doi.org/10.1002/wsb.1196

Campbell D, Swanson GM, Sales J (2004) Methodological insights: comparing the precision and cost-effectiveness of faecal pellet group count methods. J Appl Ecol 41:1185–1196

Campredon P (1981) Hivernage du Canard Siffleur Anas penelope L. en Camargue (France) stationnements et activités. ALAUDA 49:161–193

Cappelle N, Després-Einspenner M-L, Howe EJ, et al (2019) Validating camera trap distance sampling for chimpanzees. Am J Primatol 81:e22962

Caro J, Delibes-Mateos M, Estrada A, et al (2015) Effects of hunting management on Mediterranean farmland birds. Bird Conserv Int 25:166–181. https://doi.org/10.1017/S0959270914000197

Carretta JV, Lowry MS, Stinchcomb C, et al (2000) Distribution and abundance of marine mammals at San Clemente Island and surrounding offshore waters: results from aerial and ground surveys in 1998 and 1999. Southwest Fish Sci Cent Adm Rep LJ-00-02

Carrlson KM, Gue CT, Loesch CR, Walker JA (2018) Assessment of repeat-visit surveys as a viable method for estimating brood abundance at the 10.4-km2 scale. Wildl Soc Bull 42:72–77

Caughley G, Gunn A (1996) Conservation biology in theory and practice, Blackwell Science
Certain G, Bretagnolle V (2008) Monitoring seabirds population in marine ecosystem: the use of strip-transect aerial surveys. Remote Sens Environ 112:3314–3322

Chabot D (2009) Systematic evaluation of a stock unmanned aerial vehicle (UAV) system for small-scale wildlife survey applications. McGill University

Chabot D, Bird DM (2012) Evaluation of an off-the-shelf unmanned aircraft system for surveying flocks of geese. Waterbirds 35:170–174

Chabot D, Craik SR, Bird DM (2015) Population census of a large common tern colony with a small unmanned aircraft. PloS One 10:e0122588

Chabot D, Dillon C, Francis C (2018) An approach for using off-the-shelf object-based image analysis software to detect and count birds in large volumes of aerial imagery. Avian Conserv Ecol 13:15

Chabot D, Francis CM (2016) Computer-automated bird detection and counts in high-resolution aerial images: a review. J Field Ornithol 87:343–359

Champagnon J (2011) Conséquences des introductions d'individus dans les populations exploitées : l'exemple du Canard Colvert Anas platyrhynchos. These de doctorat, Montpellier 2

Champagnon J, Crochet P-A, Kreisinger J, et al (2013) Assessing the genetic impact of massive restocking on wild mallard: Restocking consequences on wild mallard genetics. Anim Conserv 16:295–305. https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00600.x

Chandler RB, Royle JA, King DI (2011) Inference about density and temporary emigration in unmarked populations. Ecology 92:1429–1435

Chase MJ, Schlossberg S, Griffin CR, et al (2016) Continent-wide survey reveals massive decline in African savannah elephants. PeerJ 4:e2354

Clark JS (2007) Models for Ecological Data – An Introduction. Princeton University Press, Princeton, N.J

Clausen P (2000) Modelling water level influence on habitat choice and food availability for Zostera feeding Brent Geese Branta bernicla in non-tidal areas. Wildl Biol 6:75–87

Cochran WG, Rubin DB (1973) Controlling bias in observational studies: A review. Sankhyā Indian J Stat Ser A 417–446

Connors BM, Cooper AB, Peterman RM, Dulvy NK (2014) The false classification of extinction risk in noisy environments. Proc R Soc B Biol Sci 281:20132935

Conroy MJ, Carroll JP (2009) Quantitative conservation of vertebrates. Wiley-Blackwell

Conway CJ, Sulzman C, Raulston BE (2004) Factors Affecting Detection Probability of California Black Rails. J Wildl Manag 68:360–370. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0360:FADPOC]2.0.CO;2

Cook RD, Jacobson JO (1979) A design for estimating visibility bias in aerial surveys. Biometrics 735–742

Cowardin LM, Golet FC (1995) US Fish and Wildlife Service 1979 wetland classification: A review. Vegetatio 118:139–152. https://doi.org/10.1007/BF00045196

Craig GC (2012) Monitoring the Illegal Killing of Elephants: Aerial Survey Standards for the MIKE Programme. Version 2.0. Citeseer

Cressie N, Calder CA, Clark JS, et al (2009) Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. Ecol Appl 19:553–570

Cressie N, Wikle CK (2015) Statistics for spatio-temporal data. John Wiley & Sons

Cunningham DJ, Anderson WH, Anthony RM (1996) An image-processing program for automated counting. Wildl Soc Bull 24:345–346

Dail D, Madsen L (2011) Models for Estimating Abundance from Repeated Counts of an Open Metapopulation. Biometrics 67:577–587. https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2010.01465.x

Davis JB, Guillemain M, Kaminski RM, et al (2014) Habitat and resource use by waterfowl in the northern hemisphere in autumn and winter. Wildfowl 17–69

Delany S (2010) Guidance on waterbird monitoring methodology: field protocol for waterbird counting. Wetl Int 25:40

Denes FV, Silveira LF, Beissinger SR (2015) Estimating abundance of unmarked animal populations: accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. Methods Ecol Evol 6:543–556

D'Eon-Eggertson F, Dulvy NK, Peterman RM (2015) Reliable identification of declining populations in an uncertain world. Conserv Lett 8:86–96

Dervieux A (2005) La difficile gestion globale de l'eau en Camargue (France): le Contrat de delta. VertigO- Rev Électronique En Sci Environ 6:6

Dervieux A, Lebreton J-D, Tamisier A (1980) Technique et fiabilité des dénombrements aériens de canards et de foulques hivernant en Camargue. Rev D'Ecologie Terre Vie 34:69–99

Desnouhes L, Gouraud C, Lepley M, et al (2007) Greylag geese (Anser anser)-Scirpus maritimus relationships in a newly colonised wintering area in the Camargue (France). Ornis Fenn 84:12

Diefenbach DR, Brauning DW, Mattice JA (2003) Variability in Grassland Bird Counts Related to Observer Differences and Species Detection Rates. The Auk 120:1168–1179. https://doi.org/10.1093/auk/120.4.1168

Dooley JL, Sanders TA, Doherty PF (2010) Mallard response to experimental walk-in and shooting disturbance. J Wildl Manag 74:1815–1824

Drever MC, Chabot D, O'Hara PD, et al (2015) Evaluation of an unmanned rotorcraft to monitor wintering waterbirds and coastal habitats in British Columbia, Canada. J Unmanned Veh Syst 3:256–267

Dulac J, Vignon C, Charbonnel E, et al (2021) Des impacts visibles du changement climatique sur la biodiversité en Provence-Alpes-Côte d'Azur / Groupe régional d'experts sur le climat en Provence-Alpes-Côte d'Azur. Obs Biodiversité En Provence-Alpes-Côte D'Azur 16

Dulava S, Bean WT, Richmond OMW (2015) ENVIRONMENTAL REVIEWS AND CASE STUDIES: Applications of Unmanned Aircraft Systems (UAS) for Waterbird Surveys. Environ Pract 17:201–210. https://doi.org/10.1017/S1466046615000186

Duraiappah AK, Naeem S, Agardy T, et al (2005) Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis; a report of the Millennium Ecosystem Assessment

Durban JW, Fearnbach H, Barrett-Lennard LG, et al (2015) Photogrammetry of killer whales using a small hexacopter launched at sea. J Unmanned Veh Syst 3:131–135

Eberhardt LL, Chapman DG, Gilbert JR (1979) A review of marine mammal census methods. Wildl Monogr 3–46

Efford MG, Dawson DK (2009) Effect of distance-related heterogeneity on population size estimates from point counts. The Auk 126:100–111

Ellis MM, Elphick CS (2007) Using a stochastic model to examine the ecological, economic and ethical consequences of population control in a charismatic invasive species: mute swans in North America. J Appl Ecol 44:312–322

Elmberg J, Nummi P, Pöysä H, et al (2006) The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks. Wildl Biol 12:121–127. https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[121:TSBFNA]2.0.CO;2

Elphick CS (2008) How you count counts: the importance of methods research in applied ecology. J Appl Ecol 45:1313–1320. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01545.x

Erickson AW, Siniff DB (1963) A statistical evaluation of factors influencing aerial survey results on brown bears. Alaska Department of Fish and Game

Erwin RM (1982) Observer Variability in Estimating Numbers: An Experiment. J Field Ornithol 53:159–167

Espel D, Diepens NJ, Boutron O, et al (2019) Dynamics of the seagrass Zostera noltei in a shallow Mediterranean lagoon exposed to chemical contamination and other stressors. Estuar Coast Shelf Sci 222:1–12. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.03.019

Farnsworth GL, Pollock KH, Nichols JD, et al (2002) A Removal Model for Estimating Detection Probabilities From Point-Count Surveys. The Auk 119:414–425. https://doi.org/10.1093/auk/119.2.414

Ficetola GF, Barzaghi B, Melotto A, et al (2018) N-mixture models reliably estimate the abundance of small vertebrates. Sci Rep 8:1–8

Fieberg JR, Shertzer KW, Conn PB, et al (2010) Integrated population modeling of black bears in Minnesota: implications for monitoring and management. PloS One 5:e12114

Fletcher Jr RJ, Hefley TJ, Robertson EP, et al (2019) A practical guide for combining data to model species distributions. Ecology 100:e02710

Folliot B (2018) Dynamique des espèces exploitées : le cas du fuligule milouin (Aythya ferina) dans le Paléarctique. These de doctorat, Montpellier

Frantz AC, Schaul M, Pope LC, et al (2004) Estimating population size by genotyping remotely plucked hair: the Eurasian badger. J Appl Ecol 41:985–995

Frederick PC, Hylton B, Heath JA, Ruane M (2003) Accuracy and variation in estimates of large numbers of birds by individual observers using an aerial survey simulator. J Field Ornithol 74:281–287. https://doi.org/10.1648/0273-8570-74.3.281

Frick WF (2013) Acoustic monitoring of bats, considerations of options for long-term monitoring. Therya 4:69–70

Frochot B (2010) Les méthodes de recensement d'oiseaux appliquées aux suivis pluriannuels. Rev Sci Bourgogne Nat 11:123–130

Gärdenfors U (2001) Classifying threatened species at national versus global levels. Trends Ecol Evol 16:511–516. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02214-5

Gariepy T, Kuhlmann U, Gillott C, Erlandson M (2008) A large-scale comparison of conventional and molecular methods for the evaluation of host–parasitoid associations in non-target risk-assessment studies. J Appl Ecol 45:708–715

Gaston KJ (1994) Rarity, Chapman and Hall London. UK

Gerrodette T (1987) A Power Analysis for Detecting Trends. Ecology 68:1364–1372. https://doi.org/10.2307/1939220

Gill JA, Norris K, Sutherland WJ (2001) The effects of disturbance on habitat use by black-tailed godwits Limosa limosa. J Appl Ecol 38:846–856. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00643.x

Goddard J (1967a) The Validity of Censusing Black Rhinoceros Populations from the Air. Afr J Ecol 5:18–23. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1967.tb00757.x

Goddard J (1967b) Home range, behaviour, and recruitment rates of two black rhinoceros populations. Afr J Ecol 5:133–150

Gomez JP, Robinson SK, Blackburn JK, Ponciano JM (2018) An efficient extension of N-mixture models for multi-species abundance estimation. Methods Ecol Evol 9:340–353

González-Villa J, Cruz M (2020) The CountEm software: Simple, efficient and unbiased population size estimation. Ecography 43:251–255

Goss-Custard JD, Triplet P, Sueur F, West AD (2006) Critical thresholds of disturbance by people and raptors in foraging wading birds. Biol Conserv 127:88–97

Gourlay-Larour M-L, Pradel R, Guillemain M, et al (2013) Individual turnover in common pochards wintering in western France. J Wildl Manag 77:477–485

Graham A, Bell R (1969) Factors influencing the countability of animals. East Afr Agric For J 34:38–43

Graham A, Bell R (1989) Investigating observer bias in aerial survey by simultaneous double-counts. J Wildl Manag 1009–1016

Green RE, Robins M (1993) The decline of the ornithological importance of the somerset levels and moors, England and changes in the management of water levels. Biol Conserv 66:95–106. https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90140-V

Greenwood JJ (1996) Basic techniques. Ecol Census Tech Handb 11–110

Grillas P (1992) Les communautés de macrophytes submergées des marais temporaires oligo-halins de Camargue. Etude expérimentale des causes de la distribution des espèces. Rennes 1
Grillas P, Battedou G (1998) Effects of flooding date on the biomass, species composition and seed production in submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France). Wetl Future 207–218

Grillas P, Gauthier P, Yavercovski N, Perennou C (2004) Les mares temporaires méditerranéennes

Groom G, Krag Petersen I, Anderson MD, Fox AD (2011) Using object-based analysis of image data to count birds: mapping of Lesser Flamingos at Kamfers Dam, Northern Cape, South Africa. Int J Remote Sens 32:4611–4639

Gruber B, Reineking B, Calabrese JM, et al (2008) A new method for estimating visitation rates of cryptic animals via repeated surveys of indirect signs. J Appl Ecol 45:728–735

Guillemain M (2000) Le fonctionnement du peuplement de canards des marais de l'ouest: compromis entre competition et vigilance dans les strategies d'alimentation individuelles. Paris 6

Guillemain M, Aubry P, Folliot B, Caizergues A (2016) Duck hunting bag estimates for the 2013/14 season in France. Wildfowl 66:126–141

Guillemain M, Champagnon J, Massez G, et al (2015) Becoming more sedentary? Changes in recovery positions of Mallard Anas platyrhynchos ringed in the Camargue, France, over the last 50 years. Wildfowl 65:51–63

Guillemain M, Dehorter O, Johnson AR, Simon G (2005) A test of the wintering strategy hypothesis with teal (Anas crecca) ringed in the Camargue, southern France. J Ornithol 146:184–187

Guillemain M, Devineau O, Brochet A-L, et al (2010) What is the spatial unit for a wintering teal Anas crecca? Weekly day roost fidelity inferred from nasal saddles in the Camargue, southern France. Wildl Biol 16:215–220

Guillemain M, Elmberg J (2014) The teal. Bloomsbury Publishing

Guillemain M, Fritz H, Duncan P (2002a) The importance of protected areas as nocturnal feeding grounds for dabbling ducks wintering in western France. Biol Conserv 103:183–198

Guillemain M, Fritz H, Guillon N, Simon G (2002b) Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks: the role of lamellar density and body length in winter. Oikos 98:547–551

Guillemain M, Mondain-Monval J-Y, Weissenbacher E, et al (2008) Hunting bag and distance from nearest day-roost in Camargue ducks. Wildl Biol 14:379–385

Guillemain M, Pöysä H, Fox AD, et al (2013) Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know? Wildl Biol 19:404–419

Hearn R, Nagy S, van Roomen M, et al (2018) Guidelines on Waterbird Monitoring, AEWA Conservation Guidelines No. 9, AEWA Technical Series No. XX. Bonn, Germany.

Henny CJ, Anderson DR, Pospahala RS (1972) Aerial Surveys of Waterfowl Production in North America, 1955-71. U.S. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife

Hilborn R, Redfield JA, Krebs CJ (1976) On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. Can J Zool 54:1019–1024

Hirschfeld A, Heyd A (2005) Mortality of migratory birds caused by hunting in Europe: bag statistics and proposals for the conservation of birds and animal welfare. Ber Vogelschutz 42:47–74

Hobbs NT, Hooten MB (2015) Bayesian models. Princeton University Press

Hodges JI (1993) Count: A simulation for learning to estimate wildlife numbers. JSTOR

Hodgson JC, Baylis SM, Mott R, et al (2016) Precision wildlife monitoring using unmanned aerial vehicles. Sci Rep 6:1–7

Hodgson JC, Mott R, Baylis SM, et al (2018) Drones count wildlife more accurately and precisely than humans. Methods Ecol Evol 9:1160–1167. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12974

Hollings T, Burgman M, Andel M van, et al (2018) How do you find the green sheep? A critical review of the use of remotely sensed imagery to detect and count animals. Methods Ecol Evol 9:881–892. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12973

Holsman KK, Haynie AC, Hollowed AB, et al (2020) Ecosystem-based fisheries management forestalls climate-driven collapse. Nat Commun 11:4579. https://doi.org/10.1038/s41467-020-18300-3

Hooper HL, Connon R, Callaghan A, et al (2006) The use of image analysis to estimate population growth rate in Daphnia magna. J Appl Ecol 43:828–834

Hostetler JA, Chandler RB (2015) Improved state-space models for inference about spatial and temporal variation in abundance from count data. Ecology 96:1713–1723

Huelsenbeck JP, Bull JJ, Cunningham CW (1996) Combining data in phylogenetic analysis. Trends Ecol Evol 11:152–158. https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10006-9

Iknayan KJ, Tingley MW, Furnas BJ, Beissinger SR (2014) Detecting diversity: emerging methods to estimate species diversity. Trends Ecol Evol 29:97–106. https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.10.012

Ireland AW, Palandro DA, Garas VY, et al (2019) Testing unmanned aerial systems for monitoring wildlife at night. Wildl Soc Bull 43:182–190

Isaac NJ, Jarzyna MA, Keil P, et al (2020) Data integration for large-scale models of species distributions. Trends Ecol Evol 35:56–67

IUCN (2019) The IUCN Red List of Threatened Species

Jachmann H (2002) Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. J Appl Ecol 39:841–852. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00752.x

Jachmann H (2001) Ground Count Techniques; an Introduction. In: Jachmann H (ed) Estimating Abundance of African Wildlife: An Aid to Adaptive Management. Springer US, Boston, MA, pp 39–43

Jenkins KJ, Manly BFJ (2008) A double-observer method for reducing bias in faecal pellet surveys of forest ungulates. J Appl Ecol 45:1339–1348

Joensen AH (1968) Wildfowl counts in Denmark in November 1967 and January 1968. Methods Results

Johnson FA, Alhainen M, Fox AD, et al (2018) Making do with less: must sparse data preclude informed harvest strategies for European waterbirds? Ecol Appl 28:427–441

Johnson W, Schmidt P, Taylor D (2014) Foraging flight distances of wintering ducks and geese: a review. Avian Conserv Ecol 9:2

Johnston A, Hochachka WM, Strimas-Mackey ME, et al (2021) Analytical guidelines to increase the value of community science data: An example using eBird data to estimate species distributions. Divers Distrib 27:1265–1277. https://doi.org/10.1111/ddi.13271

Kayser Y, Gauthier-Clerc M, Bechet A, et al (2008) Compte rendu ornithologique camarguais pour les années 2001-2006. Rev Décologie 63:299–349

Kayser Y, Giraud C, Massez G, et al (2003) Compte-rendu ornithologique camarguais pour les années 1995-2000. Rev Décologie 58:5–76

Kear J (2010) Man and wildfowl. A&C Black

Kemink KM, Gue CT, Loesch CR, et al (2019) Impacts of oil and gas development on duck brood abundance. J Wildl Manag 83:1485–1494

Kendall WL (1999) Robustness of closed capture–recapture methods to violations of the closure assumption. Ecology 80:2517–2525

Kendall WL, Peterjohn BG, Sauer JR (1996) First-time observer effects in the North American breeding bird survey. The Auk 113:823–829

Kéry M, Dorazio RM, Soldaat L, et al (2009) Trend estimation in populations with imperfect detection. J Appl Ecol 46:1163–1172. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01724.x

Kéry M, Royle JA (2020) Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS: Volume 2: Dynamic and Advanced Models. Academic Press

Kery M, Royle JA (2010) Hierarchical modelling and estimation of abundance and population trends in metapopulation designs. J Anim Ecol 79:453–461

Kéry M, Schaub M (2011) Bayesian Population Analysis using WinBUGS: A Hierarchical Perspective. Academic Press

Kingsford RT, Porter JL (1993) Waterbirds of Lake Eyre, Australia. Biol Conserv 65:141–151. https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90443-5

Kingsford RT, Porter JL (2009) Monitoring waterbird populations with aerial surveys–what have we learnt? Wildl Res 36:29–40

Kingsford RT, Porter JL, Brandis KJ, Ryall S (2020) Aerial surveys of waterbirds in Australia. Sci Data 7:1–6

Kingsford RT, Wong PS, Braithwaite LW, Maher MT (1999) Waterbird abundance in eastern Australia, 1983–92. Wildl Res 26:351–366. https://doi.org/10.1071/wr96062

Kissling ML, Garton EO (2006) Estimating detection probability and density from point-count surveys: a combination of distance and double-observer sampling. The Auk 123:735–752

Klein RG (2000) Human evolution and large mammal extinctions. Antelopes Deer Relat Present Future Foss Rec Behav Ecol Syst Conserv Yale Univ Press N Hav 128–139

Knape J, Korner-Nievergelt F (2015) Estimates from non-replicated population surveys rely on critical assumptions. Methods Ecol Evol 6:298–306

Koch PL, Barnosky AD (2006) Late Quaternary extinctions: state of the debate. Annu Rev Ecol Evol Syst 37:215–250

Koh LP (2004) Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. Science 305:1632–1634. https://doi.org/10.1126/science.1101101

Krebs CJ (1978) Ecology: The experimental analysis of distribution nad abundance. Benjamin Cummings, San Francisco, California.

Laake JL, Borchers DL (2004) Methods for incomplete detection at distance zero. Adv Distance Sampl 108–189

Laake JL, Calambokidis J, Osmek SD, Rugh DJ (1997) Probability of detecting harbor porpoise from aerial surveys: estimating g (0). J Wildl Manag 61:63–75

Lahoz W, Khattatov B, Ménard R (2010) Data Assimilation and Information. In: Lahoz W, Khattatov B, Menard R (eds) Data Assimilation: Making Sense of Observations. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 3–12

Laliberte AS, Ripple WJ (2003) Automated wildlife counts from remotely sensed imagery. Wildl Soc Bull 31:362–371

Lampio T (1974) Hunting rationalization studies. Finnish Game and Fisheries Research Institute Game Division

LaRue MA, Rotella JJ, Garrott RA, et al (2011) Satellite imagery can be used to detect variation in abundance of Weddell seals (Leptonychotes weddellii) in Erebus Bay, Antarctica. Polar Biol 34:1727–1737

Laurance WF, Carolina Useche D, Rendeiro J, et al (2012) Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. Nature 489:290–294. https://doi.org/10.1038/nature11318

Lauret V, Labach H, Authier M, Gimenez O (2021) Using single visits into integrated occupancy models to make the most of existing monitoring programs. bioRxiv 848663

Lebreton J-D (2011) The impact of global change on terrestrial Vertebrates. C R Biol 334:360–369

Lele SR, Moreno M, Bayne E (2012) Dealing with detection error in site occupancy surveys: what can we do with a single survey? J Plant Ecol 5:22–31

Liley D, Sutherland WJ (2007) Predicting the population consequences of human disturbance for Ringed Plovers Charadrius hiaticula: a game theory approach. Ibis 149:82–94

Lindberg MS (2012) A review of designs for capture–mark–recapture studies in discrete time. J Ornithol 152:355–370

Lindenmayer DB, Likens GE (2009) Adaptive monitoring: a new paradigm for long-term research and monitoring. Trends Ecol Evol 24:482–486

Link WA, Hatfield JS (1990) Power Calculations and Model Selection for Trend Analysis: A Comment. Ecology 71:1217–1220. https://doi.org/10.2307/1937393

Link WA, Sauer JR (1998) Estimating Population Change from Count Data: Application to the North American Breeding Bird Survey. Ecol Appl 8:258–268. https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0258:EPCFCD]2.0.CO;2

Livezey KB, Fernandez-Juricic E, Blumstein DT (2016) Database of bird flight initiation distances to assist in estimating effects from human disturbance and delineating buffer areas. J Fish Wildl Manag 7:181–191

Lyons MB, Brandis KJ, Murray NJ, et al (2019) Monitoring large and complex wildlife aggregations with drones. Methods Ecol Evol 10:1024–1035

Lyons SK, Smith FA, Brown JH (2004) Of mice, mastodons and men: human-mediated extinctions on four continents. Evol Ecol Res 6:339–358

MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, et al (2017) Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier

MacSwiney MCM, Clarke FM, Racey PA (2008) What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. J Appl Ecol 45:1364–1371. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x

Madsen J (1998) Experimental refuges for migratory waterfowl in Danish wetlands. II. Tests of hunting disturbance effects. J Appl Ecol 35:398–417. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00315.x

Madsen J, Fox AD (1995) Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. Wildl Biol 1:193–207. https://doi.org/10.2981/wlb.1995.0025

Madsen J, Williams JH, Johnson FA, et al (2017) Implementation of the first adaptive management plan for a European migratory waterbird population: The case of the Svalbard pink-footed goose Anser brachyrhynchus. Ambio 46:275–289. https://doi.org/10.1007/s13280-016-0888-0

Maes D, Isaac NJ, Harrower CA, et al (2015) The use of opportunistic data for IUCN Red List assessments. Biol J Linn Soc 115:690–706

Marazanof F (1969) Contribution à l'étude écologique des mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue. In: Annales de Limnologie-International Journal of Limnology. EDP Sciences, pp 201–323

Martin J, Royle JA, Mackenzie DI, et al (2011) Accounting for non-independent detection when estimating abundance of organisms with a Bayesian approach. Methods Ecol Evol 2:595–601
Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, et al (2005) Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. Ecol Lett 8:1235–1246. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00826.x

Martinson RK, Kaczynski CF (1967) Factors influencing waterfowl counts on aerial surveys, 1961-66. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife

Mathevet R, Béchet A, Roché J-E (2020) Politiques du flamant rose: Vers une écologie du sauvage, Illustrated édition. Wildproject Editions, Marseille

Mathevet R, Etienne M, Lynam T, Calvet C (2011) Water management in the Camargue Biosphere Reserve: insights from comparative mental models analysis. Ecol Soc 16:20

Mathevet R, Tamisier A (2002) Creation of a nature reserve, its effects on hunting management and waterfowl distribution in the Camargue (southern France). Biodivers Conserv 11:509–519
Mathisen OA, Lopp RJ (1963) Photographic census of the Steller sea lion herds in Alaska, 1956-58. US Department of Interior, Fish and Wildlife Service

Matthews GVT (1960) An examination of basic data from wildfowl counts. In: Proceedings of the International Ornithological Congress. pp 483–491

McCaffery R, Nowak JJ, Lukacs PM (2016) Improved analysis of lek count data using N-mixture models. J Wildl Manag 80:1011–1021. https://doi.org/10.1002/jwmg.21094

McCulloch MN, Tucker GM, Baillie SR (2008) The hunting of migratory birds in Europe: a ringing recovery analysis. Ibis 134:55–65. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb04734.x

McDonald-Madden E, Baxter PW, Fuller RA, et al (2010) Monitoring does not always count. Trends Ecol Evol 25:547–550

McKee JK (2003) Sparing Nature: The Conflict Between Human Population Growth and Earth's Biodiversity. Rutgers University Press

McKellar AE, Shephard NG, Chabot D (2021) Dual visible-thermal camera approach facilitates drone surveys of colonial marshbirds. Remote Sens Ecol Conserv 7:214–226

McKelvey KS, Aubry KB, Schwartz MK (2008) Using anecdotal occurrence data for rare or elusive species: the illusion of reality and a call for evidentiary standards. BioScience 58:549–555

McMahon CR, Howe H, Van Den Hoff J, et al (2014) Satellites, the all-seeing eyes in the sky: counting elephant seals from space. PloS One 9:e92613

Miller DA, Nichols JD, Gude JA, et al (2013) Determining occurrence dynamics when false positives occur: estimating the range dynamics of wolves from public survey data. PLoS One 8:e65808

Miller DA, Pacifici K, Sanderlin JS, Reich BJ (2019) The recent past and promising future for data integration methods to estimate species' distributions. Methods Ecol Evol 10:22–37

Millspaugh J, Marzluff JM (2001) Radio tracking and animal populations. Academic Press

Moll RJ, Millspaugh JJ, Beringer J, et al (2007) A new 'view'of ecology and conservation through animal-borne video systems. Trends Ecol Evol 22:660–668

Mondain-Monval JY, Girard O (2000) Le Canard Colvert, la Sarcelle d'Hiver & autres canards de surface. Faune Sauvage 251:124–139

Mondain-Monval J-Y, Olivier A, Le Bihan A (2013) Recent trends in the number of hunters and the harvest of wildfowl in the Camargue, France: preliminary results. Wildfowl 192–201
Morton SR, Brennan KG, Armstrong MD (1990) Distribution and Abundance of Ducks in the Alligator Rivers Region, Northern Territory. Wildl Res 17:573–590. https://doi.org/10.1071/wr9900573

Mouronval JB, Brochet AL, Aubry P, Guillemain M (2014) Les anatidés hivernant en Camargue se nourrissent-ils dans les marais aménagés pour la chasse. Faune Sauvage 303:14–21

Münzbergová Z, Ehrlén J (2005) How best to collect demographic data for population viability analysis models. J Appl Ecol 42:1115–1120

Nakagawa S, Parker TH (2015) Replicating research in ecology and evolution: feasibility, incentives, and the cost-benefit conundrum. BMC Biol 13:88. https://doi.org/10.1186/s12915-015-0196-3

Newson SE, Evans KL, Noble DG, et al (2008) Use of distance sampling to improve estimates of national population sizes for common and widespread breeding birds in the UK. J Appl Ecol 45:1330–1338. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01480.x

Nichols JD, Bailey LL, O'Connell Jr AF, et al (2008) Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. J Appl Ecol 45:1321–1329

Nichols JD, Hines JE, Sauer JR, et al (2000) A Double-Observer Approach for Estimating Detection Probability and Abundance From Point Counts. The Auk 117:393–408. https://doi.org/10.1093/auk/117.2.393

Nichols JD, Runge MC, Johnson FA, Williams BK (2007) Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. J Ornithol 148:343–349. https://doi.org/10.1007/s10336-007-0256-8

Norton-Griffiths M (1975) The numbers and distribution of large mammals in Ruaha National Park, Tanzania. Afr J Ecol 13:121–140

Nowak E (1975) Wasservogelschutz und Jagd. Berichte Dtsch Sekt Int Rates Für Vogelschutz 15:71–79

Ogle K, Barber JJ (2008) Bayesian Data—Model Integration in Plant Physiological and Ecosystem Ecology. In: Lüttge U, Beyschlag W, Murata J (eds) Progress in Botany. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 281–311

Owen M, Black JM (1990) Waterfowl ecology. Blackie and Son, Ltd.

Owens IP, Bennett PM (2000) Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. Proc Natl Acad Sci 97:12144–12148

Pagano AM, Arnold TW (2009) Detection probabilities for ground-based breeding waterfowl surveys. J Wildl Manag 73:392–398

Parrish JM, Hunter BF (1969) Waterfowl botulism in the southern San Joaquin Valley, 1967-68. Calif Fish Game 55:265–272

Patterson JH (1979) Can ducks be managed by regulation? Experiences in Canada. In: Trans North Am Wildl and Nat Resour Conf. pp 130–139

Pearse AT, Gerard PD, Dinsmore SJ, et al (2008) Estimation and correction of visibility bias in aerial surveys of wintering ducks. J Wildl Manag 72:808–813

Peng C, Guiot J, Wu H, et al (2011) Integrating models with data in ecology and palaeoecology: advances towards a model–data fusion approach. Ecol Lett 14:522–536

Pernollet CA, Cavallo F, Simpson D, et al (2017) Seed density and waterfowl use of rice fields in Camargue, France. J Wildl Manag 81:96–111

Pettorelli N, Laurance WF, O'Brien TG, et al (2014) Satellite remote sensing for applied ecologists: opportunities and challenges. J Appl Ecol 51:839–848

Picon B (2020) L'espace et le temps en Camargue. Éditions Actes Sud

Pimm SL, Alibhai S, Bergl R, et al (2015) Emerging technologies to conserve biodiversity. Trends Ecol Evol 30:685–696

Pinsky ML, Byler D (2015) Fishing, fast growth and climate variability increase the risk of collapse. Proc R Soc B Biol Sci 282:20151053. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1053

Pirot JY, Chessel D, Tamisier A (1984) Exploitation alimentaire des zones humides de Camargue par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit: modélisation spatio-temporelle. Rev Décologie

Pollock KH, Marsh H, Bailey LL, et al (2004) Separating components of detection probability in abundance estimation: an overview with diverse examples. Island Press, Washington, DC, USA

Pospahala RS, Anderson DR, Henny CJ (1974) Population ecology of the mallard: II. Breeding habitat conditions, size of the breeding populations, and production indices. US Bureau of Sport Fisheries and Wildlife

Pöysä H, Dessborn L, Elmberg J, et al (2013) Harvest mortality in North American mallards: a reply to Sedinger and Herzog. J Wildl Manag 77:653–654

Prater J (1979) Trends in accuracy of counting birds. Bird Study 26:PP. 198-200

Prieto N, Tavecchia G, Telletxea I, et al (2019) Survival probabilities of wintering Eurasian Woodcocks Scolopax rusticola in northern Spain reveal a direct link with hunting regimes. J Ornithol 160:329–336. https://doi.org/10.1007/s10336-018-1617-1

Raftovich RV, Chandler SC, Wilkins KA (2015) Migratory bird hunting activity and harvest during the 2013–14 and 2014–15 hunting seasons. US Fish Wildl Serv Laurel Md USA

Reichman OJ, Jones MB, Schildhauer MP (2011) Challenges and Opportunities of Open Data in Ecology. Science 331:703–705. https://doi.org/10.1126/science.1197962

Reid LM (2001) THE EPIDEMIOLOGY OF MONITORING 1. JAWRA J Am Water Resour Assoc 37:815–820

Rice WR, Harder JD (1977) Application of Multiple Aerial Sampling to a Mark-Recapture Census of White-Tailed Deer. J Wildl Manag 41:197–206. https://doi.org/10.2307/3800595
Rodgers Jr JA, Linda SB, Nesbitt SA (1995) Comparing aerial estimates with ground counts of nests in wood stork colonies. J Wildl Manag 59:656–666

Ropert-Coudert Y, Wilson RP (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. Front Ecol Environ 3:437–444

Rota CT, Fletcher Jr RJ, Dorazio RM, Betts MG (2009) Occupancy estimation and the closure assumption. J Appl Ecol 46:1173–1181

Royle JA (2004) N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. Biometrics 60:108–115

Royle JA, Dorazio RM (2008) Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities. Elsevier

Saint-Andrieux C, Barboiron A, Salvaudon M (2020) Prélèvements ongulés sauvages saison 2019-2020. Faune Sauvage 327:I–VIII

Sandercock BK, Nilsen EB, Brøseth H, Pedersen HC (2011) Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan: Harvest and ptarmigan survival. J Anim Ecol 80:244–258. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01769.x

Santangeli A, Chen Y, Kluen E, et al (2020) Integrating drone-borne thermal imaging with artificial intelligence to locate bird nests on agricultural land. Sci Rep 10:10993. https://doi.org/10.1038/s41598-020-67898-3

Sanz-Pérez A, Sollmann R, Sardà-Palomera F, et al (2020) The role of detectability on bird population trend estimates in an open farmland landscape. Biodivers Conserv 29:1747–1765. https://doi.org/10.1007/s10531-020-01948-0

Sarda-Palomera F, Bota G, Viñolo C, et al (2012) Fine-scale bird monitoring from light unmanned aircraft systems. Ibis 154:177–183

Schaefer AL, Lukacs PM, Kissling ML (2015) Testing factors influencing identification rates of similar species during abundance surveys. The Condor 117:460–472. https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-143.1

Schaub M (2020) Combining counts of unmarked individuals and demographic data using integrated population models. Popul Ecol Pract 21:215–236

Schaub M, Abadi F (2011) Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. J Ornithol 152:227–237. https://doi.org/10.1007/s10336-010-0632-7

Schmaltz L, Quaintenne G, Couzi L (2020) Comptage des Oiseaux d'eau à la mi-janvier en France. Résultats 2020 du comptage Wetlands International. LPO Bird- Life France. Serv Connaiss Wetl Int Ministère Transit Écologique Solidaire 14 Pp Annex 101 PpRochefort 14
Schricke V (2000) Le fuligule milouin et autres canards plongeurs. Faune Sauvage 251:141–149

Simons TR, Alldredge MW, Pollock KH, Wettroth JM (2007) Experimental analysis of the auditory detection process on avian point counts. The Auk 124:986–999

Sinclair ARE (1972) Long term monitoring of mammal populations in the Serengeti: census of non-migratory ungulates, 1971. Afr J Ecol 10:287–297

Skaug HJ, Schweder T (1999) Hazard models for line transect surveys with independent observers. Biometrics 55:29–36

Smith GC, Henderson IS, Robertson PA (2005) A model of ruddy duck Oxyura jamaicensis eradication for the UK. J Appl Ecol 42:546–555

Smith GW (1995) A Critical Review of the Aerial and Ground Surveys of Breeding Waterfowl in North America. US Dept of the Interior, National Biological Survey, Biological Science Report 5

Smith LM, Pederson RL, Kaminski RM (1989) Habitat management for migrating and wintering waterfowl in North America. Texas Tech University Press

Sokos CK, Birtsas PK, Connelly JW, Papaspyropoulos KG (2013) Hunting of migratory birds: disturbance intolerant or harvest tolerant? Wildl Biol 19:113–125. https://doi.org/10.2981/12-032

Sólymos P, Lele S, Bayne E (2012) Conditional likelihood approach for analyzing single visit abundance survey data in the presence of zero inflation and detection error. Environmetrics 23:197–205

Spinage CA (1972) African Ungulate Life Tables. Ecology 53:645–652. https://doi.org/10.2307/1934778

Sutherland WJ (2008) The conservation handbook: research, management and policy. John Wiley & Sons

Sutherland WJ (2006) Ecological census techniques: a handbook. Cambridge university press

Sutherland WJ, Crockford NJ (1993) Factors affecting the feeding distribution of red-breasted geese Branta ruficollis wintering in Romania. Biol Conserv 63:61–65

Tamisier A (1972) Rythmes nycthéméraux des sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue. Alauda 40:107–135

Tamisier A (1976) Diurnal activities of green-winged teal and pintail wintering in Louisiana. Wildfowl 27:19–32

Tamisier A, Allouche L, Aubry F, Dehorter O (1995) Wintering strategies and breeding success: hypothesis for a trade-off in some waterfowl species. Wildfowl 46:76–88

Tamisier A, Béchet A, Jarry G, et al (2003) Effets du dérangement par la chasse sur les oiseaux d'eau: revue de littérature. Rev Décologie 58:435–449

Tamisier A, Dehorter O (1999) Camargue, canards et foulques: fonctionnement et devenir d'un prestigieux quartier d'hiver. Centre ornithologique du Gard

Tamisier A, Grillas P (1994) A review of habitat changes in the Camargue: an assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. Biol Conserv 70:39–47

Tamisier A, Pradel R (1992) Analyse statistique de l'habitat hivernal diurne du canard siffleur Anas penelope L. en Camargue. Perspectives de gestion. Rev Décologie 47:135–150

Tamisier A, Tamisier M-C (1981) L'existence d'unités fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la biotélémétrie. Rev Décologie 35:563–579

Tavecchia G, Besbeas P, Coulson T, et al (2009) Estimating population size and hidden demographic parameters with state-space modeling. Am Nat 173:722–733

Terletzky-Gese PA (2013) Utilizing remote sensing and geospatial techniques to determine detection probabilities of large mammals. Utah State University

Thompson FR, La Sorte FA (2008) Comparison of Methods for Estimating Bird Abundance and Trends From Historical Count Data. J Wildl Manag 72:1674–1682. https://doi.org/10.2193/2008-135

Thompson WL (2002) Towards Reliable Bird Surveys: Accounting for Individuals Present but not Detected. The Auk 119:18–25. https://doi.org/10.1093/auk/119.1.18

Tingley MW, Beissinger SR (2009) Detecting range shifts from historical species occurrences: new perspectives on old data. Trends Ecol Evol 24:625–633

Trolliet B (1986) Le prélèvement cynégétique des canards en France. Saison 1983-84. Bull Mens Off Natl Chasse 108:54–63

Trolliet F, Vermeulen C, Huynen M-C, Hambuckers A (2014) Use of camera traps for wildlife studies: a review. Biotechnol Agron Société Environ 18:446–454

Tsuji LJ, Wainman BC, Martin ID, et al (2008) Lead shot contribution to blood lead of First Nations people: the use of lead isotopes to identify the source of exposure. Sci Total Environ 405:180–185

Tyre AJ, Tenhumberg B, Field SA, et al (2003) Improving Precision and Reducing Bias in Biological Surveys: Estimating False-Negative Error Rates. Ecol Appl 13:1790–1801. https://doi.org/10.1890/02-5078

Ullmann A, Pirazzoli PA, Tomasin A (2007) Sea surges in Camargue: Trends over the 20th century. Cont Shelf Res 27:922–934

U.S. Fish and Wildlife Service (2017) Adaptive Harvest Management 2018 Hunting Season. USDepartmentofInterior,Washington,DC 69

Van Eerden MR (1998) Patchwork: Patch use, habitat exploitation and carrying capacityfor water birds in Dutch freshwater wetlands. University of Groningen

Vercauteren KC, Hygnstrom SE (1998) Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. J Wildl Manag 62:280–285

Vermeulen C, Lejeune P, Lisein J, et al (2013) Unmanned aerial survey of elephants. PloS One 8:e54700

Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. Science 277:494–499

Volpato GH, Lopes EV, Mendonça LB, et al (2009) The use of the point count method for bird survey in the Atlantic forest. Zool Curitiba 26:74–78

Walker J, Rotella JJ, Schmidt JH, et al (2013) Distribution of duck broods relative to habitat characteristics in the Prairie Pothole Region. J Wildl Manag 77:392–404

Walters CJ, Hilborn R (1976) Adaptive control of fishing systems. J Fish Board Can 33:145–159

Watson GW, Scott RF (1956) Aerial censusing of the Nelchina caribou herd. In: Transactions of the North American Wildlife Conference. pp 499–510

Weller MW, Batt BD (1988) Waterfowl in Winter

Wenger SJ, Freeman MC (2008) Estimating Species Occurrence, Abundance, and Detection Probability Using Zero-Inflated Distributions. Ecology 89:2953–2959. https://doi.org/10.1890/07-1127.1

White ER (2019) Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. BioScience 69:40–46. https://doi.org/10.1093/biosci/biy144

Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2002) Analysis and management of animal populations. Academic Press

Wilson KA, McBride MF, Bode M, Possingham HP (2006) Prioritizing global conservation efforts. Nature 440:337–340

Zheng Y (2012) Evaluating high resolution GeoEye-1 satellite imagery for mapping wildlife in open savannahs. University of Twente

Zipkin EF, Inouye BD, Beissinger SR (2019) Innovations in data integration for modeling populations. Ecology 100:e02713

Zipkin EF, Saunders SP (2018) Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. Biol Conserv 217:240–250

Zuur A, Ieno EN, Smith GM (2007) Analyzing ecological data. Springer

7 Annexe

Expériences de gestion cynégétique innovantes en Camargue :



des pistes pour la chasse au gibier d'eau de demain ?

David Vallecillo[1, 2], Pierre Defos du Rau[2], Anthony Olivier[1], Jocelyn Champagnon[1], Matthieu Guillemain[2], Nicolas Croce[3], Grégoire Massez[4], Jérémiah Petit[5], Nicolas Beck[1], Jean-Yves Mondain-Monval[2]

[1] *Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes – La Tour du Valat, Le Sambuc, Arles.*
[2] *ONCFS, Unité Avifaune migratrice – La Tour du Valat, Le Sambuc, Arles.*
[3] *ONCFS, Délégation interrégionale PACA-Corse – Graveson.*
[4] *Les Amis des Marais du Vigueirat – Mas-Thibert.*
[5] *Syndicat mixte pour la protection de la Camargue gardoise – Vauvert.*

Contact : vallecillo@tourduvalat.org

En Camargue, plusieurs groupes de chasseurs ont expérimenté des changements dans leurs modalités de gestion des habitats et des prélèvements, dans l'objectif de pratiquer une activité cynégétique à la fois plus durable et plus favorable à la biodiversité. Nous présentons ici quelques exemples de ces différentes pratiques mises en œuvre sur cinq territoires.

La Camargue est une zone humide d'importance internationale pour les oiseaux d'eau. Une forte activité cynégétique s'exerce sur environ 70 % de la surface en habitats naturels ou semi-naturels du delta. Cette activité favorise dans certains cas le maintien de ces habitats naturels du fait de sa rentabilité économique. Cependant, certaines modalités de gestion cynégétique restent améliorables. Dans ce contexte, une gestion innovante a été expérimentée sur plusieurs sites en faveur d'une chasse plus durable, c'est-à-dire promouvant une utilisation plus rationnelle des zones humides et de leur biodiversité. Cet article présente une exploration non exhaustive de ces pratiques.

Gestion des territoires à vocation cynégétique

Gestion hydraulique des marais : favoriser quelques longs assecs estivaux

Du point de vue hydrologique, le climat méditerranéen est caractérisé par des étés longs et secs et des précipitations très irrégulières généralement réparties sur l'automne et le printemps. Une flore originale très diversifiée, capable de supporter ces longs assecs estivaux, a ainsi évolué au sein des marais temporaires (Grillas & Roché, 1997). Afin de s'affranchir des contraintes hydrologiques néfastes pour l'agriculture et les habitants (crues

hivernales fréquentes, assecs et salinisation durant l'été), le fonctionnement hydraulique du delta du Rhône a été artificialisé au cours du XIXe siècle par la création de digues et d'un réseau de canaux d'irrigation et de pompage. Dans ce delta, les niveaux d'eau et la salinité des marais sont fortement tributaires des systèmes d'irrigation et de drainage. Afin de réduire les contraintes naturelles (sel et assèchement estival), les territoires de chasse sont aujourd'hui souvent approvisionnés en eau douce par pompage dès juin/juillet, en vue de l'ouverture de la chasse au gibier d'eau en août. Cet approvisionnement permet de fournir des conditions favorables aux anatidés et à certains herbiers qu'ils consomment (Tamisier & Grillas, 1994).

Si cet apport d'eau estival est propice au stationnement de nombreux oiseaux d'eau chassés et protégés, il impacte lourdement le fonctionnement écologique typique des milieux naturels méditerranéens originels. Par ailleurs, le maintien en eau des marais camarguais, notamment en été, conduit à leur eutrophisation (eaux plus chargées en nutriments) et au remplacement de la flore originale méditerranéenne par des communautés végétales moins diversifiées et plus typiques du climat océanique ou continental. Les mises en eau estivales trop fréquentes et régulières favorisent également la propagation d'espèces végétales invasives d'origine tropicale (*Ludwigia* sp., *Paspalum* sp.) qui entraîne : 1) l'obstruction des canaux, 2) une compétition avec les herbiers aquatiques autochtones et 3) parfois, l'utilisation d'herbicides interdits et néfastes pour l'écosystème en général (l'utilisation du glyphosate comme désherbant chimique n'est pas autorisée en zones humides).

Un retour à une gestion de l'eau plus proche d'une dynamique hydrologique naturelle est donc aujourd'hui souhaitable sur une proportion plus importante des marais de Camargue. Un assec estival prolongé permet une meilleure minéralisation de la matière organique, réduisant l'eutrophisation. L'allongement des périodes d'assec et donc de remontées de sel est aussi un moyen de lutte contre les espèces invasives. Ce choix s'inscrit également dans une logique d'économie et d'utilisation rationnelle de l'énergie et des ressources en eau, en limitant le recours au pompage (Lefebvre *et al.*, 2015).

Une gestion moins interventionniste du niveau d'eau a par exemple été mise en place sur les marais du Verdier (***encadré***) en 2003. La diversité des prélèvements confirme l'intérêt de la gestion pratiquée sur ce site (***figure***). Avec une pièce par chasseur et par jour sur la période 2007-2010 (***figure***), le prélèvement moyen sur les marais du Verdier est proche de celui des marais communaux de Camargue (environ 1,5 pièce/chasseur/jour). Lorsqu'un minimum de pompage est néanmoins nécessaire, l'approvisionnement en eau peut être effectué par une source d'énergie renouvelable, comme sur le territoire du Cassaïre (***encadré***) grâce à l'installation d'une éolienne.

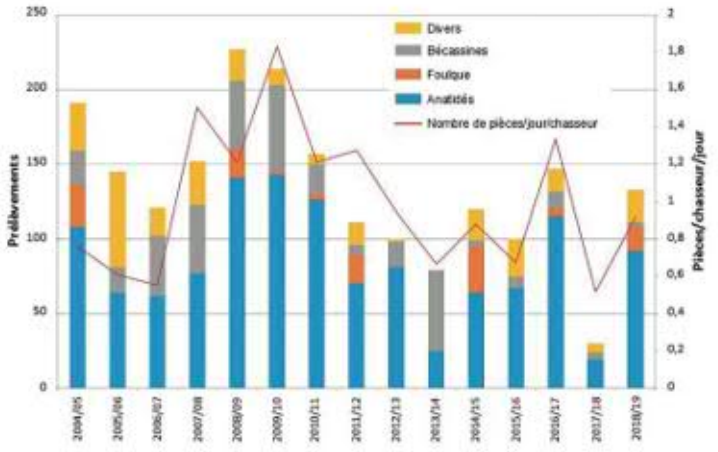


▲ *Marais de chasse envahi de jussie sur le domaine des Gargattes, résultat d'une gestion cynégétique du propriétaire antérieur.*

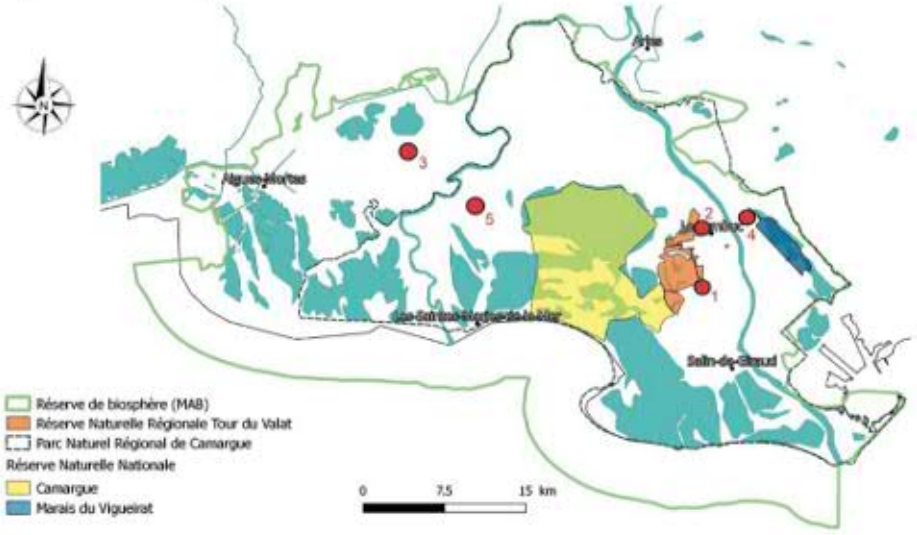
Sur le territoire des Grandes Cabanes (***encadré***), plusieurs expérimentations de gestion hydraulique différenciée sur les plans d'eau ont pour objectif de trouver la meilleure combinaison entre maintien de la diversité des herbiers et mises en eau compatibles avec l'activité de chasse.

Une mise en eau tardive favorise la diversité floristique, en particulier les cortèges associés au scirpe maritime (*Bolboschoenus maritimus*), ainsi que certaines espèces animales d'intérêt patrimonial telles que le leste à grands stigmas (*Lestes macrostigma*). En revanche, comme observé par le groupe cynégétique de la Tour du Valat (***encadré***), elle peut être à l'origine d'une baisse relative de la valeur cynégétique d'un site. Cette baisse peut être liée au raccourcissement de la période durant laquelle les marais sont attractifs pour les oiseaux, mais aussi être la conséquence d'une dynamique hydrologique naturelle sur les ressources trophiques : l'évolution des herbiers qui en découle peut réduire les opportunités de prélèvement de canards et de foulques, mais favoriser le prélèvement d'oies cendrées (*Anser anser*).

Figure Évolution des tableaux de chasse sur les marais du Verdier selon les années, en valeur absolue et en nombre de pièces/chasseur/jour.



▶ Encadré • Spécificités des cinq territoires de chasse



Les chasses pilotes sont situées pour certaines sur des zones de gagnage (alimentation nocturne) et d'autres de remise du gibier d'eau (repos diurne).

1. Tour du Valat : *un groupe cynégétique précurseur sur un espace protégé privé. Chasse sur sites de gagnage.*
En 1961, Luc Hoffmann, ornithologue et fondateur de la Tour du Valat, décide de créer un groupe de chasse sur cette propriété et impose alors quelques règles novatrices telles que la contribution aux activités de recherche de la Tour du Valat. Près de soixante ans plus tard, l'activité cynégétique est toujours pratiquée par des salariés. Une association de chasseurs à l'arc contribue également à la régulation et au décantonnement des sangliers à l'intérieur de la réserve naturelle régionale.

2. Marais du Verdier : *une activité de chasse « publique » sur un terrain « privé » dédié au « multiusage ». Chasse sur site de gagnage.*
En 2003, la Tour du Valat, acquiert 120 hectares d'une ancienne pisciculture et propose à la population locale du Sambuc, le hameau voisin, de s'impliquer dans la gestion du site avec l'obligation d'en maintenir la valeur écologique, tout en développant des activités consensuelles dans un esprit d'usages multiples du territoire (accueil des chevaux des villageois ainsi que d'un troupeau de vaches Camargue, pêche de loisir, promenade). Pour une contribution minime, des chasseurs habitant le Sambuc se partagent des marais possédant un bon potentiel d'accueil pour le gibier d'eau.

3. Le marais des Gargattes et l'étang de Coute : *maintien de l'activité cynégétique avec une dimension sociale. Chasse sur sites de remise et gagnage.*
Le Conseil départemental du Gard a acquis en 2014 le marais des Gargattes et l'étang de Coutte. Ces domaines ont été confiés en gestion au Syndicat mixte pour la protection et la gestion de la Camargue gardoise (SMCG). Le SMCG a souhaité maintenir une pratique raisonnée de la chasse sur le site et propose aux sociétés communales de chasse des huit communes membres du Syndicat la mise en œuvre d'actions pédagogiques, à destination des jeunes chasseurs de gibier d'eau.

4. Lou Cassaïre : *un projet participatif de restauration d'une zone humide sur un terrain public. Chasse sur site de gagnage.*
En 2004, le Conservatoire du littoral (CDL) acquiert un domaine agricole où il est décidé avec le gestionnaire (Les Amis des Marais du Vigueirat) de permettre l'exercice de la chasse. La société de chasse communale de Mas-Thibert (Amicale des chasseurs de Mas-Thibert), comptant environ 35 adhérents, s'est montrée intéressée pour participer à ce projet de restauration écologique active des habitats de friches agricoles en habitats naturels de zones humides, permettant l'accueil du gibier d'eau.

5. Les Grandes Cabanes : *ancienne grande chasse de 472 ha, gérée depuis 2012 par l'ONCFS. Chasse sur sites de remise.*
En 2012, le CDL propose à l'ONCFS de gérer 472 hectares du domaine des Grandes Cabanes du Vaccarès, anciennement chasse privée. L'ONCFS et le CDL fixent comme objectif principal la conservation du patrimoine naturel et le maintien d'une chasse durable. La chasse au gibier d'eau (anatidés et foulques uniquement) est pratiquée sur 50 % de la superficie du site, le reste n'étant jamais chassé. Les chasseurs sont majoritairement des locaux, issus principalement de la société de chasse communale et conviés sur proposition de leur représentant, des membres de l'ONCFS, ainsi que des invités extérieurs dans un but promotionnel.

	Propriétaire	Date d'acquisition	Surface chassée (ha)	Nombre total de chasseurs	Fréquence de l'activité de chasse
1	Privé	1948	366	12	3 jours/semaine
2	Privé	2003	50	10	2 jours/semaine
3	Public	2014	285	20	5 matinées/saison
4	Public	2004	70	10	2 jours/semaine
5	Public	2012	236	6	7 matinées/saison



▲ *Sur le territoire du Cassaire, l'alimentation électrique de la pompe hydraulique est produite par une petite éolienne.*

Gestion de la végétation envahissante : pâturage plutôt que roues-cages

Avec la gestion hydraulique, la gestion de la végétation est un élément déterminant pour la pratique de la chasse. Un contrôle de la végétation émergente (roseaux, massettes, typhas et grands scirpes tels que *Scirpus lacustris*, *Schoenoplectus litoralis*) est parfois nécessaire pour maintenir la capacité d'accueil des marais de chasse et l'attrait cynégétique. Les gestionnaires de ces chasses utilisent fréquemment des tracteurs équipés de « roues-cages » pour contrôler la végétation de leurs marais. Cependant, une utilisation abusive de ce mode opératoire pose un certain nombre de problèmes comme la déstructuration des sols ou la dissémination d'espèces végétales exogènes (chiendent d'eau par bouturage par exemple), et pourrait provoquer la mortalité d'un certain nombre d'espèces protégées (cistude d'Europe *Emys orbicularis*, couleuvres aquatiques, amphibiens...).

L'utilisation régulière du pâturage extensif peut être une solution à cette problématique. Si la pression de pâturage ne permet pas un contrôle suffisant des grands scirpes, un gyrobroyage en fin de période végétative permet d'ouvrir le marais avant la remise en eau et n'impacte nullement le peuplement d'hélophytes l'année suivante.

La gestion de la végétation sur les différents territoires pilotes est de fait essentiellement assurée par pâturage extensif (ovin, bovin et équin).

Agrainage du gibier d'eau : déconseillé/interdit

La mise en eau estivale des marais de chasse est favorable au développement de macrophytes caractéristiques des plans d'eau continentaux, telles que les potamots (*Potamogeton* sp.) et les myriophylles en épi (*Myriophyllum spicatum*), qui sont consommés par les canards herbivores comme le canard chipeau (*Mareca strepera*) – (Tamisier & Grillas, 1994 ; Mouronval et *al.*, 2014). Afin d'attirer les anatidés granivores (canard colvert *Anas platyrhynchos* et sarcelle d'hiver *Anas crecca*), l'agrainage à base de résidus de récolte (graines de riz et d'adventices, millet et sorgho) est aujourd'hui largement pratiqué en Camargue. Paradoxalement, la quasi-totalité des chasseurs camarguais interrogés réprouve cette pratique, car elle est tenue pour responsable de la baisse des tableaux de chasse et de leur diversité, mais défend sa nécessité dès lors que les chasses voisines



▲ *Une utilisation abusive des tracteurs à roues-cages pour entretenir la végétation peut impacter négativement le milieu.*

y ont recours. En outre, l'agrainage est susceptible d'introduire des graines de plantes invasives dans les marais et favorise probablement les populations de sangliers. Enfin, il peut donner une image trompeuse de la gestion d'un marais de chasse en maintenant un gagnage artificiel qui, grâce à des tableaux satisfaisants, dédouane le gestionnaire de conserver ou promouvoir des habitats naturellement producteurs de graines. Une chasse durable, pratiquée sur des habitats en bon état de conservation, de fonctionnement et donc de production primaire, doit pouvoir s'affranchir de l'agrainage.

Sur l'ensemble des cinq territoires pilotes, l'agrainage est totalement proscrit. Cette interdiction est approuvée par la plupart des chasseurs de ces territoires qui jugent l'agrainage incompatible avec le principe d'une chasse plus « éthique », qui n'accroît pas artificiellement la probabilité de succès du chasseur.



▲ *Sur le domaine du Cassaire, la gestion de la végétation est réalisée par un troupeau de chevaux pâturant en dehors de la période de chasse.*

Partage de l'espace et du temps : promouvoir le multiusage

La durabilité de la chasse ne s'évalue pas seulement en termes biologiques, mais également en termes sociologiques. Le partage de l'espace public et du temps entre chasseurs et non-chasseurs fait l'objet de polémiques croissantes. De plus, le tourisme ornithologique, au même titre que la chasse au gibier d'eau, constitue un enjeu économique et sociétal important en Camargue, et un conflit d'usage potentiel avec l'activité cynégétique sur les terrains publics.

Pour résoudre ces conflits d'usage, plusieurs mesures favorisant le multiusage ont été mises en œuvre sur l'ensemble des territoires pilotes. Dans les marais du Verdier, la chasse est pratiquée sur la moitié du site la plus éloignée du village pour limiter le dérangement, la partie non chassée servant de zone tampon. Au cours du mois de septembre, en raison du nombre potentiellement plus important de promeneurs, la chasse n'est pas pratiquée en journée (elle a lieu uniquement jusqu'à 9 h 00 le matin et à partir de 19 h 00 le soir). Les autres utilisateurs ne sont pas exclus de la gestion de la chasse, pas plus que les chasseurs ne sont exclus de la gestion du reste du marais. Plusieurs réunions ont été organisées entre la Tour du Valat et les différentes parties prenantes, habitants du Sambuc et chasseurs communaux d'Arles, le site du Verdier se trouvant dans leur périmètre d'activités. Cette phase de concertation a permis de faire accepter la chasse par la grande majorité des autres utilisateurs du site et des villageois. À la Tour du Valat, une partie du territoire n'est chassée qu'un dimanche sur deux en alternance, afin de permettre aux autres utilisateurs de profiter de cet espace en toute quiétude et de limiter la pression de chasse.

Gestion du prélèvement

Période de chasse : ouverture retardée pour ne pas perturber la fin de la reproduction, notamment sur les zones maintenues en eau l'été

Actuellement, en application de la directive européenne « Oiseaux », la chasse aux espèces migratrices est autorisée uniquement en dehors des périodes de reproduction et de migration prénuptiale. En France, la date d'ouverture de la chasse au gibier d'eau est fixée depuis quelques années par arrêté ministériel au 21 août dans les marais de l'intérieur, et la fermeture au 31 janvier. De surcroît, la chasse de la nette rousse (*Netta rufina*), des fuligules milouin (*Aythya ferina*) et morillon (*Aythya fuligula*), du canard chipeau et des rallidés n'est autorisée qu'à partir du 15 septembre en raison de leur reproduction plus tardive. Ainsi en va-t-il en Camargue. Cependant, cet échelonnement des dates d'ouverture induit d'importants risques de confusion entre certaines espèces. En outre, il ne protège pas les nichées non volantes du dérangement lié à la chasse des espèces déjà ouvertes, en particulier lors de la recherche du gibier tué ou de la chasse « devant soi » ou « à l'avant » avec chiens.

Le principe d'une date d'ouverture identique en septembre pour toutes les espèces permet d'éviter de déranger celles qui n'ont pas fini leur reproduction.

Sur quatre des cinq territoires, la période de chasse est ainsi fixée de mi-septembre au 31 janvier. Une restriction encore plus importante est instaurée sur le domaine des Gargattes (***encadré***) : seulement cinq matinées de chasse à l'eau y sont généralement organisées par saison, la première ayant lieu début octobre.

Suivi des tableaux de chasse et limitation des prélèvements : suivi et rendu individuel du tableau obligatoires

La connaissance des prélèvements opérés par la chasse, en complément des suivis de populations, est indispensable pour gérer les espèces gibiers. La mise en place d'un dispositif de suivi régulier des prélèvements est envisagée au niveau national dans les années à venir, sur un nombre croissant d'espèces, dans le cadre d'une gestion adaptative des populations (Bacon & Guillemain, 2018).

Sur la totalité des cinq territoires pilotes, les prélèvements font l'objet d'un suivi individuel obligatoire. La limitation des prélèvements est également discutée d'un point de vue éthique et recommandée par la charte du Parc naturel

régional de Camargue, car il existe actuellement peu d'arguments techniques pour la majorité des espèces de gibier migrateur. Par matinée, un prélèvement maximal autorisé (PMA) de dix canards, une oie et cinq limicoles par poste (soit pour deux chasseurs) est mis en application sur le domaine des Gargattes. Sur le domaine de la Tour du Valat et les marais du Verdier, un PMA de 10 pièces par chasseur et par jour de chasse est fixé. Des PMA espèces peuvent également être mis en place, comme celui des oies cendrées dont le prélèvement est limité à deux spécimens par sortie et à 10 par saison sur la Tour du Valat et le Verdier. Le domaine des Grandes Cabanes a instauré pour sa part une limitation du nombre de cartouches utilisables par jour, afin de responsabiliser les chasseurs à réaliser des tirs à courte distance et *in fine* réduire le nombre d'oiseaux blessés.

Types de munitions : le plomb, un toxique pour l'environnement et la santé

La grenaille de plomb des cartouches de fusils de chasse a depuis longtemps été une munition privilégiée du fait de ses propriétés balistiques. Il est maintenant amplement documenté que l'utilisation massive de cartouches au plomb conduit à une intoxication, dite saturnine, d'une importante proportion d'oiseaux d'eau (Pain, 1991 ; Mondain-Monval *et al.*, 2002). En fonction du niveau de contamination, plusieurs effets sub-létaux et/ou létaux apparaissent, comme par exemple une diminution des réserves énergétiques. Du fait des conséquences néfastes sur les populations de gibier d'eau et sur leurs prédateurs, ainsi que sur la santé des consommateurs de venaison, l'emploi des munitions au plomb a été interdit dans les zones humides de la plupart des pays signataires de l'Accord sur la conservation des oiseaux d'eau migrateurs d'Afrique-Eurasie (AEWA), dont la France depuis 2005. Cependant, l'interdiction des munitions au plomb en zones humides n'est pas totalement respectée, notamment en Camargue, et beaucoup de chasseurs continuent à en utiliser frauduleusement. Seul l'usage du plomb est interdit en zones humides (et non pas le port sur soi de munitions au plomb). Cette interdiction est donc en pratique extrêmement difficile à faire respecter. Ainsi, 66 % des douilles retrouvées lors de la saison 2018/2019 sur les drailles communales utilisées par le Groupe cynégétique arlésien en bordure de la Tour du Valat provenaient de cartouches au plomb, et ce malgré les contrôles.

L'emploi de munitions non toxiques est possible sans abîmer les fusils en respectant les consignes de la C.I.P., Commission internationale permanente pour l'épreuve des armes à feu portatives (Mondain-Monval *et al.*, 1999). La tenue individuelle de carnets de chasse a permis de montrer que l'efficacité des munitions non toxiques était, pour les types de chasse pratiqués en Camargue, globalement comparable à celle des munitions au plomb en deçà d'une trentaine de mètres (Mondain-Monval & Lamarque, 2004).

Le port sur soi de cartouches au plomb est interdit sur l'ensemble des territoires pilotes, ce qui permet de simplifier notablement les contrôles par les gardes. Le saturnisme ayant été identifié dès 1960 comme un phénomène important en Camargue (Hoffmann, 1960), la Tour du Valat a demandé à ses chasseurs de ne plus utiliser de munitions au plomb sur ses terrains onze ans avant l'interdiction nationale. Le caractère démonstratif et pionnier de ce groupe de chasse a permis de montrer la légitimité d'un changement de cartouches à travers les études réalisées. Les dernières analyses ont révélé le remplacement progressif du plomb par des billes de fer doux dans les gésiers de certains canards prélevés sur la Tour du Valat, ce qui prouve l'efficacité de la mesure pour lutter contre cette contamination (Mondain-Monval *et al.*, 2017).



▲ *Le domaine des Grandes Cabanes a instauré une limitation du nombre de cartouches utilisables par jour, afin de responsabiliser les chasseurs à ne tirer qu'à bonne portée.*

Conclusion

Ces différents groupes de chasse se sont fixés pour objectif principal le développement, l'expérimentation et la vulgarisation de modes de gestion en faveur d'une chasse plus durable sur les plans environnemental et économique. Si les choix adoptés ont pu au début susciter des interrogations ou des craintes, il apparaît aujourd'hui qu'ils sont de plus en plus acceptés. Ainsi, la tenue d'un carnet de prélèvement ou la participation à des recherches scientifiques sont des actions qui sont désormais encouragées par les institutions de la chasse en d'autres lieux. Ces actions sont pratiquées de manière volontaire par un nombre croissant de chasseurs convaincus de la nécessité d'avoir une meilleure connaissance de l'impact de leurs pratiques.

Sur les domaines concernés dans cet article, les cotisations demandées aux chasseurs sont toutes extrêmement minimes voire nulles. Au mieux, elles peuvent permettre de ne financer qu'une partie de la gestion et de la conservation du site. Cependant, contrairement à la majorité des chasses sur terrains publics (et sur les domaines présentés ici), le coût de « l'action de chasse » sur les domaines privés dépend avant tout du tableau qui y est réalisé. Ce paiement permet souvent de financer l'intégralité des coûts de gestion, et par conséquent de maintenir des marais qui pourraient sans cela être reconvertis à d'autres usages plus lucratifs mais moins intéressants pour la



En Camargue, la location du droit de chasse sur certains domaines privés peut être une alternative économique à l'agriculture.

biodiversité. Rappelons que l'agriculture intensive est, ici comme ailleurs, encore largement subventionnée.

Si certaines pratiques de gestion s'avèrent incontournables sur tous les domaines de chasse (suivi des tableaux, emploi de munitions non toxiques, etc.), d'autres visant à mieux préserver la biodiversité dans son ensemble seraient difficilement généralisables partout. Dans le contexte actuel de l'organisation de la chasse en Camargue, le fait de réaliser des assecs estivaux trop fréquents, ou de partager l'espace et le temps avec d'autres usages, ferait par exemple très probablement baisser le tableau et donc le prix de l'action de chasse. Il y a là un risque réel de rompre l'équilibre de conservation existant.

Un assec estival prolongé (par exemple de juin à début septembre) correspond vraisemblablement à un type fréquent de fonctionnement hydrologique « naturel » des zones humides camarguaises. Il est cependant important de souligner que ce fonctionnement hydrologique méditerranéen est également fondamentalement variable, en fonction de la météorologie locale, mais aussi des crues fluviales et des entrées marines. Il n'est donc pas recommandé ici de reproduire strictement un assec estival chaque année, sauf en cas de forte invasion (ou de risque d'invasion) par des plantes exogènes. Des assecs estivaux tournants sur des parcelles d'un domaine peuvent être suggérés, tout en minimisant la fragmentation de l'habitat qui peut être néfaste pour la biodiversité.

Des pistes pour renforcer le maintien de la biodiversité dans les espaces camarguais, chassés ou non, sont donc encore largement à explorer. Elles passent vraisemblablement par le développement des inventaires de la biodiversité dans les espaces chassés, ainsi que par un accroissement de la planification des mesures de conservation de cette biodiversité (achat par le Conservatoire du littoral ou d'autres structures), dans le contexte du changement climatique.

Remerciements

Les auteurs remercient la Fondation François Sommer, le Conseil départemental du Gard et le Conservatoire du littoral. Nous adressons également nos plus sincères remerciements aux nombreux chasseurs et gestionnaires de marais participant aux études qui ont permis d'aboutir à ce travail. ●

Bibliographie

- Bacon, L. & Guillemain, M. 2018. La gestion adaptative des prélèvements cynégétiques. *Faune sauvage* n° 320 : 4-9.
- Grillas, P. & Roché, J. 1997. *Vegetation of temporary marshes: ecology and management*. Station biologique de la Tour du Valat, Arles. 86 p.
- Hoffmann, L. 1960. Le saturnisme fléau de la sauvagine en Camargue. *Terre & vie* n° 107 : 120-131.
- Lefebvre, G., Germain, C. & Poulin, B. 2015. Contribution of rainfall *vs*. water management to Mediterranean wetland hydrology: Development of an interactive simulation tool to foster adaptation to climate variability. *Environmental Modelling & Software 74*: 39-47.
- Mondain-Monval, J.-Y., Reudet, D. & Roca, L. 1999. Munitions non toxiques, quelles alternatives aujourd'hui ? Bilan des tests réalisés et situation en France. *Bulletin Mensuel ONC n° 240* : 28-35.
- Mondain-Monval, J.-Y., Desnouhes, L. & Taris, J.-P. 2002. Lead shot ingestion in waterbirds in the Camargue, France. *Game and Wildlife Science*, Vol. 19 (3): 237-246.
- Mondain-Monval, J.-Y., & Lamarque, F. 2004. Saturnisme des Anatidés : une bonne raison pour passer aux munitions sans plomb ? *Faune sauvage* n° 261 : 59-68.
- Mondain-Monval, J.-Y., Defos Du Rau, P., Guillemain, M. & Olivier, A. 2017. Retour sur 10 ans d'utilisation des munitions non toxiques en Camargue : efficacité des chasseurs et effets sur la contamination des oiseaux par le plomb. *Faune sauvage* n° 314 : 10-15.
- Mouronval, J.-B., Brochet, A.-L., Aubry, P. & Guillemain, M. 2014. Les anatidés hivernant en Camargue se nourrissent-ils dans les marais aménagés pour la chasse. *Faune sauvage* n° 303 : 14-21.
- Pain, D.J. 1991. Lead shot densities and settlement rates in Camargue marshes, France. *Biological Conservation 57(3)*: 273-286.
- Tamisier, A. & Grillas, P. 1994. A review of habitat changes in the Camargue: an assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. *Biological conservation 70*: 39-47.