HAL open science

La sélectivité de la chasse chez les oiseaux

Léa Bezier

To cite this version:

Léa Bezier. La sélectivité de la chasse chez les oiseaux. Sciences du Vivant [q-bio]. 2020. dumas-02966978

HAL Id: dumas-02966978

https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02966978

Submitted on 14 Oct 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

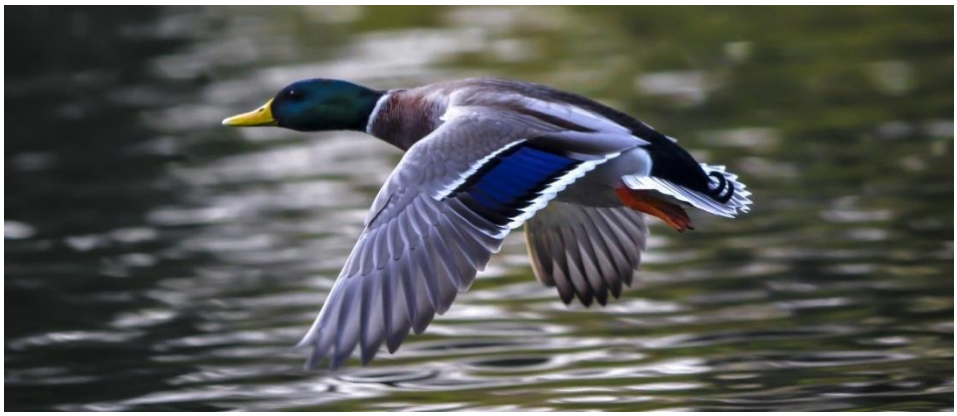
AGROCAMPUS OUEST

☐ **CFR Angers** ☑ **CFR Rennes**

Année universitaire : 2019 - 2020 Spécialité : Science des données Spécialisation (et option éventuelle) : ……	**Mémoire de fin d'études** ☑ d'ingénieur de l'École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage (AGROCAMPUS OUEST), école interne de l'institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement ☐ de master de l'École nationale supérieure des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage (AGROCAMPUS OUEST), école interne de l'institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement ☐ d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

La sélectivité de la chasse chez les oiseaux

Par : Léa BEZIER



Soutenu à Rennes le 09/09/2020

Devant le jury composé de :

Président :

Maître de stage : Alain Caizergues

Enseignant référent : Marie-Pierre Etienne

Autres membres du jury (Nom, Qualité)

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
«Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France»
disponible en ligne http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr

Table des matières

REMERCIEMENTS
GLOSSAIRE
ABREVIATIONS
LISTE DES ILLUSTRATIONS
LISTE DES TABLEAUX

INTRODUCTION 1

1. MATERIEL ET METHODES 4

LES DONNEES DISPONIBLES 4
Des données de capture/marquage/recapture - CMR 4
La construction d'une base de données 4
Les types de variables 4
Cohérence générale 5
LA SELECTION DES DONNEES POUR LES ANALYSES 5
Deux populations d'individus 5
Distinguer variabilité naturelle et valeur aberrante 6
Les variables considérées 6
PRISE EN COMPTE DE LA VARIABILITE NATURELLE DU TRAIT ET TEST DU FACTEUR DE REPRISE 7
Méthode de sélection de modèle 7
Types de modèles possibles 9
Présentation d'une autre approche du problème : la probabilité de reprise 10

2. RESULTATS 11

ANALYSES EXPLORATOIRES 11
CONSTRUCTION DES MODELES DE BASE 14
Sélection des modèles de base 14
Effets des facteurs sur les traits 14
TEST DE L'AJOUT DU FACTEUR DE REPRISE DIRECTE 16
Sélection du modèle 16
Effet de la reprise directe sur la masse 16
Effet de la reprise directe sur la longueur d'aile 17
PROBABILITE DE REPRISE ET INDICE DE CONDITION CORPORELLE 18

3. DISCUSSION 19

CONCLUSION 22

BIBLIOGRAPHIE

Remerciements
Je tiens à remercier toute l'équipe qui m'a encadrée lors de ce projet, dans un contexte qui n'a pas facilité les choses.

Cyril Eraud, Charlotte Francesiaz et Matthieu Guillemain qui étaient très disponibles, à l'écoute et compréhensifs. Je suis très reconnaissante de l'aide qu'ils m'ont apportée lors de la mission ainsi que de leur patience.

Je remercie Emilienne Grzegorczyk pour son soutien, ses nombreux conseils et sa pédagogie, ainsi que Kévin Le Rest pour son aide concernant la rédaction de ce rapport et les analyses statistiques. De même, merci à mon maître de stage Alain Caizergues pour son accueil, ses conseils, ses connaissances et sa confiance.

Enfin, je souhaite remercier mes enseignants à Agrocampus Ouest et ma tutrice Marie-Pierre Etienne pour leur pédagogie et leur disponibilité tout au long de ce master.

Glossaire

Baguage : capture d'un oiseau auquel on pose une bague à identifiant unique sur la patte, et recueil d'informations.

Contrôle : capture d'un oiseau déjà bagué, et recueil d'informations.

Evolution : processus de transformation des espèces au cours du temps.

Plasticité phénotypique : capacité d'un organisme à exprimer différents phénotypes en fonction de son environnement.

Phénotype : ensemble des caractères observables (ou traits phénotypiques) chez un individu, issus de l'expression de son génotype et de l'environnement.

Population : groupe d'individus d'une même espèce, vivant au même endroit et se reproduisant entre eux.

Reprise : un oiseau bagué trouvé mort ou tué, et recueil d'informations.

Reprise directe : un oiseau bagué tué à la chasse pendant la saison de chasse qui suit directement son baguage.

Sélection : processus par lequel des variations favorables vont tendre à augmenter en fréquence au sein d'une population et inversement pour des variations défavorables.

Tarse : patte d'un oiseau, entre la cuisse et le pied.

Abréviations

AIC : Akaike Information Criterion.

BIC : Bayesian Information Criterion.

ANCOVA : Analyse de la Covariance.

Liste des illustrations

Figure 1 : Distribution de la masse (a), de la longueur d'aile (b) et de la longueur de tarse (c) selon le sexe, l'âge, la période de baguage et le reprise ou non d'un individu. 13

Figure 2 : Evolution de la masse moyenne des individus bagués au cours d'une saison de chasse entre le 1er Aout et le 31 Mars et modélisation. 13

Figure 3 : Représentation des effets d'interactions simples pour la masse, la longueur d'aile et la longueur de tarse. 15

Figure 4 : Evolution intra-saisonnière de la masse et de la longueur d'aile en fonction de l'âge, du sexe et de la période de baguage. 16

Figure 5 : Représentation de l'effet de l''interaction entre le sexe, la période de baguage et la reprise directe sur la masse. 17

Figure 6 : Evolution intra-saisonnière de la longueur d'aile des individus repris directement (reprise_directe=1) et non repris directement (reprise_directe=0). 18

Liste des tableaux

Tableau 1 : Interactions triples d'intérêt entre les facteurs intrinsèques et extrinsèques et proposition d'une interprétation. Si ces interactions sont aussi en interaction avec le facteur reprise_directe, alors leur effet est différent en fonction de la reprise. 7

Tableau 2 : Variables sélectionnées dans chacun des modèles de base concernant les trois traits morphologiques. 14

Tableau 3 : Extrait de la sortie de la fonction model.avg() du package MuMIn : caractéristiques des modèles utilisés pour le model averaging. 17

INTRODUCTION

Par ses activités, l'Homme participe à l'évolution des milieux naturels. Indirectes ou non, la pollution, la modification des habitats et la surexploitation des ressources engendrées, ont un impact sur les êtres vivants et les écosystèmes (Sponsel, 2001, p. 395-409). L'une des principales conséquences est l'extinction des espèces. L'Homme fait ainsi partie des facteurs qui peuvent impacter, selon le type de pression exercée et sa durée, la structure des milieux, les processus écologiques et la biodiversité (Sponsel, 2001, p. 395-409). Alors que les conséquences de l'activité humaine sur l'environnement sont devenues évidentes et que la conscience collective s'éveille à l'urgence écologique, des mesures et stratégies publiques sont mises en place pour limiter l'impact des activités humaines. Elles nécessitent de comprendre le fonctionnement des espèces et de leurs interactions. Les étudier permet de qualifier et quantifier les atteintes à la biodiversité, puis d'établir des plans d'action pour en assurer la régulation et la préservation.

Les individus sont caractérisés par des traits phénotypiques, des caractères observables et définis par leur génotype et l'environnement. Dans des conditions environnementales spécifiques, certains de ces traits peuvent avantager la reproduction et/ou la survie des individus et donc la transmission de leurs gènes. Cet avantage favorise alors la présence de ces caractères dans la population et peut ainsi mener, sur le long terme, à son évolution, c'est-à-dire à sa transformation. On parle de sélection naturelle lorsque les contraintes qui régissent ce processus sont d'ordre naturel.

L'Homme peut être l'acteur d'un mécanisme similaire, on parle de sélection artificielle. Ainsi, depuis des milliers d'années, l'espèce humaine agit volontairement sur l'évolution de certaines espèces par la domestication, l'élevage, les cultures. En sélectionnant des phénotypes auxquels il attribue de la valeur et en contrôlant la reproduction des organismes, l'Homme dirige ainsi l'évolution de certaines espèces afin que les individus soient porteurs des traits qu'il considère à son avantage (Relyea, Ricklefs, 2019).

Cette sélection artificielle naît de la volonté de l'Homme d'agir sur l'évolution des espèces. Il est aussi possible que par certaines de ses activités, il ait un impact similaire mais non intentionnel. Ce n'est qu'à partir des années 1990 que la communauté scientifique s'intéresse à une éventuelle redirection de l'évolution, induite par une sélection des individus selon leur phénotype lors du prélèvement des individus (à la chasse ou à la pêche). La majorité des études porte alors sur les poissons et ongulés, des animaux pour lesquels, dans la plupart des cas, l'Homme prélève consciemment des individus aux traits particuliers (Kuparinen, Merilä, 2007). Ainsi, pour la pêche, les poissons de grande taille sont ciblés. Pour les ongulés, la chasse au trophée mène à rechercher un critère supplémentaire : les larges cornes.

En ciblant principalement des phénotypes préférés par l'Homme, le prélèvement peut alors avantager la survie des individus dont les traits sont moins appréciés, et donc favoriser la présence de ces traits au sein de la population (Lecointre et al., 2009).

Toute sélection menant à une évolution des traits dans une population, ne peut avoir lieu que si et seulement si les conditions suivantes sont toutes respectées : la variabilité des traits, l'existence de traits avantageux et l'héritabilité (Henry, 2001).
Parmi les individus d'une même population, il existe naturellement une variabilité de caractères qui dépend de facteurs intrinsèques, comme le sexe et l'âge, mais aussi de facteurs extrinsèques liés à l'environnement et à ses modifications au cours du temps (géographie, météorologie, facteur temporel). Une autre partie de la variabilité observée peut être attribuée à une source aléatoire et indépendante de l'environnement.

Certains de ces traits sont mieux adaptés que d'autres à l'environnement dans lequel évolue la population. La survie et la reproduction de l'individu sont alors avantagées, on parle de trait adaptatif (Henry, 2001). La part de hasard dans l'apparition de certains de ces traits permet à la population de conserver des individus porteurs de caractères qui pourront s'avérer avantageux face aux éventuelles modifications de son environnement (Lecointre et al., 2009, p. 13).

L'évolution d'une population suppose que certains traits adaptatifs soient transmissibles d'une génération à l'autre, ils sont héréditaires. Ainsi, les variations « sélectionnées », car avantageuses pour l'individu, sont de plus en plus présentes dans la population au fil du temps, jusqu'à devenir un trait commun, partagé par tous (National Geographic Society, 2019).

Contrairement à la sélection naturelle, la sélection exercée par le prélèvement ne participe pas nécessairement à une meilleure survie de l'individu dans son environnement naturel. Lorsque la pression du prélèvement est importante, il est possible qu'une telle sélectivité aille dans un sens contraire à celui de la sélection naturelle. Les traits avantagés par le prélèvement ne sont alors pas ceux qui auraient été avantagés par les conditions naturelles du milieu. Certains des effets observés d'un prélèvement sélectif sont une réduction de la taille des individus ainsi qu'une maturation sexuelle précoce (Kuparinen, Festa-Bianchet, 2017) et donc une diminution de la fertilité (Allendorf, Hard, 2009).
De tels changements peuvent impacter la survie des individus et de fait mettre en péril la viabilité de la population. Ainsi, lorsque la chasse aux trophées vise les individus mâles les plus gros ou avec les cornes les plus larges, ce sont aussi ceux avantagés lors de la sélection sexuelle et présentant donc une meilleure capacité reproductive (Festa-Bianchet, 2016).

De plus, la sélectivité des prélèvements peut engendrer une diminution de la diversité phénotypique au sein de la population et donc une réduction de sa capacité à s'adapter à d'éventuels changements environnementaux. On parle de perte de potentiel adaptatif (Kuparinen, Festa-Bianchet, 2017). Elle est d'autant plus inquiétante dans un contexte de changement global rapide.

La sélectivité du prélèvement et ses conséquences ont donc été étudiées chez des espèces pour lesquelles des phénotypes sont recherchés par l'Homme. Cependant, pour d'autres espèces, comme la plupart des oiseaux, la chasse ne vise pas de traits particuliers. Cela n'exclut cependant pas la possibilité d'une sélection par le prélèvement mais elle serait alors non-intentionnelle. En effet, certains individus, peuvent être plus ou moins exposés à la pression de chasse. Ainsi, dans certaines populations d'oiseaux, la migration peut avoir lieu à différents moments et sur différentes distances selon les classes d'âge et le sexe, on parle de migration différentielle (Terrill, Able, 1988). Certains groupes d'oiseaux peuvent alors subir une pression de chasse plus importante que les autres, selon leur stratégie de migration, mais aussi selon leur comportement. En effet, il a été observé chez les poissons, les mammifères terrestres (Kuparinen, Festa-Bianchet, 2017) et, plus rarement, chez des oiseaux comme le faisan (Madden, Whiteside, 2013), que la chasse sélectionne des individus actifs et téméraires dont le comportement les rend plus vulnérables.
Ces groupes d'individus, plus ou moins sélectionnés par le prélèvement, peuvent être caractérisés par certains traits phénotypiques. Ainsi, chez les poissons, une petite taille est liée à un manque de témérité (Kuparinen, Festa-Bianchet, 2017).

Les conséquences évolutives de la chasse ont été très peu étudiées chez les oiseaux, dont on estime pourtant le nombre annuel de prélèvements en Europe, à près de 50 millions (Hirschfeld et al., 2019). Ainsi, une thèse, financée par l'Office Français de la Biodiversité (OFB), est lancée en 2019 pour étudier les conséquences démographiques et évolutives de la chasse des oiseaux en Europe. Une partie de cette étude nécessite d'identifier une éventuelle sélection de certains phénotypes par les chasseurs, ce qui suppose que le prélèvement n'est pas aléatoire. Ce

stage s'inscrit donc dans la thèse proposée par l'OFB et a pour **objectif de déterminer si la chasse des oiseaux en France sélectionne certains traits phénotypiques.**

A partir de données hétérogènes collectées lors des baguages et prélèvements d'une dizaine d'espèces d'oiseaux entre 1940 et aujourd'hui, une base homogène a été construite afin de faciliter leur traitement et analyses. Cette étape du projet n'a pas été détaillée dans ce rapport. L'éventuelle sélectivité des individus a été étudiée sur trois traits morphologiques renseignés au baguage de l'individu : la longueur de l'aile, la longueur du tarse et la masse. L'étude d'une autre caractéristique a également été proposée : l'indice de condition corporelle, qui permet de déterminer la part de la masse allouée aux réserves énergétiques de l'individu (Green, 2001).

Tester la sélectivité est revenu à comparer les traits mesurés au baguage, de deux populations d'oiseaux : l'une composée d'individus qui ne sont pas repris à la chasse, l'autre composée d'individus repris à la chasse. Il a alors été question de déterminer si le trait est différent entre des individus repris et non repris et donc si le fait qu'un individu soit repris ou non, explique une partie de la variabilité du trait observé. Pour chacun des traits, on suppose qu'il existe déjà une variabilité « naturelle » parmi les individus, liée à des facteurs intrinsèques et extrinsèques. Grâce aux données disponibles, on a identifié la contribution du sexe, de l'âge, de la période et du jour du baguage, à la variabilité du trait. Une fois ce modèle « de base » construit, l'ajout du facteur reprise a été étudié.
Une seconde approche, consistant à déterminer si le fait d'être repris peut être lié à la valeur d'un trait, a été proposée.
La démarche proposée ici est applicable aux dix-sept espèces d'oiseaux disponibles dans les données mais les résultats de ce rapport présenteront ceux issus des analyses pour le canard colvert (*Anas platyrhynchos*).

Dans la première partie de ce rapport, les données disponibles et leur sélection pour les analyses sont décrites, avant d'expliquer la stratégie d'approche de la problématique et ainsi le choix des variables étudiées. La méthode de construction et d'étude des modèles est ensuite détaillée. Enfin, les résultats de l'exploration des données et des analyses statistiques sont présentés, interprétés puis discutés dans le cadre de la problématique, avant de conclure.

1. MATERIEL ET METHODES

Les données disponibles

Des données de capture/marquage/recapture - CMR

La méthode d'échantillonnage de Capture-Marquage-Recapture (CMR) permet d'estimer les paramètres démographiques d'une population d'individus, comme la taille de celle-ci ou le taux de survie. Via des modèles de CMR, elle rend possible l'étude de la dynamique des populations et leur comportement (notamment fidélité aux territoires).

Ici, la capture correspond au « baguage » et la recapture au « contrôle ». Le baguage consiste à poser une bague avec un identifiant unique sur une patte de l'oiseau, qui permettra de l'identifier en cas de contrôle (recapture de l'individu vivant) ou bien reprise (individu tué ou retrouvé mort). Lors du baguage et du contrôle, le bagueur collecte également des données relatives à la mesure de certains traits morphologiques (mesures d'aile, de masse, de tarse) et à l'observation générale de l'individu (présence de parasites, anomalies) (Pirio, 2019). Ce sont ces mesures morphologiques, dites biométriques, auxquelles nous allons particulièrement nous intéresser. Depuis 1923 en France, les données collectées lors du baguage sont vérifiées et centralisées par le Centre de recherche sur la biologie des populations d'oiseaux (CRBPO), entité du Muséum national d'histoire naturelle.

La construction d'une base de données

Données initiales

Les données disponibles sont réparties dans 36 fichiers différents. Elles ont été collectées entre 1940 et aujourd'hui, et concernent une vingtaine d'espèces que l'on peut répartir en trois grandes familles : les anatidés (oies, cygnes, canard), les rallidés (poules d'eau) et les turdidés (merles, grives). Au sein de l'OFB, chaque chercheur et/ou unité est spécialisé dans l'étude et la connaissance d'une ou plusieurs espèces. Les données collectées concernent alors spécifiquement ces espèces et leur structure et gestion peuvent varier selon les chercheurs et les périodes.

Construction de la base

La construction d'une base de données homogène contenant les données des multiples fichiers à disposition, répond à l'expression de deux besoins :

- Le regroupement des données collectées sur plusieurs années et espèces sous la forme d'une base unique ;
- L'homogénéisation des données, nécessaire aux analyses dans le cadre de la problématique de l'étude.

Une base contenant deux tables principales est construite : l'une avec les observations de baguages et contrôles, l'autre celles de reprises. Les baguages et contrôles ont été regroupés car le même type d'information est renseignée pour ces deux actions. L'utilisation de clés étrangères permet de simplifier ces tables en renvoyant à des données complémentaires renseignées dans des tables de liaison : espèce, âge, sexe, lieu de l'action, circonstances de reprise, type d'action, etc. Les données renseignées sont également recodées de manière uniforme pour en simplifier l'utilisation et rendre la base la plus conforme possible aux normes nationales définies par le CRBPO.

Les types de variables

Une partie des variables se retrouve d'une table à l'autre et leur nombre varie entre 20 et 160 selon les tables. On peut distinguer trois grandes catégories :

- **Les variables d'identification de l'individu** : numéro de bague et nom de l'espèce ;

- **Les variables de description de l'individu :** sexe, âge, mesures morphométriques (aile, tarse, masse, bec), plumage, maladie, parasites.
- **Les variables de description de l'action réalisée** : le type d'action (baguage, contrôle ou reprise), la date, le lieu, l'acteur de l'action, les conditions et circonstances, les remarques.

Cohérence générale

La base est construite selon les notions suivantes :

- La bague portée par un individu est composée d'un identifiant unique ;
- Un identifiant ne peut appartenir qu'à une espèce ;
- Un contrôle ou une reprise ne peut concerner qu'un individu déjà bagué. Une reprise est forcément postérieure au baguage et aux éventuels contrôles ;
- Un individu ne peut être bagué et repris qu'une seule fois, mais il peut être contrôlé plusieurs fois ;
- Il existe plusieurs conditions de reprises : à la chasse, dans des circonstances « autres » (prédateur, trafic, maladie), indéterminés ou non renseignées.

L'éventuel non-respect de ces affirmations est vérifié grâce à l'expertise des chercheurs responsables des données. Dans une majorité des cas, lorsque le chercheur ne peut pas vérifier les données, il fait primer les informations fournies par le bagueur car, contrairement aux autres intervenants, son permis de baguage décerné par le CRBPO, rend ses informations plus légitimes.

La sélection des données pour les analyses

Deux populations d'individus

Pour identifier une certaine sélectivité de la chasse sur des traits morphométriques, on a créé un sous-jeu de données, dans lequel il est possible de comparer les informations collectées pour une population d'individus non repris et une population d'individus repris. Pour ce faire, on ne conserve que les informations de baguage des individus car tous n'ont pas été contrôlés et, peu d'informations sont renseignées lors de la reprise.

De plus, il est possible que l'effet de reprise soit dépendant de la survie de l'oiseau en période « hors-chasse » (ou interannuelle). En effet, lorsqu'un oiseau a une bonne survie interannuelle, alors il a plus de risque de survivre jusqu'à la prochaine saison de chasse et donc, de se faire tirer. Afin d'éviter ce biais, on choisit de ne considérer que les reprises dites « directes » que l'on définies comme la reprise d'un individu lors de la saison de chasse (entre le 1er Aout et le 31 Mars) qui suit directement son baguage. On émet l'hypothèse que la probabilité de survie mensuelle entre le baguage et la reprise est la même quelles que soient les valeurs des traits morphologiques.

Une majorité des individus bagués entre deux saisons de chasse ici, est très jeune et n'a pas achevé sa croissance. Les traits mesurés lors de leur baguage ne seront donc pas représentatifs de ceux qu'ils arboreront lors de leur exposition à la reprise. Ainsi, seulement les individus bagués pendant la saison de chasse sont conservés.

Les deux populations suivantes sont donc comparées :

- **La population « reprise »** : individus bagués lors d'une saison de chasse et tirés lors de cette même saison (*reprise_directe* = 1) ;
- **La population « non reprise »** : individus qui ont été bagués lors d'une saison de chasse mais qui n'ont pas été repris lors de celle-ci. Ils ont pu être repris lors d'une saison suivante ou bien leur reprise n'est pas déclarée dans le jeu de données (*reprise_directe* = 0).

Distinguer variabilité naturelle et valeur aberrante

La variabilité des traits est naturelle et peut provenir de facteurs intrinsèques et extrinsèques que l'on détaillera par la suite. Mais il est possible que certaines valeurs s'avèrent aberrantes, c'est-à-dire, anormalement différentes de la distribution d'une variable. On les identifie ici avec la méthode du *Modified Z-Score* qui utilise la déviation médiane absolue (MAD) et est donc moins sensible aux valeurs extrêmes que la méthode traditionnelle du *Z-score*. On choisit le seuil conservatif de 5*MAD afin de conserver le plus de valeurs possibles.

Dans le cas de ces données, une valeur aberrante peut provenir :

- D'une erreur de saisie : on modifie les valeurs qui, par une multiplication par une puissance de 10, peuvent être dans la « norme » de l'espèce ;
- D'une erreur d'espèce : pour chaque individu ayant toutes les mesures renseignées et dont au moins une est aberrante, on teste si elles sont dans la « norme » d'espèces dont les traits sont significativement différents. Si oui, l'espèce de l'individu est modifiée ;
- D'un individu tout simplement différent de ses congénères.

Les valeurs aberrantes restantes sont supprimées.

Les variables considérées

La sélection des traits morphologiques

La sélectivité de la chasse des oiseaux sera testée sur trois traits morphométriques :

- La masse en g (*ma*) ;
- La longueur d'aile en mm (*lp*) ;
- La longueur de tarse en mm (*lt*).

Comparer les traits entre les deux populations d'individus repris et non repris reviendrait à étudier la part de la variabilité du trait qui peut être expliquée par le fait d'être repris ou non. Or, une part de cette variabilité pourrait déjà être naturellement expliquée par des facteurs intrinsèques et extrinsèques et leurs interactions (Tableau 1).

Les facteurs intrinsèques

Biologiquement, chez la majorité des animaux, on observe une variation des traits expliquée par le sexe et l'âge.

- Le sexe (*sexe* : f ou m)

Certains traits diffèrent entre les mâles et les femelles, on parle de dimorphisme sexuel.

- L'âge (*grp_age* : ad ou juv)

Naturellement, un individu n'ayant pas atteint sa taille adulte possède des traits différents des individus adultes (Töpfer, 2018). Ici on répartit les individus en deux groupes d'âge : les adultes (ad) et les juvéniles (juv).

Les facteurs extrinsèques

La spécificité spatio-temporelle peut expliquer la variabilité de certains traits.

- La géographie (*departement* : numéro de département)

Des populations, d'une même espèce mais séparées spatialement, peuvent présenter des traits différents car favorisés par les spécificités de leur environnement. Ainsi, dans le cas d'espèces migratrices, l'arrivée ou le départ d'individus peut apporter une nouvelle variabilité des traits dans la population (Töpfer, 2018).

- La saisonnalité (*jour_saison* : de 1 à 244)

La variation de mesure d'un trait au cours d'une saison, peut être expliquée de différentes manières selon le trait considéré. Ainsi, la masse d'un individu peut varier au cours de l'année en réponse à la disponibilité de la nourriture et à la demande d'énergie (Wu et al., 2014) . L'aile d'un individu est mesurée en considérant les plumes, or celles-ci peuvent s'user et être renouvelées lors de la mue de l'oiseau. La taille de l'aile peut donc varier au cours de l'année (Tellería et al., 2013). Cependant des traits mesurés sur la structure osseuse de l'individu, comme la longueur de tarse, ne varie plus une fois la taille mature atteinte (Tellería et al., 2013). Dans les trois cas, l'observation d'une saisonnalité peut aussi être expliquée par l'arrivée d'individus aux phénotypes différents par des phénomènes de migration.

Ici, on prend en compte la période temporelle de la saison de chasse, soit entre le 1er aout (codé 1) et le 31 mars (codé 244).

- La temporalité (*periode_saison* : before_1990 ou after_1990)

La sélection d'individus (naturelle et/ou artificielle) porteurs de certains traits peut mener à leur évolution au cours du temps. Il est ainsi possible d'observer une évolution temporelle de ces traits. De plus, un phénomène de migration différentiel peut mener à l'observation de traits différents entre plusieurs périodes. Pour certaines espèces ici, aucune donnée n'a été collectée entre 1990 et 2000, dans ce cas, cette variable n'est pas considérée continue mais catégorielle : deux périodes temporelles, avant 1990 et après 1990.

Tableau 1 : Interactions triples d'intérêt entre les facteurs intrinsèques et extrinsèques et proposition d'une interprétation. Si ces interactions sont aussi en interaction avec le facteur reprise_directe*, alors leur effet est différent en fonction de la reprise.*

Interactions possibles	**Interprétation possible**
période de baguage : jour de baguage	L'évolution intra-saisonnière est différente selon la période de baguage.
sexe : période de baguage : jour de baguage	La différence d'évolution intra-saisonnière entre les sexes, dépend elle-même de la période de baguage.
age : période de baguage : jour de baguage	La différence d'évolution intra-saisonnière entre les âges, dépend elle-même de la période de baguage.
age : sexe : période de baguage	L'âge a un effet sur celui du sexe, mais cet effet dépend lui-même de la période de baguage.
age : sexe : jour de baguage	La différence d'évolution intra-saisonnière entre les sexes, dépend elle-même de l'âge.

Prise en compte de la variabilité naturelle du trait et test du facteur de reprise

On émet une première hypothèse que les facteurs intrinsèques et extrinsèques et leurs interactions, peuvent expliquer une part de la variabilité des traits. On émet ensuite l'hypothèse qu'une partie de la variabilité des traits qui n'a pas été expliquée par ces facteurs, peut l'être par la reprise.

On décide alors de construire un « modèle de base » pour tenter d'expliquer la part naturelle de la variabilité du trait, avant de tester la contribution du facteur *reprise_directe*. Un effet de reprise significatif, et donc une potentielle sélectivité de la chasse sur un trait, pourrait dissimuler la sélection d'un groupe d'individus dont les mesures lui sont spécifiques. L'objectif est de tester, pour chaque espèce, l'effet des facteurs intrinsèques et extrinsèques cités précédemment, sur chacun des trois traits.

Méthode de sélection de modèle

Les modèles que l'on souhaite construire ont pour objectif de mettre en lumière des processus biologiques et écologiques, à l'aide des données dont on dispose. On émet ici l'hypothèse que toutes les combinaisons des facteurs cités précédemment, et de leurs interactions, peuvent être impliquées dans la variabilité des traits morphologiques. Les différents modèles possibles, supportés par différentes hypothèses, sont plus ou moins appuyés par les données disponibles. En sélectionnant un ou plusieurs modèles que l'on considère comme reflétant au mieux les

données, on identifie une ou plusieurs hypothèses comme les plus probables (Johnson, Omland, 2004).

Critère de sélection

Une approche très utilisée en écologie pour sélectionner le meilleur modèle parmi ceux possibles, est de les classer selon leur « parcimonie », soit un compromis biais-variance :

- Le modèle est suffisamment complexe pour pouvoir capturer un maximum de la relation entre la variable réponse et les variables indépendantes, le biais est minimal.
- La complexité du modèle est suffisamment réduite pour pouvoir être utilisé avec d'autres données, sa variance est restreinte.

Etablir un modèle dont le biais et la variance sont faibles, permet d'agir sur la partie dite « réductible » de l'erreur de prédiction du modèle et ainsi de la minimiser (James, Trevor, 1997). Pour sélectionner un tel modèle, deux critères sont principalement utilisés : l'Akaike Information Criterion (AIC) et le Bayesian Information Criterion (BIC) (Johnson, Omland, 2004). Tous deux utilisent le maximum de vraisemblance et pénalisent la complexité des modèles. Le maximum de la fonction de vraisemblance est une méthode qui permet d'estimer un paramètre tel que la probabilité d'observer une telle valeur est maximale, considérant les données et le modèle (Burnham, Anderson, 2007). Plus l'indice est faible, meilleur est le modèle (Aho et al., 2017). Ils se définissent ainsi :

$$AIC = -2\ ln(L(\theta\hat{})) + 2p \qquad BIC = -2\ ln(L(\theta\hat{})) + p\ ln(n)$$

Avec :

- $L(\theta\hat{})$: la vraisemblance L() de l'estimation du maximum de vraisemblance $\theta\hat{}$;
- p : le nombre total de paramètres estimés dans le modèle ;
- n : la taille de l'échantillon.

Deux problématiques dans la sélection de modèle sont la consistance et l'efficacité asymptotique :

- L'AIC permet une efficacité asymptotique en minimisant l'erreur de prédiction ;
- Le BIC permet une consistance élevée en supposant que le vrai modèle, celui qui a généré les données, se trouve parmi les modèles disponibles à la sélection.

(Aho et al., 2017)

Les processus biologiques et écologiques qui génèrent des données sont souvent si complexes qu'il est admis que leur structure ne puisse être entièrement retranscrite. Le nombre de paramètres utilisés pour construite des modèles reste alors inférieur à celui du vrai modèle théorique. Dans un tel contexte, il devient impossible de construire le véritable modèle, c'est alors l'efficacité qu'il est important de prendre en compte. Ainsi, la majorité des modèles écologiques sont sélectionnés à l'aide de l'AIC (Aho et al., 2014) et c'est ce critère que nous utiliserons ici.

Afin de simplifier et automatiser le processus de sélection, on utilisera la méthode *stepwise backward* qui va retirer des variables au modèle complet (avec tous les facteurs intrinsèques et extrinsèques et interactions) dans le but d'améliorer l'AIC. On utilise ici la méthode *backward* car elle considère dès le début l'effet simultané de toutes les variables (Mantel, 1970). La même méthode est utilisée pour tester l'ajout du facteur de reprise directe, en prenant le modèle de base comme modèle de départ.

Model averaging

La méthode *stepwise* sélectionne le meilleur modèle, celui dont l'AIC est le plus faible, parmi les modèles qui ont été explorés. Cependant, il est fréquent qu'en écologie on ne puisse pas connaître le véritable modèle et donc que plusieurs modèles soient considérés plausibles : ils

existent plusieurs modèles ayant des performances équivalentes, ils ont un AIC très proche de celui du meilleur modèle sélectionné (Johnson, Omland, 2004).

L'utilisation du *model averaging*, qui réalise une moyenne pondérée de ces modèles, permet alors de réduire l'erreur de prédiction en diminuant le biais et de mieux refléter l'incertitude de la sélection de modèle (Dormann et al., 2018). Les modèles choisis pour le *model averaging* sont en général ceux dont l'AIC est proche de celui du meilleur modèle (delta AIC < 2). Un delta AIC supérieur à 2 suppose généralement que le modèle est moins probable. En rapportant le delta AIC de chaque modèle aux autres modèles, on obtient leur poids. Le poids w_i d'un modèle permet d'établir la probabilité qu'il soit le meilleur parmi ceux comparés (Burnham, Anderson, 2007).

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta i\right)}{\sum_{r=1}^{R} exp\left(-\frac{1}{2}\Delta r\right)}$$

Avec Δi le delta AIC du modèle i et R le nombre de modèles comparés.

Le *model averaging* utilise les poids des modèles pour réaliser une moyenne pondérée des coefficients des modèles choisis. On utilise ici l'approche du *full averaging* : la moyenne des coefficients estimés est réalisée sur tous les modèles, peu importe que le paramètre y soit présent ou non. Lorsqu'une variable n'est pas présente dans un modèle, son coefficient est défini comme nul et diminue donc le coefficient moyen selon le poids de ce modèle (Walker, 2017).

$$\hat{\bar{\beta}} = \sum_{i=1}^{R} w_i \hat{\beta}_i \qquad \widehat{var}\left(\hat{\bar{\beta}}\right) = \sum w_i \left[\widehat{var}(\hat{\beta}_i) + (\beta_i - \hat{\bar{\beta}})^2\right]$$

(Symonds, Moussali, 2011)

Types de modèles possibles

Selon les variables sélectionnées, plusieurs types de modèles de régression sont possibles. Leur utilisation nécessite le respect des principes suivants :

- Les résidus sont distribués normalement selon une loi normale de moyenne 0 ;
- La variance des résidus est homogène, on parle d'homoscédasticité ;
- Les résidus sont indépendants.

(Vignoles, 2009)

ANCOVA

Si le modèle sélectionné contient la variable continue *jour_saison* ainsi qu'au moins une des variables qualitatives, on utilise une Analyse de la Covariance ANCOVA pour expliquer la variable réponse. La variable continue est appelée covariable car on suppose qu'elle varie avec la variable réponse et donc qu'elle affecte sa relation avec les variables qualitatives (SPSS à l'UdeS, 2016). L'objectif est alors de tester l'effet des différentes variables catégorielles indépendamment de l'effet de la covariable (Godichon-Baggioni, 2017). Afin de contrôler cet effet, les valeurs de la variable réponse sont « ajustées » de telle sorte qu'elles correspondent à ce qui aurait été obtenu s'il n'y avait pas d'effet de la covariable (Mertler, Vannatta, 2013). L'ANCOVA permet d'augmenter la puissance du test en retirant de la variance résiduelle l'effet de la covariable (Mertler, Vannatta, 2013).

L'ANCOVA combine l'ANOVA avec la régression linéaire : elle revient à comparer autant de modèles de régression linéaire entre la variable réponse et la covariable qu'il y a de combinaisons possibles de modalités pour les différents facteurs qualitatifs. (Munro, 2005)

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + (\beta + \gamma_i)x_{ij} + \varepsilon_{ij} \qquad i = 1, \ldots, I \quad j = 1, \ldots, n_i$$

Avec :

- y_{ij} *:* mesure du trait du j^{ième} individu pour la modalité i du facteur A ;
- μ *:* ordonnée à l'origine *;*
- αi : écart entre l'ordonnée à l'origine μ et la moyenne du groupe i pour le facteur A *;*
- β *:* pente moyenne des droites de régression *;*
- γ_i : écart entre la pente moyenne β et la pente du groupe i pour le facteur A *;*
- x_{ij} : valeur de la covariable pour le j^{ième} individu du groupe i ;
- ε_{ij} : résidus tels que $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$,
- $\sum_i \alpha_i = 0$, $\sum_j \gamma_j = 0$: contraintes de type « somme ».

Modèle polynomial : évolution temporelle non linéaire

Il est possible d'observer une évolution non-linéaire d'un trait au cours de la saison. Dans notre cas, on s'intéresse à la tendance générale et non aux variations les plus fines qu'il faudrait ajuster localement, on réalise donc une modélisation globale avec des polynômes de faible degré.

Pour pallier les problèmes d'interdépendances des termes des polynômes naturels, on peut utiliser des polynômes orthogonaux. Centrés-réduits, ils ne sont pas corrélés et leur coefficient estimé est de même échelle. Les coefficients estimés peuvent donc être interprétes indépendamment et l'ajout d'un polynôme de degré supérieur dans le modèle ne les modifie pas (Mirman, 2017). L'utilisation de polynômes orthogonaux permet aussi une interprétation différente de l'intercept de la régression : au lieu de correspondre à la valeur de Y lorsque x = 0 (tout début de la saison de chasse), il représente la valeur moyenne du trait sur toute la saison. (Mirman, 2017) L'utilisation de polynômes orthogonaux ou naturels, n'altère pas la performance du modèle mesurée par l'AIC ni les valeurs prédites, c'est la paramétrisation qui diffère. Il s'agit ensuite de choisir le degré de polynôme, soit la complexité du modèle de régression, dans une optique de compromis biais-variance. La fonction *poly()*, du package *stats* dans R, permet de spécifier le nombre de degrés souhaités et l'utilisation de polynômes orthogonaux grâce à l'argument *raw*.

Modèle à effets mixtes

Les individus ont été bagués en des lieux différents. On peut émettre l'hypothèse que les mesures moyennes des traits pour une espèce, sont différentes entre les départements de baguage. On considère les sites disponibles dans les données, comme pris aléatoirement parmi tous ceux possibles : *département* est un facteur à effet aléatoire. On suppose alors qu'une partie de la variance aléatoire du modèle à effets fixes, peut être expliquée par les variations aléatoires de *département*, dont les niveaux sont modélisés comme une variable aléatoire normale, de moyenne nulle et de variance inconnue (Institut de Mathématiques de Toulouse, [sans date]).
Ce modèle à effets mixtes permet d'estimer une variance inter-groupe pour le facteur à effet aléatoire, c'est-à-dire, la part de variabilité résiduelle qu'il peut expliquer : elle correspond à la variance des moyennes des groupes autour de la moyenne générale. La variance intra-groupe est la variance résiduelle restante, la part de variance résiduelle qui ne peut être expliquée ni par les facteurs à effets fixes, ni ceux à effets aléatoires.

Pour des raisons de temps, le facteur *département* n'a pas été pris en compte dans la construction du modèle de base mais il est à considérer si possible dans de futures analyses.

Présentation d'une autre approche du problème : la probabilité de reprise

La question de la sélectivité de la chasse peut être appréhendée d'une autre manière que celle décrite précédemment : on peut se demander si la probabilité qu'un individu soit repris directement, dépend de la mesure de ses traits. Dans une même optique de prise en compte de

la variabilité naturelle des traits, le fait d'être repris directement ou non est modélisé par une régression logistique avec les facteurs intrinsèques et extrinsèques et la mesure des traits.

Ici, une autre mesure est considérée : l'indice de condition corporelle qui permet d'estimer les réserves d'énergie de l'individu et ainsi d'évaluer sa capacité à faire face à des besoins présents et futurs (Green, 2001). La masse peut être considérée comme composée d'une partie fixe (squelette, plumes, organes) et d'une partie variable (gras, une partie des muscles, eau), qui peut être qualifiée de « réserves énergétiques » (Owen, Cook, 2009). On suppose ici qu'il existe une relation linéaire entre la masse et la longueur d'aile et que les réserves énergétiques (la condition de l'individu) ne dépendent pas de longueur d'aile : la condition est la partie de variabilité de la masse que la longueur d'aile ne peut pas expliquer. L'indice de condition corporelle correspond donc ici aux résidus de la régression de la masse sur la longueur d'aile : des résidus positifs correspondraient à une masse importante par rapport à la taille, et donc de plus grandes réserves d'énergie (Ardia, 2005) et une meilleure « condition » (Schulte-Hostedde et al., 2005).

On émet l'hypothèse que les individus maigres (indice de condition négatif) ont plus de risque d'être repris car plus attirés par l'agrainage (les chasseurs répandent du grain sur le terrain de chasse pour attirer les animaux (ONCFS, 2011)) et les leurres.

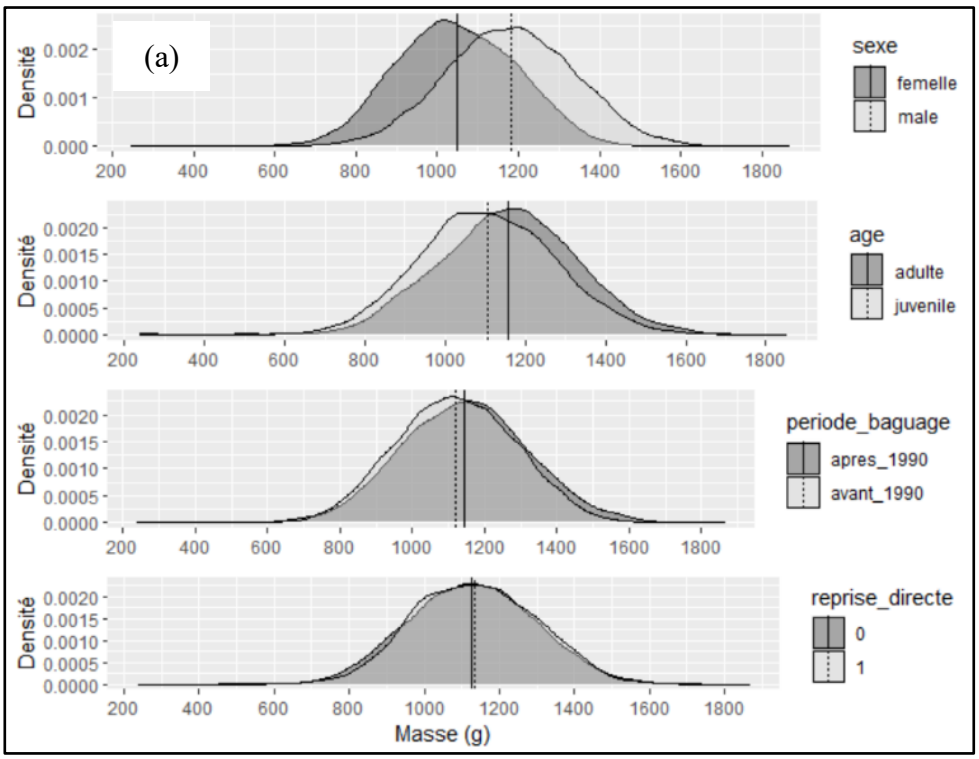
2. RESULTATS

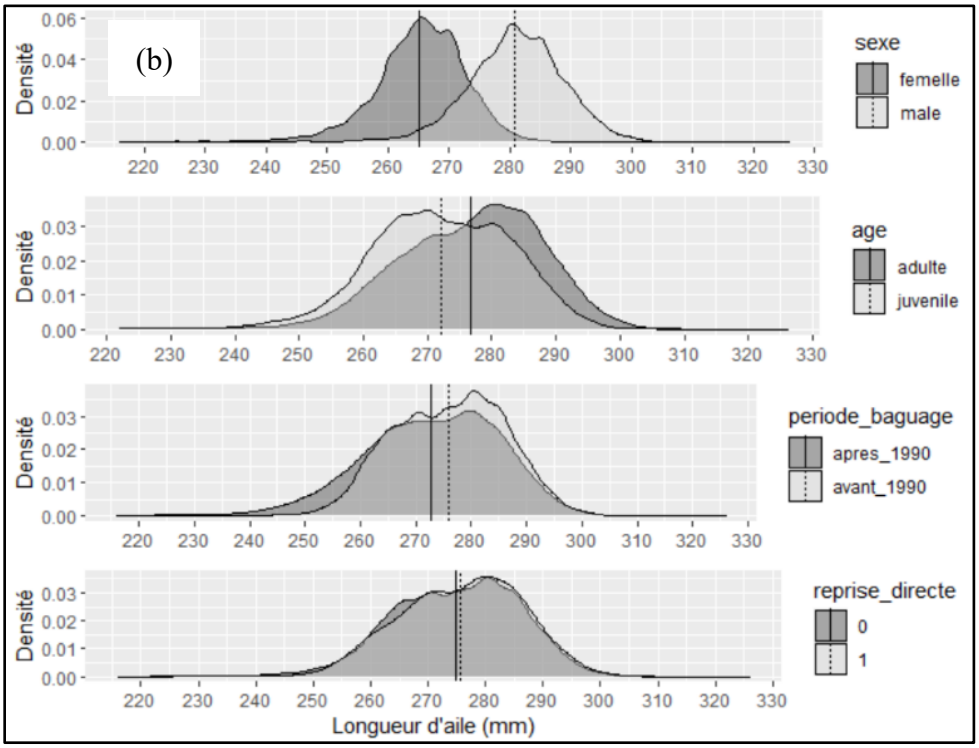
L'étude de la sélectivité de la chasse a ici été étudiée chez le canard colvert, sur 12 953 individus bagués, parmi lesquels 8% ont été repris directement. Les analyses ont été réalisés avec la version 1.2.5042 de *RStudio*.

Analyses exploratoires

Des graphiques exploratoires sont présentés sur la Figure 1. Considérant les données disponibles pour le colvert, des différences marquées existent entre les mâles et les femelles pour les trois traits considérés. Les moyennes de masse et de longueur d'aile sont également un peu différentes entre adultes et juvéniles mais similaires pour le tarse. Un petit écart de moyenne semble exister entre les périodes de baguage pour les mesures d'aile et de masse. Les différences entre individus repris et non repris paraissent très faibles. Pour les trois traits, on observe que les courbes de distribution sont de forme similaire entre les sexes mais différentes pour les autres facteurs.

L'évolution de la masse et de la longueur d'aile mesurées lors du baguage au cours de la saison, ne peut être correctement ajustée par une droite (exemple de la masse sur Figure 2). L'objectif étant de modéliser la tendance générale, on a choisi de représenter ces deux relations par des polynômes orthogonaux de degré 2, le degré 3 n'apportant visuellement pas beaucoup de changement. L'évolution de la mesure de tarse a quant à elle, été modélisée par une droite.


(a)
Densité
sexe
femelle
male
age
adulte
juvenile
periode_baguage
apres_1990
avant_1990
reprise_directe
0
1
Masse (g)


(b)
Densité
sexe
femelle
male
age
adulte
juvenile
periode_baguage
apres_1990
avant_1990
reprise_directe
0
1
Longueur d'aile (mm)

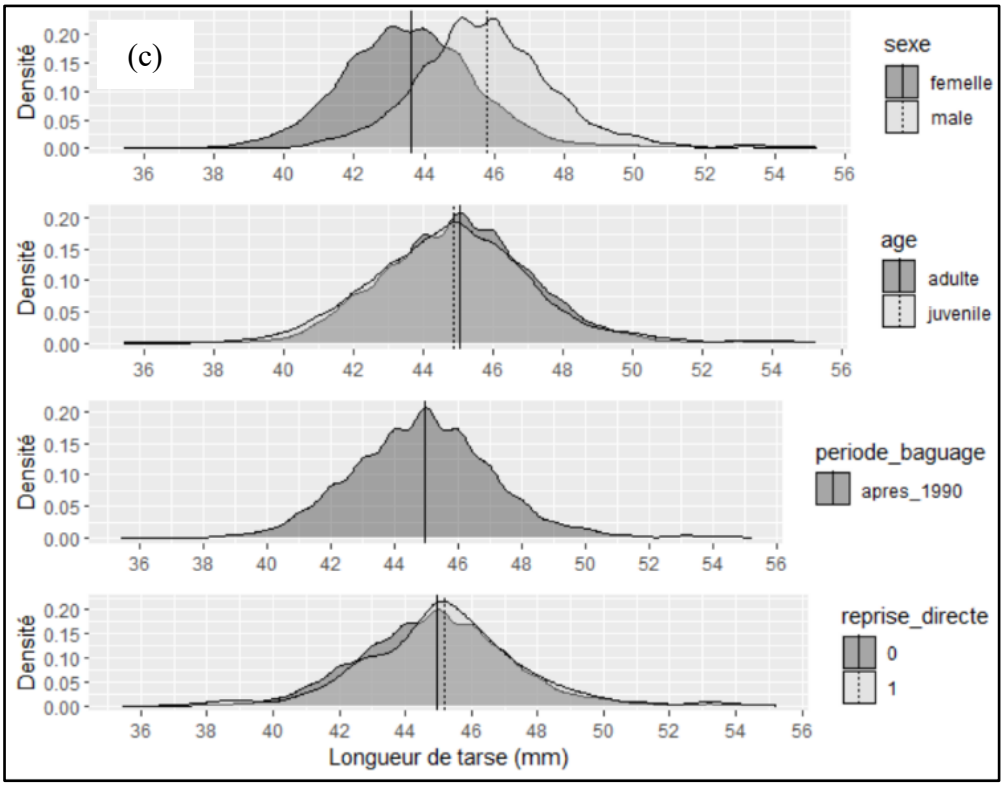


Figure 1 : Distribution de la masse (a), de la longueur d'aile (b) et de la longueur de tarse (c) selon le sexe, l'âge, la période de baguage et le reprise ou non d'un individu.

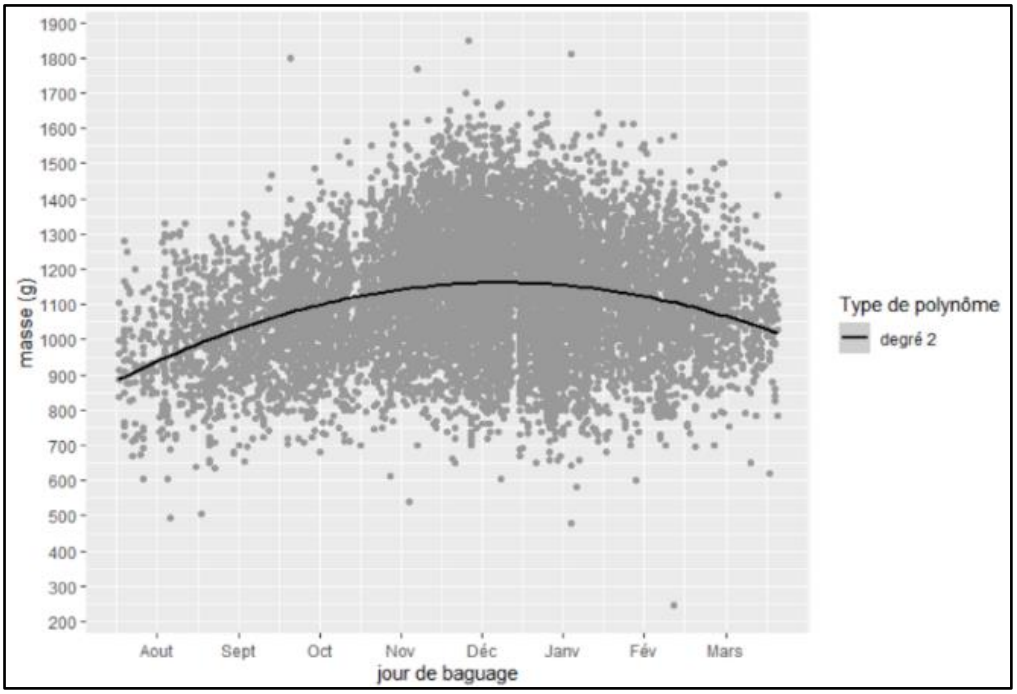


Figure 2 : Evolution de la masse moyenne des individus bagués au cours d'une saison de chasse entre le 1er Aout et le 31 Mars et modélisation.

Construction des modèles de base

Sélection des modèles de base

Pour chacun des traits considérés, tous les facteurs intrinsèques et extrinsèques étudiés ont été sélectionnés, ainsi que des interactions d'ordre 2 et 3 (Tableau 2). Aucune multi-colinéarité n'a été détectée pour chacun des modèles et les hypothèses d'indépendance, de normalité et d'homoscédasticité sont vérifiées grâce aux graphiques des résidus.

Tableau 2 : Variables sélectionnées dans chacun des modèles de base concernant les trois traits morphologiques.

TRAIT ETUDIE VARIABLES SELECTIONNEES	MASSE	LONGUEUR D'AILE	LONGUEUR DE TARSE
sexe	■	■	■
age	■	■	■
période de baguage	■	■	
jour de baguage	■	■	■
sexe : age	■	■	
sexe : période de baguage	■	■	
sexe : jour de baguage	■	■	
age : période de baguage	■	■	
age : jour de baguage	■	■	■
période de baguage : jour de baguage	■	■	
sexe : période de baguage : jour de baguage	■		
age : période de baguage : jour de baguage	■	■	
age : sexe : période de baguage			
age : sexe : jour de baguage			

Effets des facteurs sur les traits

Masse

La masse moyenne d'un colvert est de 1121g (±1,4g). Les mâles sont plus lourds que les femelles, et les adultes plus lourds que les juvéniles. Cependant, l'effet de l'âge est plus important chez les mâles (mâle adulte : +5g ± 1,4g, p-value=0,0004) (Figure 3). La masse moyenne augmente entre Aout et Novembre-Décembre avant de diminuer jusqu'à la fin de la saison.

Les individus bagués après 1990 sont en moyenne plus lourds que ceux bagués avant 1990. Cet effet interagit avec l'âge et la date de baguage (Figure 4) : il est plus important chez les adultes, entraînant un écart de masse entre adultes et juvéniles plus important après 1990 (adulte bagué après 1990 : +13g ± 1,4g, p-value<2 e^{-16}). Cet écart se résorbe en fin de saison.

L'effet de la période de baguage dépend aussi du sexe et du jour de baguage (Figure 4) : l'augmentation globale de la masse entre les deux périodes, est plus importante chez les mâles, qui voient leur poids augmenter plus rapidement dans la saison que les femelles. Les différences de masse entre les mâles et les femelles sont ainsi plus importantes après 1990 (mâle bagué après 1990 : +3,4g ± 1,4g, p-value=0,02).

Longueur d'aile

La longueur d'aile moyenne est de 272,5mm (±0,08mm). Les mâles et les adultes ont en moyenne des ailes plus grandes que les femelles et les juvéniles, respectivement. Mais l'effet de l'âge dépend du sexe : il est plus important chez les mâles (mâle adulte : +0,3mm ± 0,08mm, p-value=1,13 e^{-16}) (Figure 3). La longueur d'aile moyenne augmente en début de saison puis diminue. Mais cette variation dépend du sexe : l'augmentation en début de saison est plus importante chez les mâles (Figure 3).

Les individus bagués après 1990 ont une aile plus courte que ceux bagués avant 1990. Cet effet diffère entre les sexes (Figure 3) : il est plus important chez les femelles (femelle baguée après

1990 : -0,5mm ± 0,08mm, p-value= 4,62 e^{-12}), entraînant une différence de longueur d'aile entre mâles et femelles plus importante après 1990.

La forme de la courbe d'évolution intra-saisonnière de la longueur d'aile change selon la période de baguage et l'âge considérés (Figure 4) : la différence de longueur d'aile moyenne entre les deux périodes est plus grande chez les juvéniles, l'écart de mesure avec les adultes est alors plus élevé en milieu de saison après 1990 (juvénile bagué après 1990 : -0,6mm ± 0,08mm, p-value<2 e^{-16}). Après 1990, l'augmentation de la longueur d'aile chez les adultes est plus importante en début de saison.

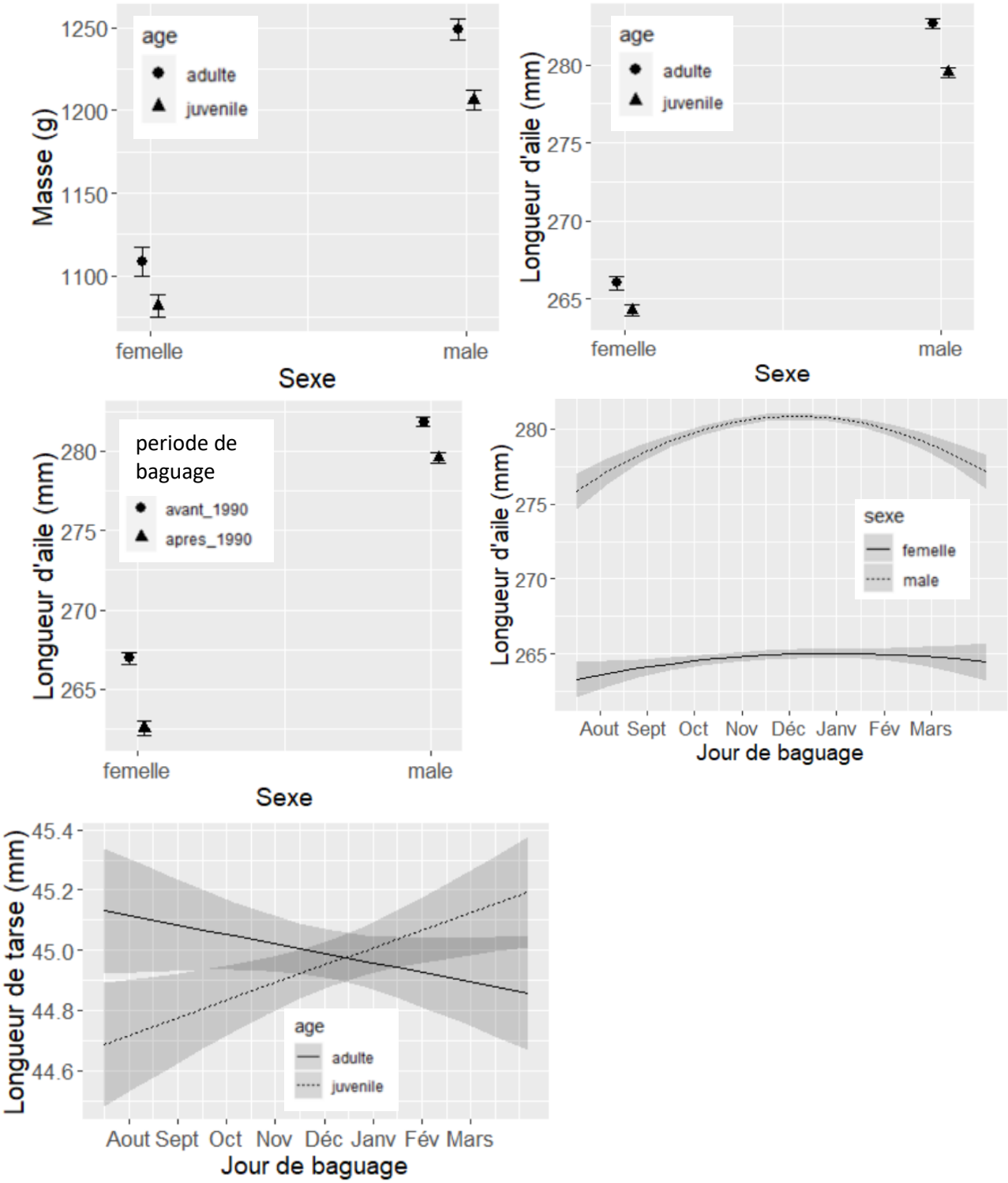


Figure 3 : Représentation des effets d'interactions simples pour la masse, la longueur d'aile et la longueur de tarse.

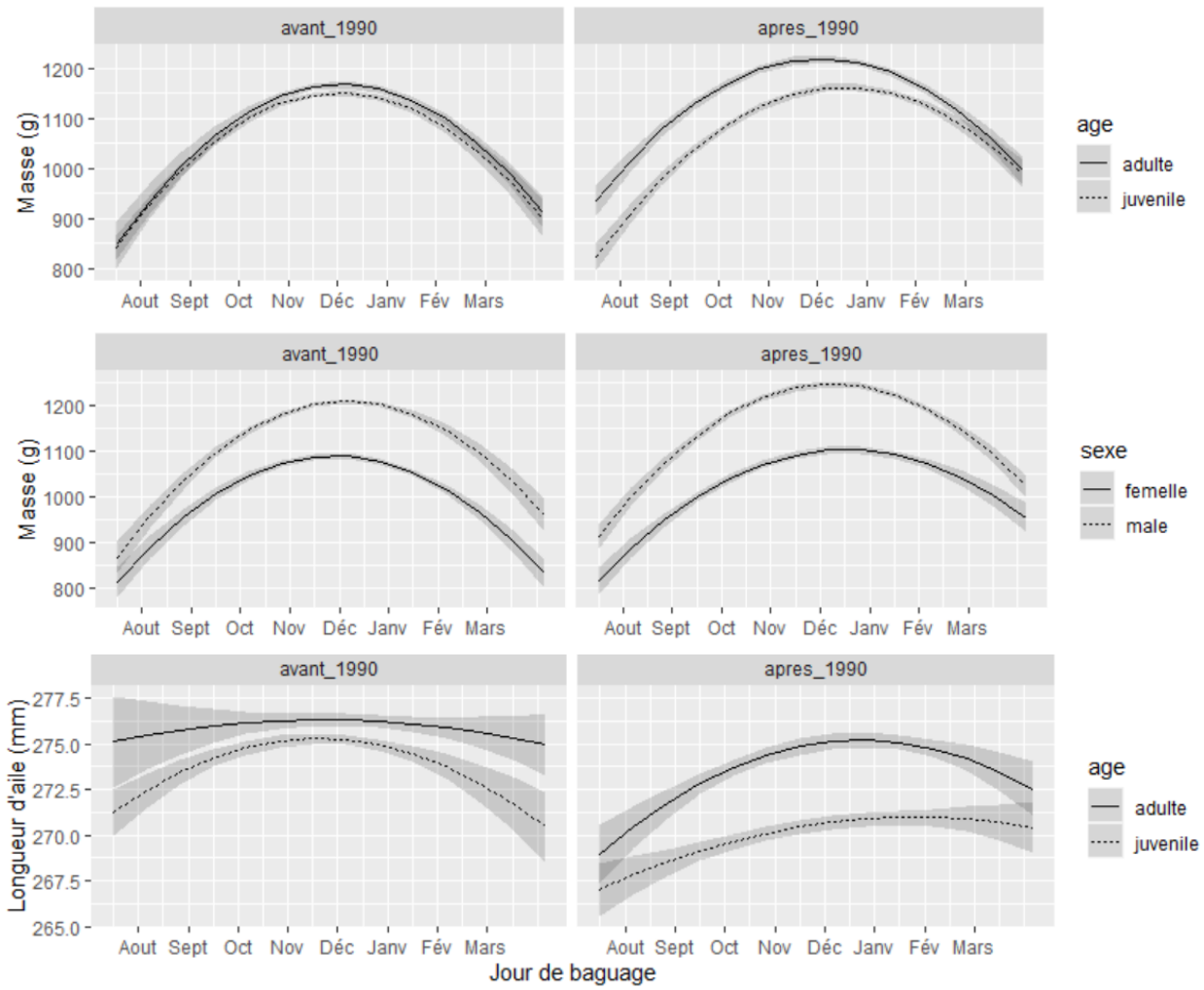


Figure 4 : Evolution intra-saisonnière de la masse et de la longueur d'aile en fonction de l'âge, du sexe et de la période de baguage.

Test de l'ajout du facteur de reprise directe

Sélection du modèle

Pour la masse, le facteur de reprise directe est ajouté, de même que ses interactions avec le sexe et la période de baguage. L'AIC de ce modèle est cependant supérieur au modèle de base (162 363 contre 162 361.4). Le facteur *reprise_directe* est ajouté pour la longueur d'aile, en plus de son interaction avec la variable continue temporelle. L'AIC de ce nouveau modèle est effectivement meilleur que celui du modèle de base (84 757.27 contre 84 762.73).
Pour la longueur de tarse, le facteur n'est pas ajouté par la méthode *stepwise backward*.

Par la suite, on s'intéresse donc à la masse et à la longueur d'aile.

Effet de la reprise directe sur la masse

Pour réduire le biais lié à la sélection du modèle, on réalise un *model averaging* sur quatre des meilleurs modèles (Tableau 3) :

- Le modèle sélectionné dont l'AIC est le plus faible (mod1) ;
- Le modèle mod1 pour lequel l'interaction entre l'âge et la reprise est conservée (mod2) ;
- Le modèle mod1 pour lequel l'interaction entre l'âge et la reprise est conservée et auquel on a retiré l'interaction entre la période de baguage, le sexe et la reprise (mod3) ;
- Le modèle mod1 auquel on a retiré l'interaction entre la période de baguage, le sexe et la reprise et l'interaction entre l'âge et la reprise (mod4).

Les poids Akaike indiquent que, considérant les données, le modèle sélectionné a 39% de chance d'être le meilleur parmi les modèles proposés ici. Le modèle mod3 est le moins probable parmi les quatre, avec un poids de 0,14.

Tableau 3 : Extrait de la sortie de la fonction model.avg() du package MuMIn : caractéristiques des modèles utilisés pour le model averaging.

Modèle	df	AIC	Delta	Poids
Mod1	24	162 363,1	0,00	0,39
Mod2	25	162 364,8	1,63	0,17
Mod3	24	162 365,1	2,01	0,14
Mod4	23	162 363,6	0,51	0,30

Comme l'interaction entre l'âge et la reprise directe et celle entre le sexe, la reprise directe et la période de baguage, ne sont pas présentes dans chacun des modèles proposés, leur coefficient est celui qui a le plus diminué. Les probabilités critiques associées aux tests de nullité des coefficients ont augmenté.

Les individus repris directement n'auraient pas une masse moyenne différente des individus non repris (-3,5g ± 2,7g, p-value=0,2). Aucune des interactions avec les facteurs n'est significative. En observant la Figure 5, on remarque que l'augmentation générale de la masse entre les deux périodes de baguages, est plus importante chez les mâles non repris que les repris. Il semble y avoir une différence entre les mâles repris et non repris qui ont été bagués après 1990, différence non remarquable avant 1990 ou bien chez les femelles. Cependant, ni l'interaction entre ces 3 facteurs ni leurs interactions simples, ne sont considérées significatives, ce qui suppose que l'estimation des coefficients n'est pas assez précise pour confirmer des différences significatives.

On ne peut pas conclure que les individus repris directement ont une masse moyenne différente de celle des individus non repris directement, car la différence est suffisamment faible pour être considérée comme possiblement due au hasard.

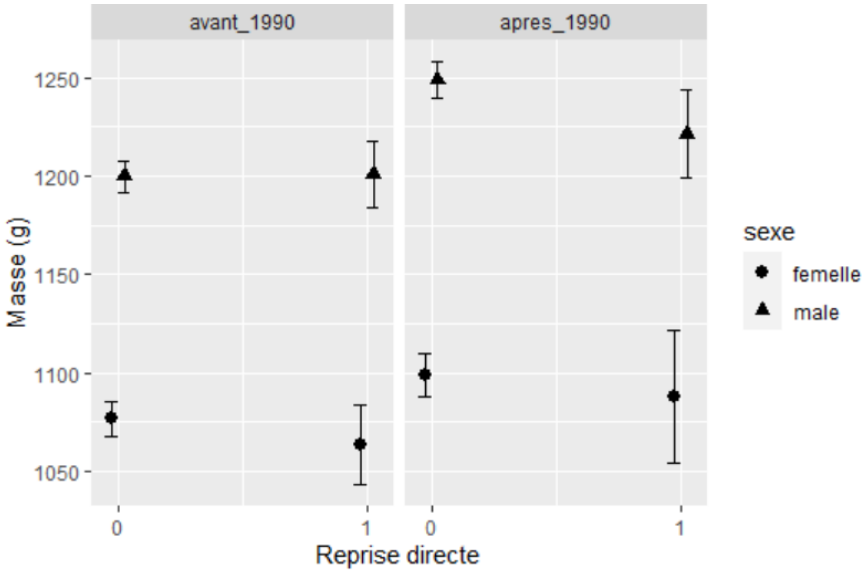


Figure 5 : Représentation de l'effet de l''interaction entre le sexe, la période de baguage et la reprise directe sur la masse.

Effet de la reprise directe sur la longueur d'aile

Selon l'analyse de variance, les mesures moyennes de longueur d'aile seraient significativement différentes entre les individus repris directement et ceux non repris directement : un colvert repris directement aurait une longueur d'aile plus courte par rapport à

la moyenne générale (-0,36mm ± 0,15mm, p-value=0,02). L'intervalle de confiance à 95% pour le coefficient se situe entre -0,65 et -0.06.

L'interaction entre ce facteur et le jour de baguage n'est pas significative (p-value=0.06 sur le terme linéaire et 0.4 pour le quadratique) (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.** 6) : les données ne sont pas suffisantes pour conclure que l'évolution intra-saisonnière de la longueur d'aile mesurée au baguage est différente entre les deux populations.

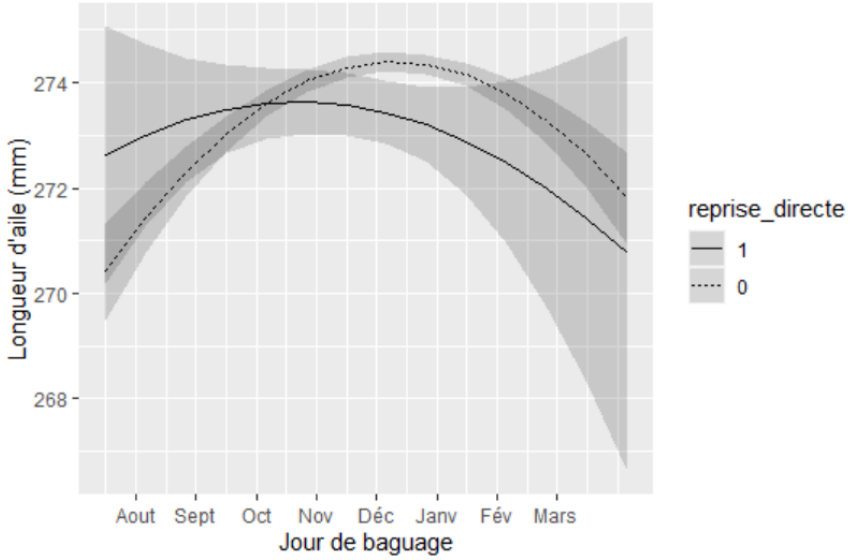


Figure 6 : Evolution intra-saisonnière de la longueur d'aile des individus repris directement (reprise_directe=1) et non repris directement (reprise_directe=0).

Probabilité de reprise et indice de condition corporelle

Selon la régression du logarithme de la masse sur la longueur d'aile, ces traits sont corrélés positivement. La longueur d'aile permet d'expliquer 26% de la variance de la masse et une augmentation d'une unité, entraîne une augmentation de 0.7% de la masse (0,007 ± 0,0001, p-value<2 e^{-16}). L'indice de condition corporelle correspond ici aux résidus de cette régression. L'indice moyen est de 36,8 : en moyenne les individus ont un excès de masse de 37g considérant leur taille, et donc des réserves d'énergie supplémentaires.

Le modèle de régression logistique pour expliquer *reprise_directe* obtenu après sélection, a un bien un meilleur AIC et moins de degrés de libertés que le modèle complet de départ.

Ici, avec seulement 8% de reprises directes parmi les observations, on estime que la fréquence d'apparition de cet évènement est rare (<10%), on interprète alors les *odds ratio* des facteurs qualitatifs comme des risques relatifs. La probabilité d'être repris lorsque l'indice de condition corporel est nul est de 6,7%% (2.6 ± 0.04, p-value<2 e^{-16}). Une femelle baguée après 1990 aurait plus de risque d'être reprise directement (risque multiplié par 1.6). La probabilité de reprise directe augmente en début de saison et diminue en 2ème partie. L'effet de la condition de l'individu sur la probabilité de reprise directe n'est pas considéré significatif (0,2 ± 0,3, p-value = 0.48).

3. DISCUSSION

Les modèles de base construits pour la masse, les longueurs d'aile et de tarse, soutiennent les hypothèses biologiques d'individus mâles et adultes plus grands et plus lourds que les femelles et juvéniles, respectivement.
La différence de masse entre mâles et femelles se creuse à l'âge adulte, les mâles voient leur poids augmenter de manière plus importante. La variation intra-saisonnière de la masse s'explique par plusieurs phénomènes. Lors de leur mue à la fin de l'été, les canards colverts perdent du poids (Fox et al., 2013) puis en reprennent jusqu'en novembre. Le poids diminue ensuite au début de l'hiver, avec l'arrivée de conditions climatiques plus froides. Cette augmentation permettrait la formation de réserves d'énergie afin d'anticiper les conséquences d'un éventuel hiver rigoureux, notamment la diminution de la disponibilité de la nourriture (Owen, Cook, 2009) et une possible migration vers des conditions plus clémentes (Fox et al., 1992). L'écart de masse entre adultes et juvéniles, se résorbe à la fin de l'hiver, plusieurs explications sont possibles, une à l'échelle individuelle : les jeunes oiseaux acquièrent au fur et à mesure de plus en plus de caractères de type adulte. L'autre à l'échelle populationnelle : des oiseaux plus lourds arrivent en fin de saison et/ou des oiseaux plus légers partent, en lien avec des changements dans les conditions d'hivernage et/ou au début de la migration prénuptiale.

L'augmentation de la masse observée entre les deux périodes pourrait être d'origine génétique, entraînée par une évolution résultant de la sélection naturelle, ou bien d'ordre environnemental. Guillemain et al (2010) ont observé un phénomène similaire chez les colverts en Camargue et proposent plusieurs explications. Le changement climatique, entraînant une augmentation globale de la température, procurerait des conditions plus clémentes pour la survie des individus, notamment en diminuant la demande énergétique pour lutter contre le froid et en améliorant la disponibilité de la nourriture (moins de gel des zones humiques, certaines plantes survivent plus longtemps en période hivernale (Guillemain et al., 2010)). De plus, l'augmentation des zones protégées et la gestion des zones humide ainsi que le développement de la pratique de l'agrainage, auraient créé des conditions favorables à la prise de masse des individus après 1990 (Guillemain et al., 2010).

Le réchauffement climatique qui a eu lieu entre les deux périodes de baguage, pourrait permettre aux individus de rester plus longtemps dans une région dont les températures étaient autrefois trop basses. La diminution générale de la longueur d'aile entre les deux périodes pourrait être expliquée par une redistribution spatiale des individus : après 1990, moins d'oiseaux aux ailes longues migrent en France.
La variation intra-saisonnière de l'aile peut être liée au fait que certains individus bagués en début de saison n'ont pas encore terminé leur mue des rémiges primaires, et donc leurs ailes n'ont pas atteint leur taille définitive (Fox et al., 2013). Tandis que celles des individus bagués par la suite, ont finalisé leur croissance. Cette variation pourrait aussi s'expliquer par des stratégies de migration : le départ d'oiseaux aux ailes plus courtes et/ou l'arrivée d'individus aux ailes plus longues en début de saison. Cette évolution est différente entre les deux périodes de baguage, il est possible que les stratégies de migration aient évolué, notamment avec le réchauffement climatique.

Les résultats de ces analyses ne montrent pas que la chasse du colvert est sélective sur les traits considérés. Pour la masse, l'incertitude sur l'estimation des coefficients du facteur *reprise_directe* et de ses interactions, est très forte. De plus, l'indice de condition corporelle n'aurait pas d'effet significatif sur la probabilité d'être repris directement. Ainsi, la reprise directe ne sélectionnerait ni la masse totale (individu lourd ou léger) ni les réserves énergétiques de l'individu (individu gras ou maigre). L'indice corporel a été calculé avec la méthode des résidus mais celle-ci est discutable car les hypothèses de linéarité et d'indépendance sur lesquelles elle repose peuvent facilement être transgressées (Green, 2001). Une autre méthode

consiste à réaliser le ratio de la masse sur la longueur d'aile (Labocha et al., 2014). De plus, la masse utilisée pour le calcul de l'indice, est celle mesurée au baguage et peut donc être différente de celle à la reprise. Une correction par la date de baguage pourrait être intéressante. L'effet de la reprise sur la longueur d'aile est considéré significatif au seuil de 5% : un individu repris a en moyenne une aile plus courte. Le coefficient estimé et l'intervalle de confiance sont très proches de 0 (<1mm). Il existe donc une différence de longueur d'aile entre individus repris et non reprise, mais elle est très faible. La taille conséquente du jeu de données (> 10 000 observations) augmente la précision des estimations et la détection des différences, mêmes les plus faibles, entre les groupes. De plus, il est possible que des effets, liés à des facteurs qui n'ont pas été intégrés dans ce modèle, soient confondants avec celui de la reprise, comme la localisation. L'effet observé ne serait alors pas attribuable directement au seul facteur *reprise_directe* mais à une simple structure spatiale de la pression de chasse et des variations de traits. Néanmoins, ce genre de structuration des données pourraient amener à une sélectivité indirecte de traits par la chasse.
Cet effet considéré significatif dans les analyses, ne permet donc pas, à lui seul, d'affirmer avec certitude que la longueur d'aile moyenne entre les individus repris et non repris est différente.

Le fait que l'hypothèse de sélectivité de la chasse ne soit pas acceptée ici pour le colvert, ne permet pas de la rejeter dans sa globalité. Tous les individus repris à la chasse ne sont pas signalés comme « repris », ce qui rend la détection de l'effet de *reprise* plus difficile. De plus, une sélectivité pourrait être observée chez d'autres espèces d'oiseaux et avoir lieu sur d'autres traits physiques ainsi que des traits comportementaux et démographiques qui ne sont pas liés aux traits testés ici.
Chez plusieurs espèces d'animaux, notamment les poissons, les mammifères terrestres (Kuparinen, Festa-Bianchet, 2017) mais aussi chez des oiseaux comme le faisan (Madden, Whiteside, 2013), la chasse sélectionne des individus actifs et téméraires dont le comportement les rend plus vulnérables à la chasse. Une telle sélection pourrait avantager un manque de témérité chez les individus, facteur de réduction de l'exploration du territoire, de leur contribution au sein de l'écosystème er de leur succès reproducteur (Kuparinen, Festa-Bianchet, 2017).
De plus, il a été observé chez certaines espèces d'oiseaux, une sélection sur l'âge et le sexe, notamment chez la bécasse des bois. L'âge et le sexe ne sont pas des traits héritables et donc il ne pourrait pas y avoir d'évolution les concernant directement. Cependant, ils sont liés à la structure de la population et influencent donc sa dynamique.
Ce type de sélection peut être lié à une migration différentielle des individus (stratégie de migration différente selon l'âge et le sexe) qui pourrait rendre un groupe plus exposé à la reprise qu'un autre. Ainsi, chez la bécasse des bois, les femelles, et plus particulièrement les femelles juvéniles, sont reprises en plus grand nombre que les mâles du fait d'une migration vers les sites de chasse plus tôt dans la saison (Christensen et al., 2017). Une telle sélection peut avoir des conséquences sur la reproduction des individus et donc la dynamique de la population. Ainsi, si les mâles adultes, et donc matures sexuellement, sont plus repris que les femelles dans une espèce polygame, l'impact sera certainement moins important que pour une espèce monogame puisqu'un mâle peut féconder plusieurs femelles. On pourrait aussi s'attendre à ce que les jeunes individus, au comportement encore naïf, soient plus vulnérables à la chasse.

Même si une sélectivité de la chasse avait été observée ici, il aurait été nécessaire de d'identifier le seuil à partir duquel on considère qu'elle pourrait avoir un impact sur la population. De même, le processus qui mènerait à d'éventuels changements dans la population serait encore à définir. En effet, ceux-ci sont difficilement attribuables à la seule possibilité d'une évolution génétique, semblable à celle induite par la sélection naturelle (Kuparinen, Festa-Bianchet, 2017). Un autre phénomène, induit par les changements d'environnement et de densité de population, eux-mêmes causés par le prélèvement, peut en être la cause : la plasticité

phénotypique. Ainsi, chez les poissons soumis à une forte pression de pêche, la réduction du nombre d'individus dans la population, a permis de réduire la compétition et d'augmenter l'accessibilité aux ressources pour les individus restants. La reprise peut alors mener à une maturation à un âge plus jeune (Kuparinen, Merilä, 2007). La plasticité, comme la sélection, est une forme d'adaptation de l'individu face à des changements dans son milieu de vie.
Identifier les mécanismes à l'origine des changements observés est important en termes de gestion des populations. La plasticité phénotypique est une réponse adaptative plus rapide que l'évolution génétique, ainsi, les changements observés dans une population sur une courte période de temps, ont une plus grande probabilité d'être dus à la plasticité (Festa-Bianchet, 2016). Ces changements pourront rapidement « revenir à la normale », si l'on diminue la pression de chasse et la sélection. Au contraire, s'il s'agit d'une évolution génétique, la population pourrait ne jamais retrouver ses caractéristiques initiales.

Deux approches ont été présentées ici pour répondre à la problématique : l'explication de la variabilité du trait considéré par le facteur *reprise_directe* et la contribution du trait à la probabilité d'être repris directement. Elles correspondent à deux visions différentes de la réponse au sujet et peuvent s'avérer complémentaires dans l'interprétation des résultats. Mais toutes deux s'appuient sur un modèle écologique « de base », qui permet de prendre en compte une partie des facteurs éventuellement confondant avec l'effet *reprise* (dans le cas du modèle linéaire) et avec le trait (modèle logistique). D'autres facteurs potentiellement confondants avec le facteur *reprise_directe,* pourraient être utilisés si disponibles. Ainsi, considérer la proportion d'oiseaux repris dans un rayon donné, permettrait de prendre en compte la pression de chasse dans le modèle de probabilité de reprise directe. De plus, considérer la météorologie (vagues de froid par exemple) pourrait permettre d'expliquer l'arrivée ou le départ d'oiseaux aux phénotypes différents ainsi qu'une évolution de la pression de chasse (suspension de la chasse si vague de froid sévère).

CONCLUSION

Une méthodologie pour l'étude de la sélectivité de la chasse des oiseaux sur des traits phénotypiques, a été proposée et appliquée sur la masse, la longueur d'aile et de tarse mesurées au baguage chez le canard colvert (*Anas platyrhynchos*). Ces traits ont été comparés entre les individus repris à la chasse lors de la saison de leur baguage et les individus non repris.

Les traits étudiés ici sont naturellement variables, selon le sexe et l'âge de l'individu mais aussi le moment de son baguage. La prise en compte et la modélisation de cette variabilité avant de tester la contribution du facteur *reprise*, permet de se focaliser sur l'effet de la chasse *sensu stricto,* c'est-à-dire par rapport à un ensemble d'individus présents à un moment donné. Les analyses réalisées n'ont pas permis de confirmer une sélection à la chasse pour la masse et la longueur de tarse. Le canard colvert repris directement a cependant une aile plus courte que les autres. Mais cette différence, de l'ordre du dixième de millimètre, est probablement insuffisante pour induire de potentielles conséquences évolutives.

Une approche complémentaire a également été présentée. La probabilité de reprise directe chez ces mêmes individus a été étudiée en fonction des facteurs intrinsèques et extrinsèques et de l'indice de condition corporelle, qui permet d'avoir un proxy des réserves énergétiques des individus. Selon nos résultats, la probabilité d'être repris ne dépendrait pas de cet indice de condition corporelle.

La sélectivité de la reprise sur ces traits pourrait exister chez d'autres espèces d'oiseaux. De plus, il est possible que la chasse sélectionne des traits démographiques et impacte potentiellement la dynamique d'une population. Ainsi, selon l'âge et/ou le sexe, certains groupes d'individus seraient plus ou moins exposés à la pression de la chasse du fait de leur comportement ou encore de leur stratégie de migration (migration différentielle). Une sélection sur des traits comportementaux pourrait aussi indirectement sélectionner des phénotypes particuliers. L'étude d'une éventuelle sélectivité de la chasse sur des traits morphologiques, nécessite de prendre en compte certains facteurs pour éviter tout effet confondant entre la *reprise* et certains groupes d'individus. Il serait pertinent d'ajouter d'autres facteurs au modèle, comme la zone géographique de baguage, pour expliquer le plus possible de variabilité du trait. L'analyse des résultats de l'étude nécessite une réflexion sur la quantification et la qualification de l'impact que peut avoir un effet de sélection sur une population. Un des enjeux de cette problématique de sélection à la chasse, est l'exploitation durable des espèces et des écosystèmes en général. Les résultats de telles analyses pourraient aider à la mise en place d'une réflexion sur la réglementation des activités de chasse sur les oiseaux (volume de prélèvement, calendrier).

Bibliographie

AHO, Ken, DERRYBERRY, Dewayne et PETERSON, Teri, 2017. A graphical framework for model selection criteria and significance tests: refutation, confirmation and ecology. In : *Methods in Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 8, n° 1, p. 47-56. DOI 10.1111/2041-210X.12648.

AHO, Ken, PETERSON, Teri et DERRYBERRY, Dewayne, 2014. Model selection for ecologists: The worldviews of AIC and BIC. In : *Ecology*. 1 mars 2014. Vol. 95, p. 631-6. DOI 10.1890/13-1452.1.

ALLENDORF, F. W. et HARD, J. J., 2009. Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 16 juin 2009. Vol. 106, n° Supplement_1, p. 9987-9994. DOI 10.1073/pnas.0901069106.

ARDIA, D. R., 2005. Super Size Me: An Experimental Test of the Factors Affecting Lipid Content and the Ability of Residual Body Mass to Predict Lipid Stores in Nestling European Starlings. In : *Functional Ecology*. 2005. Vol. 19, n° 3, p. 414-420. JSTOR

BURNHAM, Kenneth P. et ANDERSON, David R., 2007. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. S.l. : Springer Science & Business Media. ISBN 978-0-387-22456-5.

CHRISTENSEN, Thomas Kjær, FOX, Anthony D., SUNDE, Peter, HOUNISEN, Jens Peder et ANDERSEN, Liselotte W., 2017. Seasonal variation in the sex and age composition of the woodcock bag in Denmark. In : *European Journal of Wildlife Research*. 23 mai 2017. Vol. 63, n° 3, p. 52. DOI 10.1007/s10344-017-1114-5.

DORMANN, Carsten F., CALABRESE, Justin M., GUILLERA-ARROITA, Gurutzeta, MATECHOU, Eleni, BAHN, Volker, BARTOŃ, Kamil, BEALE, Colin M., CIUTI, Simone, ELITH, Jane, GERSTNER, Katharina, GUELAT, Jérôme, KEIL, Petr, LAHOZ-MONFORT, José J., POLLOCK, Laura J., REINEKING, Björn, ROBERTS, David R., SCHRÖDER, Boris, THUILLER, Wilfried, WARTON, David I., WINTLE, Brendan A., WOOD, Simon N., WÜEST, Rafael O. et HARTIG, Florian, 2018. Model averaging in ecology: a review of Bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. In : *Ecological Monographs*. 2018. Vol. 88, n° 4, p. 485-504. DOI 10.1002/ecm.1309.

FESTA-BIANCHET, Marco, 2016. When does selective hunting select, how can we tell, and what should we do about it? In : *Mammal Review*. août 2016. DOI 10.1111/mam.12078.

FOX, A. D., KING, R. et WATKIN, J., 1992. Seasonal variation in weight, body measurements and condition of free-living Teal. In : *Bird Study*. mars 1992. Vol. 39, n° 1, p. 53-62. DOI 10.1080/00063659209477099.

FOX, Anthony D., KING, Roy et OWEN, Myrfyn, 2013. Wing moult and mass change in free-living mallard Anas platyrhynchos. In : *Journal of Avian Biology*. 2013. Vol. 44, n° 1, p. 001-008. DOI 10.1111/j.1600-048X.2012.05785.x.

GODICHON-BAGGIONI, Antoine, 2017. Cours 6 - Analyse de la Covariance. In : [en ligne]. INSA-GM4-Cours de Statistique. S.l. 2017. [Consulté le 6 août 2020]. Disponible à l'adresse : http://godichon.perso.math.cnrs.fr/GM4Stat6.pdf.

GREEN, Andy, 2001. Mass/Length Residuals: Measures of Body Condition or Generators of Spurious Results? In : *Ecology*. 1 mai 2001. Vol. 82, p. 1473-1483. DOI 10.2307/2680003.

GUILLEMAIN, Matthieu, ELMBERG, Johan, GAUTHIER-CLERC, Michel, MASSEZ, Grégoire, HEARN, Richard, CHAMPAGNON, Jocelyn et SIMON, Géraldine, 2010. Wintering French mallard and teal are heavier and in better body condition than 30 years ago: effects of a changing environment? In : *Ambio*. mars 2010. Vol. 39, n° 2, p. 170-180. DOI 10.1007/s13280-010-0020-9.

HENRY, Claude, 2001. *Biologie des populations animales et végétales*. Dunod. S.l. : s.n. Sciences Sup.

HIRSCHFELD, Axel, ATTARD, Geraldine et SCOTT, Lloyd, 2019. Bird hunting in Europe: an analysis of bag figures and the potential impact on the conservation of threatened species. In : *British Birds*. 1 mars 2019. p. 153-166.

INSTITUT DE MATHÉMATIQUES DE TOULOUSE, [sans date]. Modèles à effets aléatoires et modèles mixtes. In : *Statistique et Machine Learning - de Statisticien à Data Scientist* [en ligne]. [Consulté le 19 août 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.math.univ-toulouse.fr/~besse/Wikistat/pdf/st-m-modmixt6-modmixt.pdf.

JAMES, Gareth et TREVOR, Hastie, 1997. Generalizations of the Bias/Variance Decomposition for Prediction Error. In : *Dept. of Statistics, Stanford University*. 26 février 1997. p. 14.

JOHNSON, Jerald B. et OMLAND, Kristian S., 2004. Model selection in ecology and evolution. In : *Trends in Ecology & Evolution*. février 2004. Vol. 19, n° 2, p. 101-108. DOI 10.1016/j.tree.2003.10.013.

KUPARINEN, Anna et FESTA-BIANCHET, Marco, 2017. Harvest-induced evolution: insights from aquatic and terrestrial systems. In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 19 janvier 2017. Vol. 372, n° 1712, p. 20160036. DOI 10.1098/rstb.2016.0036.

KUPARINEN, Anna et MERILÄ, Juha, 2007. Detecting and Managing Fisheries-Induced Evolution. In : *Trends in ecology and evolution*. 2007. Vol. 22, n° 12, p. 8. DOI 10.1016/j.tree.2007.08.011.

LABOCHA, Marta, SCHUTZ, Heidi et HAYES, Jack, 2014. Which body condition index is best? In : *Oikos* [en ligne]. 2014. Vol. 123. DOI 10.1111/j.1600-0706.2013.00755.x. Disponible à l'adresse : file:///C:/Users/lea24/AppData/Local/Temp/Labocha_Schutz_Hayes_2014.pdf.

LECOINTRE, Guillaume, FORTIN, Corinne et LE LOUARN BONNET, Marie-Laure, 2009. *Guide Critique de l'Évolution*. S.l. : s.n. ISBN 978-2-7011-4797-0.

MADDEN, Joah et WHITESIDE, Mark, 2013. Selection on behavioural traits during 'unselective' harvesting means that shy pheasants better survive a hunting season. In : *Animal Behaviour* [en ligne]. 1 janvier 2013. Vol. 87. [Consulté le 23 août 2020]. DOI 10.1016/j.anbehav.2013.10.021. Disponible à l'adresse : https://www.researchgate.net/publication/259084919_Selection_on_behavioural_traits_during

_%27unselective%27_harvesting_means_that_shy_pheasants_better_survive_a_hunting_season.

MANTEL, Nathan, 1970. Why Stepdown Procedures in Variable Selection. In : *Technometrics*. 1 août 1970. Vol. 12, n° 3, p. 621-625. DOI 10.1080/00401706.1970.10488701.

MERTLER, Craig A. et VANNATTA, Rachel A., 2013. Chapter 5 - Analysis of Covariance. In : *Advanced and Multivariate Statistical Methods: Practical Application and Interpretation*. 5, révisée. S.l. : Pyrczak. p. 93-105. ISBN 1-936523-09-4.

MIRMAN, Daniel, 2017. *Growth Curve Analysis and Visualization Using R*. S.l. : CRC Press. ISBN 978-1-315-36033-1.

MUNRO, Barbara Hazard, 2005. *Statistical Methods for Health Care Research*. S.l. : Lippincott Williams & Wilkins. ISBN 978-0-7817-4840-7.

NATIONAL GEOGRAPHIC SOCIETY, 2019. Natural Selection. In : *National Geographic Society* [en ligne]. 24 octobre 2019. [Consulté le 12 mai 2020]. Disponible à l'adresse : http://www.nationalgeographic.org/encyclopedia/natural-selection/.

ONCFS, 2011. Oncfs - L'agrainage et les sanctions au non-respect du SDGC. In : *ONCFS* [en ligne]. 12 avril 2011. [Consulté le 28 août 2020]. Disponible à l'adresse : http://www.oncfs.gouv.fr/Fiches-juridiques-chasse-ru377/L-agrainage-et-les-sanctions-au-non-respect-du-SDGC-ar1111.

OWEN, Myrfyn et COOK, W., 2009. Variations in body weight, wing length and condition of Mallard Anas platyrhynchos platyrhynchos and their relationship to environmental changes. In : *Journal of Zoology - J ZOOL*. 1 novembre 2009. Vol. 183, p. 377-395. DOI 10.1111/j.1469-7998.1977.tb04194.x.

PIRIO, Maxime, 2019. Baguage des oiseaux : principes, objectifs et observations. In : *Ornithomedia.com* [en ligne]. 5 novembre 2019. [Consulté le 27 juin 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.ornithomedia.com/pratique/debuter/baguage-oiseaux-principes-objectifs-observations-03033/.

RELYEA, Rick et RICKLEFS, Robert, 2019. *Ecologie : l'économie de la nature*. S.l. : Boeck Superieur. ISBN 2-8073-1419-8.

SCHULTE-HOSTEDDE, Albrecht, ZINNER, Bertram, MILLAR, John et HICKLING, Graham, 2005. Restitution of mass-size residuals: Validating body condition indices. In : *Ecology*. 1 janvier 2005. Vol. 86, p. 155-163. DOI 10.1890/04-0232.

SPONSEL, Leslie, 2001. Human Impact on Biodiversity, Overview. In : *Encyclopedia of Biodiversity*. S.l. : s.n. p. 395-409. ISBN 978-0-12-226865-6.

SPSS À L'UDES, 2016. SPSS à l'UdeS - Analyse de covariance. In : *SPSS à l'UdeS* [en ligne]. 2016. [Consulté le 6 août 2020]. Disponible à l'adresse : http://spss.espaceweb.usherbrooke.ca/pages/statistiques-inferentielles/analyse-de-covariance.php.

SYMONDS, Matthew R. E. et MOUSSALI, Adnan, 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information

criterion. In : *Behavioral Ecology and Sociobiology*. janvier 2011. Vol. 65, n° 1, p. 13-21. DOI 10.1007/s00265-010-1037-6.

TELLERÍA, José Luis, DE LA HERA, Ivan et PEREZ-TRIS, Javier, 2013. Morphological Variation as a Tool for Monitoring Bird Populations: A Review. In : *Ardeola*. décembre 2013. Vol. 60, n° 2, p. 191-224. DOI 10.13157/arla.60.2.2013.191.

TERRILL, Scott B. et ABLE, Kenneth P., 1988. Bird Migration Terminology. In : *The Auk*. 1 janvier 1988. Vol. 105, n° 1, p. 205-206. DOI 10.1093/auk/105.1.205.

TÖPFER, Till, 2018. Morphological Variation in Birds: Plasticity, Adaptation, and Speciation. In : TIETZE, Dieter Thomas (éd.), *Bird Species: How They Arise, Modify and Vanish* [en ligne]. Cham : Springer International Publishing. Fascinating Life Sciences. p. 63-74. [Consulté le 3 juillet 2020]. ISBN 978-3-319-91689-7. Disponible à l'adresse : https://doi.org/10.1007/978-3-319-91689-7_4.

VIGNOLES, Philippe, 2009. ANOVA à un facteur - Introduction. In : *unt ori2 crihan* [en ligne]. 25 mai 2009. [Consulté le 11 août 2020]. Disponible à l'adresse : http://unt-ori2.crihan.fr/unspf/2010_Limoges_Vignoles_StatsAnova/co/09-1-1-introduction.html.

WALKER, Jeffrey A., 2017. *Model-averaged regression coefficients have a straightforward interpretation using causal conditioning* [en ligne]. preprint. S.l. Ecology. [Consulté le 5 août 2020]. Disponible à l'adresse : http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/133785.

WU, Mengsi, XIAO, Yuchao, YANG, Fang, ZHOU, Limeng, ZHENG, Weihong et LIU, Jinsong, 2014. Seasonal variation in body mass and energy budget in Chinese bulbuls (pycnonotus sinensis). In : *Avian Research*. 23 septembre 2014. Vol. 5, n° 1, p. 4. DOI 10.1186/s40657-014-0004-8.