



HAL
open science

Mouvements des corneilles noires urbaines *Corvus corone* et gestion des nuisances

Perrine Lequitte-Charransol

► **To cite this version:**

Perrine Lequitte-Charransol. Mouvements des corneilles noires urbaines *Corvus corone* et gestion des nuisances. Médecine vétérinaire et santé animale. 2021. dumas-04811689

HAL Id: dumas-04811689

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04811689v1>

Submitted on 29 Nov 2024

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.

Copyright

Année 2021

**MOUVEMENTS DES CORNEILLES NOIRES URBAINES
(CORVUS CORONE) ET GESTION DES NUISANCES**

THÈSE

pour obtenir le diplôme d'État de

DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)

le 22 juin 2021

par

Perrine LEQUITTE--CHARRANSOL

sous la direction de

Caroline GILBERT

Présidente du jury :	Mme Bénédicte GRIMARD-BALLIF	Professeur à l'EnvA
Directrice de thèse :	Mme Caroline GILBERT	Professeur à l'EnvA
Examineur :	M. Pascal ARNÉ	Maître de Conférences à l'EnvA

Liste des personnes intervenant dans l'enseignement

Directeur : Pr Christophe Degueurce
 Directeur des formations : Pr Henry Chateau
 Directrice de la scolarité et de la vie étudiante : Dr Catherine Colmin



Professeurs émérites : Pr Pascal Fayolle, Pr Bernard Paragon
 Directeurs honoraires : MM. les Professeurs C. Pilet, B. Toma,
 A.-L. Parodi, R. Moraillon, J.-P. Cotard, J.-P. Mialot & M. Gogny

Département d'Élevage et de Pathologie des Équidés et des Carnivores (DEPEC) Chef du département : Pr Grandjean Dominique - Adjoint : Pr Blot Stéphane

<p>Discipline : anesthésie, réanimation, urgences, soins intensifs - Pr Verwaerde Patrick</p> <p>Discipline : cardiologie - Pr Chetboul Valérie - Dr Saponaro Vittorio, Praticien hospitalier contractuel</p> <p>Discipline : nouveaux animaux de compagnie - Dr Pignon Charly, Ingénieur de recherche - Praticien hospitalier - Dr Volait Laetitia, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Discipline : dermatologie - Dr Cochet-Faivre Noëlle, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Discipline : ophtalmologie - Dr Chahory Sabine, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de clinique équine - Pr Audigé Fabrice - Dr Bertoni Léila, Maître de conférences - Dr Coudry Virginie, Praticienne hospitalier contractuelle - Pr Denoux Jean-Marie - Dr Giraudet Aude, Ingénieure de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Jacquet Sandrine, Ingénieure de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Mespouhès-Rivière Céline, Ingénieure de recherche-Praticienne hospitalier* - Dr Molroud Claire, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tallaj Amélie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tanquerel Ludovic, Chargé d'enseignement contractuel</p>	<p>Unité pédagogique de médecine et imagerie médicale - Dr Benckroun Ghita, Maître de conférences - Pr Blot Stéphane* - Dr Canonne-Guilbert Morgane, Maître de conférences - Dr Freiche-Legros Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Maurey-Guénec Christelle, Maître de conférences - Dr Mortier Jérémie, Maître de conférences associé</p> <p>Unité pédagogique de médecine de l'élevage et du sport - Dr Cabrera Gonzales Joaquin, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Fontbonne Alain - Pr Grandjean Dominique* - Dr Maenhout Cindy, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Nudelmann Nicolas, Maître de conférences - Dr Ribello dos Santos Natalia, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Unité pédagogique de pathologie chirurgicale - Dr Decambon Adeline, Maître de conférences - Pr Manassero Mathieu - Dr Maurice Emeline, Assistante d'Enseignement et de Recherche Contractuelle - Pr Viateau-Duval Véronique*</p>
---	---

Département des Productions Animales et de Santé Publique (DPASP) Chef du département : Pr Millemann Yves - Adjoint : Pr Dufour Barbara

<p>Unité pédagogique d'hygiène, qualité et sécurité des aliments - Dr Bolnot François, Maître de conférences* - Pr Carlier Vincent - Dr Gauthier Michel, Maître de conférences associé - Dr Mimet Narjes, Chargée d'enseignement contractuelle</p> <p>Unité pédagogique de maladies réglementées, zoonoses et épidémiologie - Dr Crozet Guillaume, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Dufour Barbara* - Dr Guélin Poirier Valentine, Chargée d'enseignement contractuelle - Pr Haddad/Hoang Xuan Nadia - Dr Rivière Julie, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de pathologie des animaux de production - Pr Adjou Karim - Dr Belbis Guillaume, Maître de conférences* - Dr Delsart Maxime, Maître de conférences associé - Pr Millemann Yves - Dr Plassard Vincent, Praticien hospitalier contractuel - Dr Ravary-Plumioën Bérangère, Maître de conférences</p>	<p>Unité pédagogique de reproduction animale - Dr Constant Fabienne, Maître de conférences* - Dr Denis Marine, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Desbols Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Dr Mauffré Vincent, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de zootechnie, économie rurale - Dr Arné Pascal, Maître de conférences - Dr Barassin Isabelle, Maître de conférences - Dr De Paula Reis Alline, Maître de conférences* - Pr Grimard-Ballif Bénédicte - Pr Ponter Andrew</p> <p>Rattachée DPASP - Dr Wolgast Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle</p>
--	---

Département des Sciences Biologiques et Pharmaceutiques (DSBP) Chef du département : Pr Desquilbet Loïc - Adjoint : Pr Pilot-Storck Fanny

<p>Unité pédagogique d'anatomie des animaux domestiques - Pr Chateau Henry - Pr Crevier-Denoux Nathalie - Pr Robert Céline*</p> <p>Unité pédagogique de bactériologie, immunologie, virologie - Pr Boulouls Henri-Jean - Pr Elott Marc - Dr Lagrée Anne-Claire, Maître de conférences - Pr Le Poder Sophie - Dr Le Roux Delphine, Maître de conférences*</p> <p>Unité pédagogique de biochimie, biologie clinique - Pr Bellier Sylvain* - Dr Deshulliers Pierre, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique d'histologie, anatomie pathologique - Dr Cordonnier-Lefort Nathalie, Maître de conférences - Pr Fontaine Jean-Jacques - Dr Jouvion Grégory, Professeur associé - Dr Reyes-Gomez Edouard, Maître de conférences*</p> <p>Unité pédagogique de management, communication, outils scientifiques - Mme Conan Muriel, Professeur certifié (Anglais) - Pr Desquilbet Loïc, (Biostatistique, Epidémiologie) - Dr Legrand Chantal, Maître de conférences associée - Dr Marignac Geneviève, Maître de conférences* - Dr Rose Hélène, Maître de conférences associée</p>	<p>Unité de parasitologie, mycologie - Dr Blaga Radu, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - Pr Guillot Jacques - Dr Polack Bruno, Maître de conférences* - Dr Risco-Castillo Veronica, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de pharmacie et toxicologie - Dr Kohlhauer Matthias, Maître de conférences - Dr Perrot Sébastien, Maître de conférences* - Pr Tissier Renaud</p> <p>Unité pédagogique de physiologie, éthologie, génétique - Dr Chevallier Lucie, Maître de conférences (Génétique) - Dr Crépeaux Guillemette, Maître de conférences (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Gilbert Caroline (Ethologie) - Pr Pilot-Storck Fanny (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Tirez Laurent (Physiologie, Pharmacologie)* - Dr Titeux Emmanuelle (Ethologie), Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Rattachée DSBP - Mme Dalaine Stéphanie, Professeur agrégée (Sciences de la Vie et de la Terre)</p> <p>* responsable d'unité pédagogique</p>
---	--

Remerciements

Au Président du Jury de cette thèse, Professeur à la faculté de médecine de Créteil, qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse, Hommage respectueux.

Je vous remercie d'assister à la soutenance de ma thèse, et d'évaluer mon travail

A Mme Caroline Gilbert, Professeur à l'EnvA,

Sincères remerciements pour avoir accepté d'être ma directrice de thèse, de m'avoir guidée pour la rédaction de cette thèse, et d'avoir consacré du temps à la relire

A M Frédéric Jiguet, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle

Sincères remerciements pour m'avoir accueillie dans votre équipe et encadrée pour la réalisation de la partie expérimentale de cette thèse, tout en me prodiguant des conseils avisés, indispensables tant pour la réalisation des expériences que pour la rédaction.

A M Alexandre Robert, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle

Sincères remerciements pour votre aide précieuse dans la réalisation de modèles de capture-marquage-recapture, et pour le temps consacré à m'expliquer le fonctionnement des logiciels ainsi que l'analyse des résultats.

A M Paco Bustamante, Professeur à l'Université de La Rochelle,

Sincères remerciements pour le dosage du mercure contenu dans les plumes de corneilles, ainsi que d'avoir répondu à mes multiples questions sur sa mise en œuvre.

A Mme Marie-Lan Taÿ Pamart

Sincères remerciements pour tes magnifiques photographies de corneilles, et pour ton aide dans le suivi des populations de corneilles

A Mme Diane Dabir,

Sincères remerciements pour m'avoir montré tes expériences comportementales sur les corneilles, et initiée à leur hiérarchie sociale au sein du Jardin des Plantes

A Mes Parents et à ma Sœur,

Je vous remercie pour la relecture de ma thèse et pour vos encouragements chaleureux

Table des matières

Liste des figures	1
Liste des tableaux.....	3
Liste des abréviations	5
Introduction	6
Première partie : étude bibliographique	7
1.1. Biologie de la corneille noire.....	7
1.1.1. Présentation.....	7
1.1.2. Comportement alimentaire	8
1.1.3. Comportements reproducteur et social	10
1.1.3. Capacités cognitives.....	13
1.2. Etude des déplacements des populations de corneilles	16
1.2.1. Capacité de dispersion des corneilles : milieu rural <i>versus</i> milieu urbain	16
1.2.2. Capture-marquage recapture	17
1.2.3. Etude des populations par techniques alternatives aux modèles CMR.....	18
1.3. Nuisances dues aux corvidés.....	21
1.3.1. Types de nuisances.....	21
1.3.2. Causes des nuisances	23
1.3.3. Mesures de réduction des nuisances dues aux corvidés.....	26
1.3.4. Rôle écologique des corvidés	33
1.4. Conclusion	33
Deuxième partie : étude expérimentale.....	35
2.1. Etude de la dispersion et des mouvements entre milieux urbains et ruraux.....	35
2.1.1. Introduction et objectifs.....	35
2.1.2. Matériel et méthodes	36
2.1.3. Résultats.....	37
2.1.4. Discussion	39
2.2. Analyses des mouvements des corneilles par capture-marquage-recapture	40
2.2.1. Introduction et objectifs.....	40
2.2.2. Matériel et méthodes	41
2.2.3. Résultats des modèles de CMR.....	43
2.2.4. Discussion	50
2.3. Etude d'une solution pour limiter les dégâts des corneilles sur les pelouses	51
2.3.1. Introduction	51
2.3.2. Matériel et méthodes	53
2.3.3. Résultats.....	56
2.1.4. Discussion	59
Conclusion	62
Bibliographie.....	64

Annexes.....	69
Modèles de CMR.....	69
Article.....	73

Liste des figures

Figure 1 : Quatre espèces de corvidés.	8
Figure 2 : Comportement alimentaire du corbeau freux dans une prairie.....	9
Figure 3 : Séquence de comportements et vocalisations caractérisant l'agression de coalition dans un groupe social de corneilles noires femelles non apparentées et sexuellement immatures	12
Figure 4 : utilisation d'outils par <i>C. moneduloides</i>	14
Figure 5 : Principe de la télémétrie utilisant le système Argos.....	20
Figure 6 : Types de nuisances dues aux oiseaux	22
Figure 7 : Espèces d'oiseaux incriminés dans les nuisances en ville	22
Figure 8 : Nombre de prises de corvidés (<i>Corvus corone</i> , <i>C. cornix</i> , <i>C. corax</i> , <i>Pica pica</i> , et <i>Garrulus glandarius</i>) pendant la saison de chasse annuelle de 1988 à 2013 à Vorarlberg, Autriche	26
Figure 9 : Evolution de la taille des populations de quatre espèces de corvidés (<i>Corvus corone</i> , <i>C. cornix</i> , <i>C. corax</i> , <i>Pica pica</i> , et <i>Garrulus glandarius</i>).	27
Figure 10 : Proportion des différentes mesures de régulation des populations d'oiseaux parmi les moyens techniques utilisés par les grandes villes françaises pour réduire les nuisances dues aux oiseaux.	30
Figure 11 : Parts respectives des différents facteurs d'insuccès dans les mesures de lutte contre les nuisances dues aux oiseaux	31
Figure 12 : Exemples de mesures de réduction des nuisances dues aux corneilles au Japon.....	32
Figure 13 : Exemple de méthode pour empêcher les corneilles de déchirer les sacs à déchets, qui a révélé son efficacité et sera recommandée par le Département Sanitaire de Sapporo (Japon).	32
Figure 14 : Graphique des valeurs propres des dimensions calculées grâce à une ACP réalisée sur les concentrations en métaux lourds des plumes de corneilles.....	38
Figure 15 : Graphique de la contribution de chaque métal aux 5 premières dimensions de l'ACP	38
Figure 16 : Graphique de la concentration en métal dans les plumes des trois groupes de corneilles, selon les dimensions 1 et 2.	39
Figure 17 : Estimation de la probabilité de survie apparente sur un intervalle de 3 mois chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes.	44
Figure 18 : Estimation de la probabilité de recapture chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes en fonction des saisons.	44
Figure 19 : Estimation des probabilités de survie apparente sur une durée de trois mois chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes et aux Tuileries.	48
Figure 20 : Estimation des probabilités de transition entre deux sites d'étude sur une durée de trois mois chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes et aux Tuileries.	49
Figure 21 : Cycle de vie du hanneton commun (<i>Amphimallon majalis</i>)	52
Figure 22 : Plan du Jardin des Plantes	53
Figure 23 : Schéma du dispositif expérimental de tonte de pelouses du Carré Lamarck pour mesurer les dégâts causés aux pelouses par les corneilles noires.	54

Figure 24 : Schéma d'une pelouse quadrillée montrant les principes de sélection des mailles retenues pour le scalp.	55
Figure 25 : Distribution des données de surface d'herbe arrachée par maille.....	56
Figure 26 : Relation entre la tonte et la hauteur d'herbe moyenne par pelouse	57
Figure 27 : Relation entre la tonte des pelouses et la surface arrachée par les corneilles noires.....	57
Figure 28 : Nombre de larves de hanneton (<i>Amphimallon majalis</i>), de noctuelles (<i>Noctuidae</i>) et de taupins (<i>Agriotes spp.</i>) trouvées dans les scalps de pelouses tondues et non tondues.	59
Figure 29 : Tracés GPS obtenus pour deux corneilles baguées.....	63

Liste des tableaux

Tableau 1 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes de juillet 2005 à décembre 2019.....	43
Tableau 2 : Estimation de probabilités de survie et de recapture de corneilles observées au Jardin des Plantes de juillet 2005 à décembre 2019.....	44
Tableau 3 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente, de transition et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes et aux Tuileries de juillet 2005 à décembre 2019.....	46
Tableau 4 : Estimation de probabilités de survie, de transition et de recapture de corneilles observées au Jardin des Plantes et aux Tuileries de juillet 2005 à décembre 2019.....	47
Tableau 5 : Superficie des pelouses étudiées.....	53
Tableau 6 : Proportion de la surface d'herbe arrachée par pelouse.....	55
Tableau 7 : Relation entre la superficie d'herbe arrachée par maille ou la probabilité qu'une maille soit endommagée et la tonte des pelouses.....	57
Tableau 8 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes de juillet 2005 à décembre 2019.....	69
Tableau 9 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente, de transition et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes et aux Tuileries de juillet 2005 à décembre 2019.....	70

Liste des abréviations

ACP : Analyse en Composantes Principales

ADN : Acide Désoxyribo Nucléique

AICc : Critère d'Information d'Akaike corrigé

CEDAF : Centre de sauvegarde de la faune sauvage d'Alfort

CESCO : Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation

CJS : Cormak Jolly Seber

df : *degree of freedom* (nombre de degrés de liberté)

CMR : Capture-Marquage-Recapture

GLMM : *Generalized Linear Mixed Models* (Modèles Généralisés Mixtes Linéaires)

GOF : *Goodness Of Fit* (Qualité d'ajustement)

GPS : *Global Positioning System* (Système de Positionnement Global)

GSM : *Global System Mobile for Communications* (Système mobile Global pour la Communication)

MS : Spectrométrie de Masse

PTT : *Platform Transmitters Terminal* (Plateforme de Terminal de Transmission)

QAICc : Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons et la surdispersion

SEO : Spectroscopie à Emission Optique

UMR : Unité mixte de Recherche

Introduction

La corneille noire (*Corvus corone*) est un corvidé très commun en Europe (François, 2020), qui affectionne les milieux agricoles, mais également les zones urbaines et périurbaines. Elle s'est bien adaptée aux environnements urbains, où elle trouve de la nourriture en quantité. En effet, cet oiseau omnivore et opportuniste s'accommode parfaitement des déchets alimentaires d'origine anthropique et bénéficie des restes de pique-niques dans les parcs.

Depuis une trentaine d'années, le nombre de corneilles noires a augmenté dans la ville de Paris, de manière concomitante à la modification de gestion des poubelles publiques suite à plusieurs séries d'attentats dans la capitale. En effet, ces oiseaux avaient alors un accès plus aisé aux restes de nourriture jetés dans ces poubelles, réduites à de simples sacs en plastique transparent. Ces corvidés se rassemblent parfois en grands groupes dans les parcs urbains, pouvant compter jusqu'à plusieurs centaines d'individus. Il s'agit majoritairement de rassemblements d'individus juvéniles, pouvant alors causer des nuisances plus visibles comme vider les poubelles, arracher les fleurs des parterres ou dégrader les pelouses, à la recherche de vers ou de larves d'insectes.

Dans certains de ces parcs, des mesures de réduction des nuisances ont été mises en place, telles que poser des couvercles sur les poubelles ou des filets de protection sur les plantations. Pourtant, certains maires d'arrondissements parisiens continuent de demander des autorisations de destruction de corneilles, sans que l'on sache à ce jour si elles seraient efficaces pour réduire les impacts délétères. En premier lieu, il apparaît nécessaire de comprendre la dynamique spatiale et temporelle de ces populations de corneilles sous deux aspects. D'une part, il s'agit d'appréhender la dynamique spatiale, c'est-à-dire les mouvements des individus, idéalement étudiés à l'aide de technologies embarquées, telles des balises GPS (*Global Positioning System*: Système de Positionnement Global). A défaut, d'autres techniques peuvent être utilisées, comme le dosage des métaux lourds contenus dans les plumes, ou des analyses génétiques. D'autre part, il est indispensable d'évaluer la dynamique démographique, qui est l'objet de ce travail, en estimant la survie grâce aux analyses d'un jeu de données de capture-marquage-recapture. Ces données sont issues d'un programme d'étude des populations de corneilles parisiennes, mis en place depuis juillet 2015 par le Muséum National d'Histoire Naturelle, en collaboration avec la mairie de Paris. Quant à la limitation des nuisances, elle a concerné l'arrachage hivernal des pelouses par des corneilles à la recherche de larves de coléoptères, et a été évaluée à l'aide d'un test expérimental de tonte différenciée des pelouses, sur le site du Jardin des Plantes.

Dans un premier temps, sont présentés plusieurs éléments de la biologie et de l'écologie de l'espèce d'intérêt, ainsi que les problèmes qu'elle pose, notamment en ville. Une seconde partie détaille l'approche expérimentale du suivi de la survie et des mouvements des corneilles parisiennes, d'abord à l'échelle inter-populationnelle, puis intra-populationnelle, pour finir par l'étude de la gestion de leurs nuisances. Ces expérimentations ont été menées au Muséum National d'Histoire Naturelle, sous la direction du professeur Frédéric Jiguet, dans le cadre d'un travail de Master 2.

Première partie : étude bibliographique

1.1. Biologie de la corneille noire

1.1.1. Présentation

La corneille noire (*Corvus corone*) est un oiseau de l'ordre des passériformes (passereaux) et de la famille des corvidés. Elle est présente en Europe de l'Ouest et en Asie, où elle fréquente les milieux ouverts, les prairies, les lisières de forêts et les côtes. La corneille noire regroupe deux sous-espèces : la corneille d'Europe de l'Ouest (*Corvus corone corone*), sédentaire, peuple une partie de l'Europe occidentale (Espagne, France, Benelux, Allemagne, Suisse et une partie des Iles britanniques et du Danemark), tandis que l'aire de répartition de la corneille asiatique (*Corvus corone orientalis*), qui est migratrice, s'étend de la Russie jusqu'à l'océan Pacifique. La corneille mantelée (*Corvus cornix*), auparavant considérée comme une sous-espèce (François, 2020), peuple une zone se trouvant entre les aires de répartition des corneilles noires asiatique et orientale. Aux Etats-Unis d'Amérique, vit une autre espèce, la corneille américaine (*Corvus brachyrhynchos*) (Oiseaux.net, s. d.), tandis qu'en Asie du Sud-ouest, on peut observer le corbeau à gros bec (*Corvus macrorhynchos*) (juignet, s. d.), deux corvidés particulièrement étudiés. La corneille noire, oiseau omnivore et charognard, s'est également bien adaptée aux villes, où elle affectionne parcs et jardins. Elle atteint la maturité sexuelle vers 15 à 18 mois, et forme des couples monogames unis pour la vie qui réalisent une nichée par an, comportant 3 à 6 œufs. Ceux-ci sont déposés de mi-avril à début mai puis l'incubation, assurée par la femelle, dure environ 3 semaines. Les soins aux poussins sont assurés par les deux parents, et les jeunes volent à l'âge de 6 semaines environ (Oliosio, 2016). Son espérance de vie est de 18 à 20 ans, ses principaux prédateurs étant les oiseaux de proie (François, 2020).

La corneille noire est souvent confondue avec deux autres corvidés : le grand corbeau (*Corvus corax*), et le corbeau freux (*Corvus frugilegus*) (Barbeau, 2019) (figure 1).

La corneille noire est entièrement noire, sauf l'œil des jeunes oiseaux qui est plus clair, et leur palais qui est rose. Son bec est plus court que celui des deux autres espèces, et sa queue courte et carrée, et son envergure est de 92 à 100cm (François, 2020). Elle est incapable de planer, et son cri est le plus sonore des trois espèces. Elle niche en couples isolés dans de grands arbres.

Le corbeau freux a sensiblement la même taille que la corneille noire, mais son bec est gris, avec une zone de peau nue gris clair autour de sa base, et il est plus pointu que celui de la corneille. Sa tête est aussi plus anguleuse que celle de la corneille, son front étant plus marqué. Sa queue, longue et cunéiforme, dépasse l'extrémité des ailes au repos. Contrairement à la corneille noire, il peut planer, et son cri est plus bref et plus aigu. Il niche en colonies (corbeautières) dans de grands arbres et migre ou hiverne en bandes rassemblant de nombreux individus dans les champs et les villes (figure 1).

Le grand corbeau est le plus grand des trois corvidés, son envergure pouvant atteindre 115 à 160cm contre 81 à 94 cm pour le corbeau freux, et 92 à 100cm pour la corneille noire. Son bec est également

très fort comparativement à la tête. Il niche dans les falaises rocheuses de Bretagne et Normandie, ainsi que dans les massifs montagneux (figure 1).

Une dernière espèce pouvant être confondue avec la corneille noire est le choucas des Tours (*Coloeus monedula*). Il est cependant plus petit, son bec est plus court, ses yeux sont bleu-gris et sa nuque grise. Quelques couples nichent dans le bois de Vincennes, et viennent se mêler aux corneilles sur les zones d'alimentation. (figure 1)

Figure 1 : Quatre espèces de corvidés.

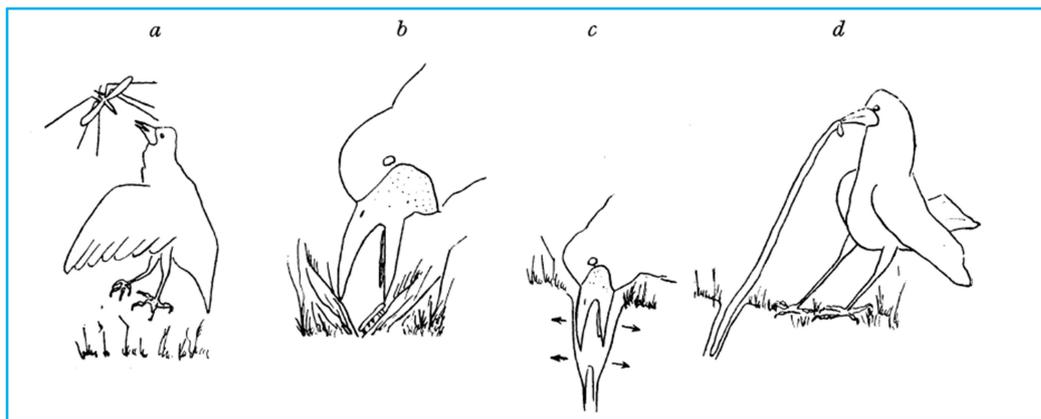


(a) Corneille noire (*Corvus corone*) (source : Marie-Lan Taÿ Pamart) ; (b) Choucas des tours (*Coloeus monedula*) (source : François, s. d.) ; (c) Corbeau freux (*Corvus frugilegus*) (source: François, 2020b) ; (d) Grand corbeau (*Corvus corax*) (source: François, 2003)

Le comportement alimentaire des choucas, corbeaux freux et corneilles noires a été décrit par Lockie (Lockie, 1956). Ces corvidés recourent à différentes techniques pour se nourrir, dont certaines sont illustrées en figure 2.

- Sauts : utilisés quand les diptères volants sont abondants (mai, juin, août, septembre, octobre) ou pour attraper des végétaux ; les sauts sont parfois spectaculaires.
- Le picorage (« *pecking* ») sert à attraper la nourriture en surface du gazon.
- L'exploration en surface (« *surface-probing* ») : le bec est enfoncé dans une touffe d'herbe et ouvert, pour séparer les brindilles et exposer les animaux cachés. Une technique alternative consiste à garder le bec fermé et à l'utiliser comme un levier pour mettre les tiges de côté. Les trois espèces utilisent cette méthode.
- Le « *clod-turning* » (retournement de la terre) consiste à tourner un objet sur le sol, par exemple un bout de bois.
- Le sondage en profondeur (« *deep-probing* ») : le bec est enfoncé dans les trous faits dans le sol par les grosses larves de tipules (*Tipulidae*) et certains vers de terre (*Lumbricina*), puis les mandibules sont ouvertes pour élargir le trou. Les corbeaux freux sont les plus efficaces dans ce domaine, mais les corneilles noires surpassent les choucas.
- La fouille (« *digging* ») est utilisée quand il est difficile de sonder le sol. Les oiseaux creusent puis élargissent le trou par sondage ou en utilisant leur bec comme levier. De petits coups sont donnés sur les murs du terrier dont le ver de terre est extirpé. Choucas et corneilles noires y ont rarement recours.
- Le bond (« *pouncing* »), utilisé pour attraper les vers de terre, a rarement été observé, et uniquement chez la corneille noire et le corbeau freux. L'oiseau marche sur la pelouse et soudainement bondit et plonge son bec verticalement vers le bas. Il recule immédiatement, tire et extirpe lentement le ver de sa galerie.

Figure 2 : Comportement alimentaire du corbeau freux dans une prairie



(a) Saut ; (b) Exploration en surface ; (c) Sondage en profondeur ; (d) Bond (source: Lockie, 1956)

Plus récemment, la composition du menu des corvidés a été étudiée grâce à l'analyse de leurs pelotes de réjections. En effet, ces derniers, comme les rapaces, rejettent dans ces pelotes les fractions non digestibles des invertébrés et vertébrés (rongeurs, petits oiseaux) qu'ils ont avalés (François, 2020). Ainsi, les grands corbeaux (*Corvus corax*) du désert de Mojave se nourrissent de petits reptiles, d'arthropodes (surtout d'insectes), mais aussi de plantes et de déchets anthropiques

(Kristan *et al.*, 2004). Le contenu des pelotes de réjections semble dépendre de la distance à la route la plus proche. De nombreux mammifères tués sur les voies publiques fournissent des carcasses aux grands corbeaux. Les corvidés se nourrissant ainsi à proximité de voies de circulation consomment alors davantage de mammifères. Cette étude met ainsi en lumière les habitudes charognardes et opportunistes des grands corbeaux, ainsi que leur dépendance aux humains pour se nourrir.

Les corbeaux à gros becs (*Corvus macrorhynchos*) de Tokyo (Japon) consomment une grande variété de nourriture (œufs d'oiseaux, poussins, insectes, graines et fruits, déchets et animaux morts), s'adaptant aussi bien aux environnements urbains que ruraux (Kurosawa *et al.*, 2003). Durant l'hiver, ils mangent des plantes, ce qui atteste de leur capacité à conserver leur régime originel (baies et fruits) même en région urbanisée, afin de couvrir leurs besoins essentiels. A Tokyo, les déchets sont entreposés dans des sacs plastiques, facilement déchirés par les corbeaux, et entrent donc dans leur alimentation. Ainsi, les corbeaux dépendent beaucoup des hommes pour se nourrir, et s'adaptent bien aux environnements urbanisés, tout en diversifiant leur alimentation afin de trouver les éléments nutritifs dont ils ont besoin. Cette capacité d'adaptation contribue certainement à la forte augmentation de leur nombre en ville.

Les corneilles noires sont également omnivores, se nourrissant de graines, fruits, mais également d'invertébrés (coléoptères) et de petits mammifères, des restes correspondant ayant été retrouvés dans leurs pelotes de réjection. S'il leur arrive de chasser d'autres oiseaux, ou de piller leurs nids, elles sont également nécrophages et opportunistes, exploitant notamment les restes alimentaires des humains (François, 2020).

1.1.3. Comportements reproducteur et social

En période de reproduction, la Corneille noire est agressive et territoriale. Le reste de l'année, elle est plutôt grégaire, se rassemblant en groupes offrant une meilleure protection contre les prédateurs. Il lui arrive même de se mêler à d'autres corvidés, comme les choucas ou les corbeaux freux. Elle passe la nuit dans des dortoirs, situés en haut de grands arbres (François, 2020).

1.1.1.4. Reproduction et coopération

La plupart des corneilles noires élèvent les jeunes au sein de couples monogames, unis pour la vie. Toutefois, le comportement social varie en fonction des populations, certaines mettant en œuvre un élevage coopératif, c'est-à-dire un système reproductif dans lequel plus de deux individus dispensent des soins aux jeunes. C'est le cas par exemple en Espagne septentrionale, où, d'après une étude, la plupart des territoires (73,3 %) est occupé par des groupes cohésifs comptant jusqu'à neuf individus (Baglione *et al.*, 2009). Le sex-ratio y est en faveur des mâles, les couples présentant plus d'une femelle étant rares, et la polygamie existent dans 26 % des nichées (Baglione *et al.*, 2002a). Les couples peuvent être secondés dans les soins aux jeunes par deux types d'auxiliaires. D'une part, certains jeunes retardent leur dispersion, et restent un ou deux ans sur leur territoire natal où ils aident

leurs parents à élever les nichées suivantes, formant ainsi des familles. D'autre part, des immigrants non apparentés peuvent également contribuer avec les couples aux soins aux jeunes. Ainsi, l'élevage des juvéniles est réalisé par des couples non assistés (25 % des territoires), en couples assistés de jeunes aidants non-dispersants de 1-2 ans ou en groupes mixtes (couples associés à des non-dispersants et des immigrants) (Baglione *et al.*, 2002a).

La contribution effective des auxiliaires est très variable en fonction des individus, certains ne participant pas au nourrissage des poussins. Par ailleurs, chez les corneilles noires d'Espagne il semble que les mâles retardent plus souvent leur dispersion que les femelles (Baglione *et al.*, 2009), alors que ce serait l'inverse chez les corneilles d'Amérique (Caffrey, 1992).

La dispersion retardée des juvéniles est donc l'un des facteurs déterminants de la socialité chez les corneilles. Des scientifiques ont cherché ses causes (Baglione *et al.*, 2005), et ont montré que la philopatrie (tendance des individus à rester dans leur zone d'origine) se manifeste préférentiellement dans les environnements les moins variables et compétitifs, et semble associée à la présence de reproducteurs toute l'année sur leur territoire. Effectivement, les adultes d'Espagne occupent et y défendent un territoire toute l'année, fournissant aux juvéniles un accès privilégié aux ressources, les incitant à rester sur leur territoire natal et à retarder leur dispersion. A l'inverse, les corneilles d'Italie abandonnent souvent leurs jeunes après les avoir élevés, qui n'ont par conséquent aucun intérêt à demeurer sur leur territoire natal.

D'autres auteurs ont étudié si la coopération est un caractère déterminé génétiquement (maintien d'une habitude ancestrale) ou si elle est influencée par des facteurs environnementaux (Baglione *et al.*, 2002b). À cette fin, ils ont transféré les œufs de corneilles de Suisse (non-coopératives), en Espagne, où les corneilles ont souvent recours à la coopération pour l'élevage des jeunes. Cinq jeunes sur six ont retardé leur dispersion et sont restés sur le territoire, et deux sont devenus des « aidants » l'année suivante. Ainsi, les juvéniles issus d'une population non-coopérative expriment un comportement d'aide quand ils sont élevés par une population coopérative. Ces résultats semblent montrer que la coopération chez les corneilles est déterminée par des facteurs environnementaux.

La corneille noire forme donc des sociétés complexes et potentiellement coopératives pour l'élevage des jeunes, ce qui lui permet de tirer profit du groupe pour augmenter son succès reproducteur.

1.1.3.2. Comportements sociaux et agression de coalition

Récemment, Holtmann et ses collaborateurs ont décrit l'agression de coalition chez les corneilles noires femelles (Holtmann *et al.*, 2019). Cette terminologie désigne l'engagement d'un groupe d'individus dans un comportement coordonné au détriment d'un congénère cible et représente donc

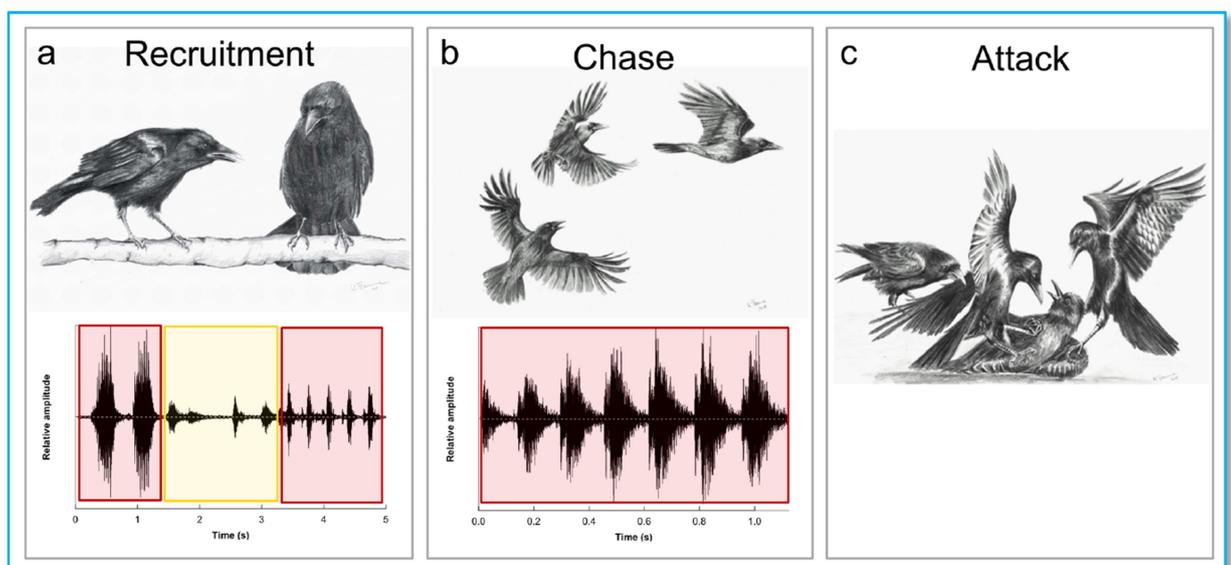
une forme de coopération impliquant des interactions complexes. Elle a surtout été étudiée chez les mâles et se déroule en trois étapes : recrutement, chasse coordonnée et attaque (figure 3).

Dans cet article, les auteurs ont observé l'agression de coalition au sein d'un groupe hiérarchisé de corneilles femelles. L'individu de plus haut rang social s'est allié avec la deuxième femelle de la hiérarchie (recrutement), afin d'effectuer une chasse coordonnée puis d'attaquer un individu de plus faible rang, à plusieurs reprises. Malgré l'opposition de la troisième femelle de la hiérarchie, cette attaque s'est terminée par la mort de la corneille visée.

Afin d'écarter les biais liés à la reproduction et à l'apprentissage social, qui peuvent être sources de conflit, tous les individus utilisés dans cette étude expérimentales étaient non apparentés, du même sexe, et naïfs vis-à-vis du comportement d'exclusion des apparentés. La coalition semble donc être une stratégie de la corneille dominante pour sécuriser sur le long terme ses avantages sociaux.

Cet article semble ainsi montrer que les corneilles noires peuvent s'engager dans des alliances coordonnées, dirigées contre des individus conspécifiques. Elles sont capables de mettre en jeu des interactions sociales complexes avec des relations de hiérarchie et la formation d'alliances.

Figure 3 : Séquence de comportements et vocalisations caractérisant l'agression de coalition dans un groupe social de corneilles noires femelles non apparentées et sexuellement immatures



(a) Recrutement - L'individu dominant C45 (gauche) recrute le deuxième individu le plus dominant C59 (droite). Le recrutement est caractérisé par des relations sociales et une série de vocalisations spécifiques entre C45 (rouge) et C59 (jaune). (b) Chasse - Les alliées s'engagent dans une poursuite coordonnée de la victime subordonnée (C58, en haut à droite), initiée par une vocalisation de C45. (c) Attaque - Les deux agresseurs immobilisent la victime en lui piquant la tête. Un quatrième oiseau (C29, à droite) intervient, certainement pour assister la victime, en poussant sur l'une des ailes d'un agresseur (source: Holtmann et al., 2019).

Les corneilles noires peuvent donc former des sociétés complexes, hiérarchisées, ou fonctionner uniquement au sein de couples reproducteurs. Elles sont capables de coopérer, tant pour la reproduction que pour l'agression de congénères.

1.1.3. Capacités cognitives

1.1.3.1. Corvidés

Les corvidés sont réputés pour leur intelligence, et ont de ce fait été très étudiés, notamment les corbeaux et les geais. Des études récentes ont d'ailleurs montré que les corvidés possèdent de remarquables capacités cognitives, qui seraient, d'après certains scientifiques, comparables à celles des primates (Emery, 2004).

Par exemple, les geais buissonniers (*Aphelocoma coerulescens*), possèdent une mémoire de type épisodique (capacité à se souvenir des événements vécus avec leur contexte) (Clayton et Dickinson, 1998), classiquement considérée comme spécifique aux humains. Cependant, les oiseaux qui cachent de la nourriture semblent se rappeler non seulement de l'endroit des cachettes mais encore de leur contenu précis; en particulier, les geais buissonniers paraissent se souvenir quand et où ils ont caché nourriture afin de récupérer les items les plus périssables en premier. Dans un cadre expérimental, ces geais sont invités à dissimuler deux types d'aliments : des larves de teignes de ruche (*Achroia grisella* ou *Galleria mellonella*), qui se conservent peu de temps, et des noix beaucoup plus pérennes dans des sites distincts. Ils commencent dans ce cas par manger leur aliment préféré correspondant aux larves mises en réserve depuis peu de temps. Au bout d'un certain temps, dépassant le délai de conservation des larves d'insectes, ils récupèrent les noix sans chercher les larves.

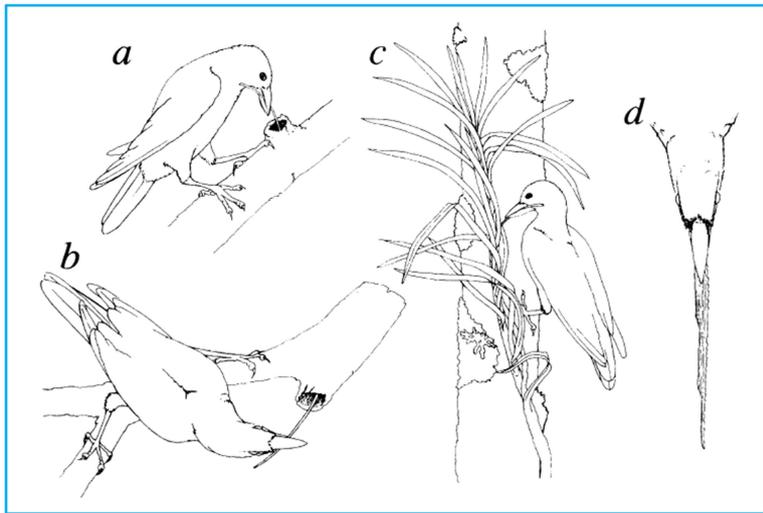
Une autre étude a montré que les geais buissonniers sont capables de se projeter dans le futur, sans tenir compte de leur état émotionnel actuel (Raby *et al.*, 2007). En effet, ils entreposent de la nourriture à un endroit où ils savent (par apprentissage) qu'ils en auront besoin à l'avenir. De plus, ils stockent un aliment particulier là où ce type de nourriture ne sera pas disponible le lendemain.

Le fait de se rappeler dans quel ordre et où ils ont entreposé un type de nourriture particulier, et d'anticiper leurs besoins futurs atteste d'une forme de mémoire épisodique.

L'utilisation d'outil a été très étudiée chez les mammifères, et en particulier les primates. Bien que peu d'oiseaux soient capables de telles performances, un corvidé, le corbeau calédonien (*Corvus moneduloides*), est connu pour en fabriquer. Il faut préciser que chez les oiseaux, la fabrication d'outils sous-entend de légères modifications d'objets existants, plutôt qu'une réelle création d'objet (Hunt, 1996).

Ainsi, le corbeau calédonien utilise des outils faits avec des brindilles ou des tiges de feuilles pour « hameçonner » des larves de scarabées arboricoles hors de leur terrier creusé dans du bois en décomposition (Bluff *et al.*, 2010). En particulier, ce corvidé fabrique deux types d'hameçons : des brindilles en forme de crochets et des feuilles de pandanus (*Pandanus* spp.), coupées en forme d'escalier. Trois innovations ont été décrites chez cette espèce par rapport aux autres animaux non humains fabriquant des outils : une très forte standardisation, la réalisation de types d'outils bien distincts avec des formes clairement définies, et la création de crochets (Hunt, 1996). L'utilisation de ces outils par le corbeau calédonien est illustrée en figure 4.

Figure 4 : utilisation d'outils par *C. moneduloides*.



Les oiseaux cherchent leurs proies avec des outils faits de brindilles à crochets (tenus angulairement dans leurs becs) (c) à la base des feuilles de *Freycinetia longispica* (a et b) et dans les extrémités des branches mortes. (d) outil en marche d'escaliers tenu longitudinalement dans un bec de corneille. (source: Hunt, 1996)

Plus récemment, les outils utilisés par le corbeau calédonien ont été classés en trois types : des bâtons non courbés, des bâtons en crochet et des outils faits à partir des bords dentelés des feuilles de *Pandanus spp.* Les deux derniers types sont polarisés : ils doivent être correctement orientés pour extraire les larves du bois. En effet, le bâton possède un crochet uniquement à une extrémité et les feuilles présentent des épines naturellement disposées sur le bord de la feuille et orientées comme un harpon, ne fonctionnant donc que dans un sens (St Clair et Rutz, 2013).

Bien qu'ils ne fabriquent pas d'outils, les grands corbeaux sont capables de détourner les installations humaines pour servir d'outil. Ainsi, au Japon, mais également en France ou aux Etats-Unis d'Amérique, les corbeaux tirent profit des feux de circulation et des automobiles pour ouvrir leurs noix. En effet, ils laissent tomber leurs fruits au milieu des voitures, qui les écrasent et cassent la coque. Les corvidés attendent que le feu devienne rouge afin de récupérer leur noix ainsi ouverte en marchant sur le passage piéton, au milieu des passants (Pouydebat, 2017). Cette anecdote montre à quel point les corvidés se sont adaptés aux environnements urbains, jusqu'à comprendre le principe de fonctionnement des installations humaines et de s'en servir.

Les grands corbeaux (*Corvus corax*) sont capables d'interactions sociales complexes. Par exemple, Bugnyar et ses collaborateurs (Bugnyar *et al.*, 2016) ont montré que des grands corbeaux captifs surveillent leurs cachettes quand ils entendent le cri d'un congénère. Ainsi, ils semblent prendre en compte la possibilité d'être vus, même s'ils ne voient pas eux-mêmes leurs congénères. Ils réagissent également à des sons mimant des relations de dominance, allant dans le même sens ou à l'encontre de la hiérarchie, dans leur groupe ou dans un autre (Massen *et al.*, 2014). Ces corvidés peuvent donc déduire les relations de dominance par observation.

Les grands corbeaux sont non seulement capables de déterminer les relations hiérarchiques, mais en sont également les acteurs, en s'engageant dans des alliances. En captivité, ils coopèrent ainsi

spontanément, tant lorsque leur partenaire leur est imposé expérimentalement, que quand ils ont la possibilité de le choisir (Massen *et al.*, 2015).

Enfin, les geais buissonniers sont capables de deviner ou du moins supposer les intentions de leurs congénères. Ils cachent ainsi leur nourriture lorsqu'ils ne sont pas observés, afin de ne pas se faire voler leur nourriture. Dans cette espèce, il existe effectivement des pilleurs, et les individus qui en ont déjà été victimes adoptent des stratégies de défense. Lorsqu'ils sont observés par des pilleurs potentiels, les geais déplacent leurs caches, une fois les voleurs partis. Ce comportement n'est pas observé chez les individus n'ayant jamais été la victime de pilleurs. Ce résultat montre à la fois la capacité d'apprentissage du geai, et son aptitude à anticiper les actions d'un individu conspécifique à savoir une volonté de piller ses réserves, puis son incapacité à trouver la nouvelle cachette une fois celle-ci déplacée (Clayton *et al.*, 2007).

Au-delà de ces performances purement cognitives, il semblerait que les corvidés soient capables de « jouer ». Par exemple, le naturaliste Mark Brazil a observé au Japon deux corbeaux qui glissaient sur une pente et se roulaient dans la neige, paraissant prendre un vif plaisir dans ces activités. (Brazil, 2002).

1.1.4.2. Corneilles noires

Les corneilles, comme beaucoup de corvidés, ont développé une cognition supérieure, définie comme les "fonctions spécialisées qui acquièrent les informations sur les buts et moyens de sélectionner et coordonner les routines innées et bien établies" (Miller et Wallis, 2009), ce qui sous-entend la capacité à effectuer des efforts mentaux considérables. Ces compétences sont sûrement liées à la flexibilité écologique et aux stratégies complexes d'alimentation et de comportement social des corvidés, capables de s'adapter à des environnements complexes et variables.

Comme la plupart des corvidés, les corneilles noires possèdent des capacités cognitives remarquables. Elles sont par exemple capables de mémoriser les visages des humains, et même de les reconnaître à leur démarche. En effet, elles identifient un « ennemi », même masqué, auquel elles ont déjà été confrontées, et signalent son arrivée par des croassements sonores. Elles ont également une grande capacité d'apprentissage et de transmission des informations au sein du groupe (« Corneille noire », s. d.) mais peuvent aussi exploiter les informations d'autres espèces. Elles parviennent en effet à distinguer les sons émis par des humains et des choucas familiers ou non familiers, donc à identifier des espèces différentes par leurs productions sonores (Wascher *et al.*, 2012).

Par ailleurs, le répertoire cognitif des corneilles noires a été comparé à celui de singes macaques rhésus (*Macaca mulatta*) ou crabier (*Macaca fascicularis*), et notamment la mémoire de travail (Balakhonov et Rose, 2017). Il s'agit d'une mémoire à court terme, qui désigne la capacité à

maintenir et manipuler des informations sur de courtes périodes de temps. Elle est limitée, reliée à l'intelligence individuelle chez les humains et souvent utilisée comme synonyme de « capacité cognitive ».

Les performances de deux corneilles noires, entraînées pendant 10 mois, puis testées durant 10 jours ont été évaluées sur un paradigme de mémoire de travail, adapté d'une expérience récente sur des singes rhésus. Il en est résulté que les performances des corneilles sont proches de celles des singes.

Enfin, les corneilles semblent présenter des capacités de "permanence de l'objet", un composant de la cognition physique qui désigne la connaissance qu'un objet existe toujours quand il est hors de vue ou déplacé (Hoffmann *et al.*, 2011). Ainsi, de jeunes corneilles persévèrent dans la recherche de nourriture après son déplacement, à un endroit où il y en avait avant, surtout lorsque le déplacement est rotationnel et visible. Cependant, elles échouent lors de déplacements plus complexes. Elles développent donc des capacités de permanence de l'objet comparable aux autres espèces de corvidés, l'âge de réussite du test semblant dépendre de celui d'envol. Comme les autres corvidés, les corneilles noires seraient capables de jouer. En effet, certaines ont été vues faisant du toboggan sur un jeu pour enfant, et même utilisant un couvercle de pot à confiture pour faire du *snow-board* sur un toit recouvert de neige (Ackerman, 2019).

En plus de ces capacités cognitives remarquables, un moteur de l'accroissement des populations de corneilles pourrait être leur dispersion à grande échelle. C'est pourquoi, les déplacements des corvidés ont été étudiés.

1.2. Etude des déplacements des populations de corneilles

1.2.1. Capacité de dispersion des corneilles : milieu rural *versus* milieu urbain

La dispersion désigne la recherche d'un nouveau territoire afin de s'y reproduire. C'est un facteur clef du maintien et de l'évolution d'une espèce. La question s'est alors posée de savoir à quelle échelle s'effectuait la dispersion des corvidés.

La capacité de dispersion des corbeaux freux a été suspectée par Faere (Feare, 1974) qui a comparé des sites où une régulation des corvidés était mise en place, et d'autres où aucune mesure n'était prise. Au bout de quelques jours, le nombre de corbeaux, réduit dans les zones soumises à des mesures de régulation, redevenait comparable entre ces deux types de sites.

La dispersion a été étudiée pour diverses espèces de corvidés. Il a ainsi été montré que le grand corbeau est capable de parcourir de grandes distances pour retourner sur son territoire, après en avoir été éloigné (Marchand *et al.*, 2018). Les corneilles d'Amérique (*Corvus brachyrhychos*) présentent des patrons de dispersion très variables selon les individus. En effet, elles peuvent se disperser à n'importe quel âge dès lors qu'il s'est écoulé au moins deux mois après l'envol. Certains retardent même leur dispersion d'un ou deux ans voire

aident leurs parents à élever une nouvelle nichée, ce comportement étant observé plus fréquemment chez les femelles que chez les mâles (Caffrey, 1992). Mais dans une étude plus récente sur des corneilles noires d'Espagne, il semblerait que ce soient les mâles qui demeurent davantage sur le territoire natal (Baglione *et al.*, 2009).

L'hypothèse d'échanges entre la ville et la campagne a été formulée par Marzluff et ses collaborateurs (Marzluff *et al.*, 2001) qui travaillaient sur les corneilles d'Amérique de Seattle. La population urbaine a en effet beaucoup augmenté malgré un taux de reproduction médiocre, tandis que celle de la campagne restait stable, en dépit d'une très bonne reproduction. Il semblerait donc que ce soit l'immigration de corneilles rurales en ville qui contribuerait à la croissance de la population urbaine.

Cette théorie a été approfondie par Withey et Marzluff (Withey et Marzluff, 2005) sur ces mêmes corneilles. Ils ont montré que leur survie était meilleure en milieu rural et suburbain qu'urbain, et que les corneilles rurales émigraient en ville. Par ailleurs, ce sont surtout les jeunes qui migraient vers un nouveau territoire, afin de s'y reproduire. Les chercheurs ont ainsi mis en évidence l'effet « éponge » des villes qui absorbent l'excès d'individus des milieux suburbains, phénomène permis par la création de nouveaux sites de reproduction (ouverture des forêts, création de nouveaux sites d'alimentation). Ils n'ont cependant pas exclu la possibilité que les jeunes retournent ensuite dans les quartiers suburbains pour se reproduire.

Les mouvements des corneilles noires ont été étudiés en Autriche, notamment au zoo de Vienne. Leurs déplacements et utilisation de l'espace présentaient de fortes variations interindividuelles, influencées par leur comportement (Deventer *et al.*, 2016). Deux types de tempéraments sont définis. Les individus proactifs cherchent à échapper à une situation stressante, tandis que les individus réactifs s'immobilisent quand ils sont confrontés à une situation angoissante (Koolhaas *et al.*, 1999).

L'étude de la capacité de mouvements des corneilles noires parisiennes a fait l'objet des deux premières parties du travail expérimental de cette thèse, le but étant de déterminer si des échanges entre ville et campagne existent, comme c'est le cas pour les corneilles d'Amérique. Plusieurs méthodes peuvent être employées pour étudier la dispersion et l'évolution des populations.

1.2.2. Capture-marquage recapture

Les modèles de capture-marquage-recapture (CMR) sont basés sur la capture et le marquage individuel des animaux au cours de sessions, suivis de recapture (physique ou simplement visuelle) lors de sessions ultérieures. Ceci permet de générer des historiques de captures individuelles, une par animal, qui donnent des informations sur la survie, les mouvements des individus et la taille de la population (Pradel, 1996).

Ces modèles sont très utilisés pour le suivi des populations sauvages, mais présentent de nombreuses limites. Tout d'abord, leur précision est faible quand le taux de recapture est trop bas (Dudgeon *et al.*, 2015). Ensuite, ces modèles ne permettent pas de distinguer la mort des individus de leur émigration définitive hors du site d'étude. Il est, de plus, impossible de capturer tous les individus d'un lieu : ils peuvent être présents mais ne pas se faire capturer, ou être absents transitoirement et ne revenir que le lendemain. La capture présente de fortes variations selon les individus, certains étant peu craintifs et facilement attrapables, d'autres n'étant jamais observés, bien que présents car très méfiants. Elle dépend également des manipulateurs, la pression d'observation variant aussi selon les lieux. Par exemple, dans les captures d'oiseaux, des filets sont posés à des endroits précis du site d'étude, toutes les zones ne pouvant faire l'objet de capture. Il existe en outre une hétérogénéité spatiale de la distribution des individus, qui influence leur probabilité d'être recapturés : des individus qui fréquentent durablement un endroit ont de fortes chances d'y être observés plusieurs sessions de suite. Deux autres limites sont la « *trap-dépendance* » (dépendance au piège), c'est-à-dire la non-indépendance entre la capture à une session et la probabilité de capture à la session suivante (Pradel et Sanz-Aguilar, 2012) ainsi que la « *transience* » (fugacité), liée au fait que certains individus sont juste de passage, ce qui génère un excès d'oiseaux vus juste une fois lors de leur première capture et plus jamais par la suite. Ces facteurs produisent de l'hétérogénéité dans les données, qui biaisent l'analyse. Enfin, les modèles de CMR imposent des contraintes. En particulier, la population doit être ouverte pendant les intersessions (possibilité de mortalité, natalité, émigration et immigration pour la population considérée) et fermée durant les sessions de capture (c'est-à-dire que la mortalité, la natalité, l'émigration et l'immigration au sein de la zone d'étude sont négligeables pour la durée de la session), ce qui implique que la durée des sessions doit être nettement inférieure aux durées d'intersession, au risque d'induire un fort biais dans l'estimation des paramètres de survie et de recapture.

1.2.3. Etude des populations par techniques alternatives aux modèles CMR

1.2.3.1. Dosage des métaux lourds

Les métaux lourds sont très présents dans l'environnement, et s'accumulent dans les organismes vivants, par le biais de leur alimentation (Frantz *et al.*, 2012). Chez les oiseaux, ils se concentrent notamment dans les plumes, au cours de leur croissance. La concentration en métaux lourds des plumes représente donc la concentration en métal de l'alimentation, après avoir lavé les plumes pour en éliminer les dépôts externes (Goede et De Bruin, 1986). Ainsi, la teneur en métaux lourds d'une plume est le reflet de la concentration présente dans l'environnement au cours de sa pousse. La comparaison de ces concentrations dans des plumes de première génération, ayant poussé dans le nid, et de deuxième génération, qui ont poussé après l'envol, permet donc de savoir si elles se sont formées dans un environnement similaire. Si les concentrations diffèrent fortement entre ces deux types de plumes, on peut alors suspecter une émigration des individus après leur naissance. Cette technique devrait donc permettre d'étudier les flux de corneilles entre la ville et la campagne, où la

concentration en métaux lourds est supposée plus faible. Son problème toutefois, est le manque de précision et la possible contamination des oiseaux ruraux par les décharges ou les usines.

1.2.3.2. Dosage des isotopes

Cette technique repose sur l'utilisation d'isotopes d'éléments dits instables dont le noyau se désintègre spontanément en perdant des neutrons. Certains d'entre eux possèdent des isotopes stables, qui ne se désintègrent plus. Lorsque plusieurs isotopes existent, il est possible de calculer leur rapport isotopique, souvent caractéristique du lieu où ils se sont formés. Les isotopes 207, 208, 204, 206 du plomb sont fréquemment utilisés.

Cette méthode a par exemple été utilisée pour étudier les déplacements de corneilles d'Amérique, qui sont des migratrices partielles, c'est à dire qu'une partie de la population est migratrice, tandis que l'autre est résidente (Townsend *et al.*, 2018). Dans cette étude, les isotopes stables de l'hydrogène ($\delta^2\text{H} = \text{ratio } ^2\text{H}/^3\text{H}$), dont les concentrations dans les précipitations sont plus faibles à hautes altitude et latitude, ont été dosés dans les plumes de corneilles retrouvées sur le territoire d'hiver. Ces mesures ont été effectuées à la fois sur des individus d'origine connue, pour avoir une référence, et sur des oiseaux d'origine inconnue, afin de déterminer la proportion de migrants partiels dans la population. Les signatures isotopiques ont permis de différencier les individus résidents de ceux migrant sur de longues distances, mais elles n'ont pas permis de discriminer les résidents des oiseaux migrant sur de courtes distances.

Le dosage des isotopes est *a priori* plus précis que le simple dosage de métaux lourds, mais il requiert un matériel spécifique et coûteux.

1.2.3.3. Suivi par télémétrie

La télémétrie repose sur un émetteur envoyant des ondes à un satellite qui calcule sa position grâce à l'effet doppler, puis qui envoie l'information à une station de traitement.

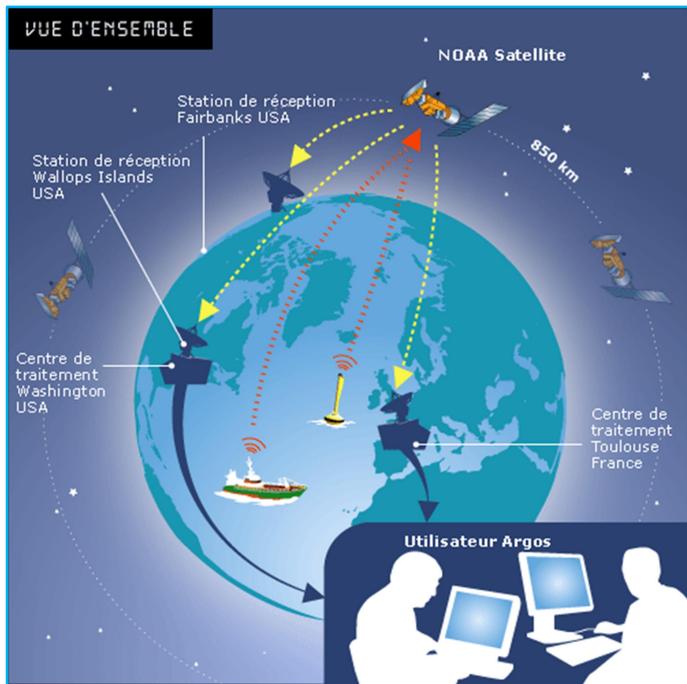
Pour le suivi des oiseaux, deux techniques sont souvent utilisées, qui diffèrent par le type d'émetteur, les satellites.

La technologie Argos (Conte, 2018) (Microwave Telemetry, Inc, 2018) utilise des émetteurs appelés PTT (*Platform Transmitters Terminal*, Plateforme de Terminal de transmission), qui envoient les données par le biais des satellites Argos. Ceux-ci estiment la localisation grâce à l'évaluation de la distance à l'aide du décalage doppler présent dans la fréquence du signal du PTT (micro ondes) (Conte, 2018). La précision de la localisation avec le système Argos est d'environ 150 m.

Les émetteurs Argos sont fréquemment équipés d'un GPS embarqué, qui transmet également ses informations aux satellites Argos, et permet d'améliorer la précision de la localisation.

Les données sont envoyées à des intervalles de temps fixés par l'utilisateur (souvent tous les trois jours). Cette technologie fournit une bonne couverture satellite et est idéale pour étudier la mortalité, même si le débit des informations satellite est limité. Son principe est illustré en figure 5.

Figure 5 : Principe de la télémétrie utilisant le système Argos



(Source : Conte, 2018)

La seconde technique, qui repose sur la technologie GSM (*Global System Mobile for Communications*) (Microwave Telemetry, Inc, 2018), fournit une quantité de données plus importante, car elles sont transmises par des GPS haute fréquence. Les données GPS sont envoyées en fonction de la charge de la batterie, c'est pourquoi les émetteurs GSM, qui se rechargent à l'énergie solaire, peuvent acquérir des données toutes les minutes lorsque les conditions d'éclairage sont bonnes. Ceci permet une étude fine de l'utilisation de l'habitat. Les données incluent les localisations GPS et leurs erreurs. L'émetteur envoie des données tous les jours à condition qu'il puisse se connecter à une plateforme de traitement, et les stocke dans le cas contraire. Elles ne sont donc pas perdues, et seront transmises dès que possible. Toutefois, si l'oiseau meurt ou reste en dehors de la zone de couverture, la transmission est impossible, et les données ne seront récupérées que si l'émetteur est retrouvé. La technologie GSM offre une meilleure précision qu'Argos (quelques mètres). Les GPS reposent sur plusieurs satellites, qui déterminent la position d'un point sur un cercle. Pour obtenir la localisation précise, il faut donc disposer d'au moins trois satellites, le point cherché se trouvant à l'intersection des trois cercles.

Les balises sont fixées sur le dos des oiseaux grâce à un harnais, passé soit autour des ailes, soit autour des pattes. Elles doivent peser moins de 5 % de la masse de l'animal, afin de ne pas trop le gêner (Caccamise et Hedin, 1985).

La télémétrie satellite permet donc d'avoir un suivi très précis et presque en temps réel d'un individu donné. Cependant, les balises peuvent présenter des inconvénients pour l'animal : le gêner dans ses déplacements, sa reproduction ou son alimentation si elles sont mal posées, attirer les prédateurs si elles sont trop voyantes. Il existe également des limites techniques. En effet, les balises se rechargeant souvent à l'énergie solaire, il arrive que la batterie se décharge, si les GPS se trouvent trop fréquemment à l'ombre ou sous les plumes ou poils de l'animal. De plus, ils sont beaucoup plus chers que les bagues, et il n'est souvent possible d'équiper qu'un faible nombre d'individu, ne permettant pas d'avoir un suivi global de la population, comme c'est le cas des modèles de capture marquage recapture. Par ailleurs, les animaux parviennent parfois à couper le harnais, et la balise est alors perdue, avec toutes les données qu'elle n'a pas encore transmises.

1.2.3.4. Analyses génétiques

Des techniques génétiques peuvent également être utilisées afin de déterminer l'origine des individus. Par exemple, pour savoir si les corneilles américaines de Davis et Utica (Etats-Unis d'Amérique) étaient migrantes ou résidentes, 33 *loci* de microsatellites ont été génotypés, et les caractéristiques des réactions de la polymérase ont été analysées. Les résultats ont servi à déterminer un patron génétique pour les migrants et les résidents

Les microsatellites sont des séquences d'ADN répétées en tandem dont l'unité de répétitions varie d'une à six paires de bases (Jarne, s. d.), et servent de marqueurs du génome.

Ces différentes techniques sont complémentaires, et sont souvent associées, en particulier la télémétrie et la CMR (Dudgeon *et al.*, 2015). Pour l'étude de la migration des corneilles américaines, les chercheurs ont combiné la télémétrie à micro-ondes, le dosage des isotopes stables de l'hydrogène, et l'analyse génétique (Townsend *et al.*, 2018).

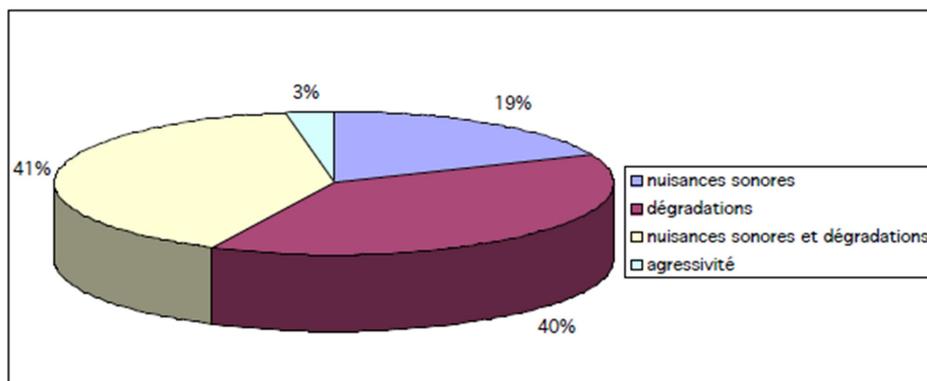
La capacité de dispersion des corneilles pourrait être un facteur favorisant leur augmentation en ville, où elles causent de nombreuses nuisances. Si elle se réalise à grande échelle, elle serait également susceptible de rendre les mesures de régulation du nombre de corvidés inopérantes. En effet, les individus tués localement seraient aussitôt remplacés par d'autres oiseaux, en provenance de régions plus ou moins lointaines, et qui profiteraient de la place laissée vacante.

1.3. Nuisances dues aux corvidés

1.3.1. Types de nuisances

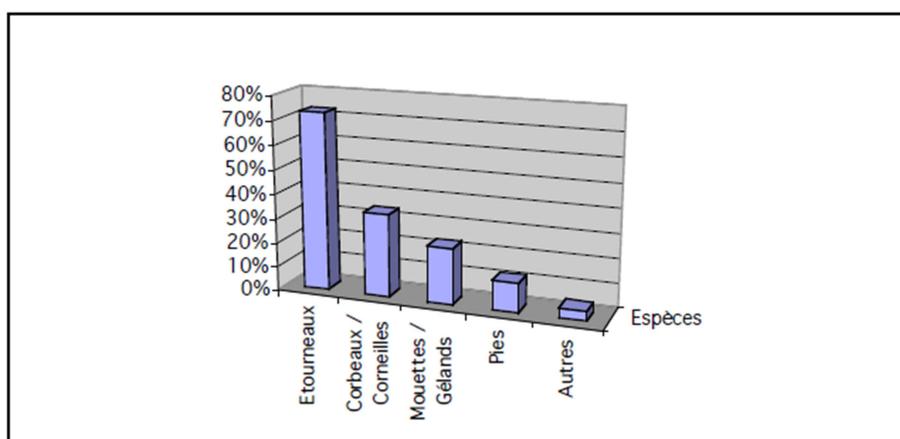
Plusieurs oiseaux sont accusés de causer des dégradations et des nuisances dans les villes françaises (figure 6). D'après une étude de 2004 (maires de grandes villes, 2004), les corvidés sont les seconds volatiles les plus fréquemment incriminés dans les nuisances. Les habitants se plaignent d'une part de leurs croassements sonores, qui les réveillent très tôt le matin, et d'autre part de leurs fientes, acides et corrosives, qui souillent voitures, balcons et jardins (figure 7).

Figure 6 : Types de nuisances dues aux oiseaux



(Source: rapport des maires de grandes villes, 2004)

Figure 7 : Espèces d'oiseaux incriminés dans les nuisances en ville



(Source: rapport des maires de grandes villes, 2004)

En raison des dégâts qu'elles occasionnent, les corneilles noires sont classées « susceptibles d'occasionner des dégâts » (anciennement « nuisible ») selon l'arrêté du 30 juin 2015 du Code Rural et de la Pêche Maritime, dans 84 départements de France (Thomé, 2019). Ces dommages ont toujours existé, mais deviennent plus visibles depuis quelques années à cause de l'augmentation des effectifs, surtout en ville, et de l'urbanisation croissante. Elles causent des dommages aussi bien en ville (nuisances sonores, fientes), qu'à la campagne, où elles sont accusées de manger les semis, les œufs des autres oiseaux et les petits mammifères (ce qui gêne les chasseurs).

La notion de « dommages » a été définie par Feare en 1974 (Feare, 1974), alors qu'il constatait les dégâts causés par des corbeaux dans des champs. Selon lui, ce terme désigne la perte de revenus d'un agriculteur, en raison des corbeaux qui se nourrissent dans son champ et sont à l'origine de coûts dus à la diminution des récoltes et aux moyens mis en œuvre pour l'empêcher. Une

nuisance est définie comme « tout facteur qui constitue un préjudice, une gêne pour la santé, le bien-être, l'environnement » (Larousse, s. d.), et peut donc être utilisé comme un synonyme de dommage.

Les dommages occasionnés par les corvidés ont été étudiés dans divers pays. Dès 1983, les corneilles noires étaient accusées d'abîmer les pousses de blé en Suisse, en mangeant les graines en germination (Naef-Daenzer, 1983). Plus récemment, en Autriche (vallée du Rhin autrichienne), a été constatée une augmentation du nombre de corneilles à proximité des décharges et des sites d'agriculture intensive, sources de nourriture pour ces oiseaux. Elles y endommagent les cultures, et répandent les déchets, en y cherchant de quoi se nourrir (Preininger *et al.*, 2019). De même, au Japon, à Sapporo, les corneilles (*C. corone* et *C. macrorhynchos*) fouillent les poubelles, abiment les fruits et céréales et sont agressives vis-à-vis des hommes qui passent près de leur nid (Takenaka, 2003). Elles sont également accusées d'impacter les populations des autres oiseaux, en les chassant et en mangeant leurs œufs. Le problème n'est toutefois pas aussi simple, les corneilles pouvant également limiter les effectifs des prédateurs, et agir comme des régulateurs (Marzluff *et al.*, 2001). Cependant, il a été prouvé que les grands corbeaux (*Corvus corax*), bien que natifs du désert de Mojave, s'y sont fortement développés ces dernières années, et sont en partie responsables du déclin des tortues du désert (*Gopherus agassizii*) (Kristan *et al.*, 2004)

Le même type de problématique est soulevé au Jardin des plantes : les corneilles y arrachent l'herbe et les fleurs, fouillent les poubelles, éparpillent les déchets, et certaines ont été accusées d'agressivité envers l'homme. C'est dans ce contexte qu'une étude des corneilles urbaines a été mise en place au Muséum National d'Histoire Naturelle (UMR 7204, CESCO) en collaboration avec la mairie de Paris, depuis 2015.

1.3.2. Causes des nuisances

Les corvidés sont donc responsables de nuisances depuis longtemps mais quelle est la raison de l'augmentation de l'intensité de ces dommages ces dernières années ? Un premier élément de réponse est l'accroissement des populations de corvidés notamment en ville, qui se regroupent en bandes d'immatures, non encore territoriaux. L'effet de masse augmente ainsi l'importance des dégâts causés. Mais quelle est la source de cette augmentation de corneilles en ville ?

Une enquête a été réalisée auprès des mairies des grandes villes françaises (rapport des maires de grandes villes, 2004), afin de déterminer quelle est la cause, selon elles, de la prolifération des oiseaux dits « nuisibles » en zones urbaines. Il s'est avéré que dans 75 % des villes, les citoyens estiment que les cités fournissent aux oiseaux des conditions favorables (nourriture, moins de prédateurs), et que les volatiles se sont adaptés aux zones urbaines. Dans la même proportion de villes (75 %), les habitants pensent que l'augmentation du nombre d'arbres de grande taille dans les parcs urbains favorise la nidification. Dans certaines communes, le nourrissage des oiseaux, qui incite les volatiles dépendant des hommes à s'installer en ville, est également décrié. Un autre facteur serait la proximité de territoires ruraux, permettant des flux d'oiseaux entre la ville et la campagne : ils

trouveraient en zone rurale des territoires et une alimentation appropriés, et migreraient en ville lorsque les ressources viendraient à manquer (en hiver). Enfin, le problème des villes situées dans les couloirs de migration des oiseaux est soulevé.

Nous allons voir par la suite lesquels de ces facteurs ont réellement un rôle dans la dynamique démographique des corneilles urbaines.

Il semblerait que la présence de zones de nourriture stables et prédictibles attire ces oiseaux. C'est le cas par exemple des zones de décharges et d'élevage, où les animaux domestiques sont nourris (Preininger *et al.*, 2019). Les corvidés ont, en outre, une excellente capacité d'adaptation, en partie grâce à leur régime généraliste, omnivore et opportuniste. Or, la déforestation et l'urbanisation (disparition de champs) ont des effets négatifs sur la diversité et viabilité des espèces natives et spécifiques d'une niche écologique, mais certaines espèces, dites "synanthropiques", s'adaptent parfaitement à ce nouvel environnement, voire en tirent profit.

C'est par exemple le cas de la corneille américaine, qui vit davantage dans les espaces herbeux et les arbustes que sur sols nus ou dans des forêts et exploite à son profit les habitats dispersés (association de surfaces imperméables et de végétation) créés par l'urbanisation. Ceci promeut l'augmentation des effectifs de cet oiseau aux Etats-Unis d'Amérique (US, Puget Sound region) (Withey et Marzluff, 2009)

De même, les corneilles mantelées de Hongrie (*Corvus corone cornix L.*) préfèrent nicher dans les forêts ouvertes et les parcs, évitent les massifs forestiers fermés et les environnements trop artificiels. Elles présentent en outre une grande flexibilité dans le choix du site de nidification, qui peut expliquer leur nombre en expansion en ville (Kövér *et al.*, 2015).

Au Japon également, une forte augmentation des populations de corneilles noires (*Corvus corone*) et de corbeaux à large bec (*C. macrorhynchos*), espèces natives de ce pays, a été constatée ces dernières années. L'urbanisation est là encore incriminée. D'autres facteurs pourraient entrer en jeu, tel le changement climatique, comme c'est le cas en Afrique par exemple. Cependant, son rôle n'est pas clairement établi au Japon et pourrait même y freiner la croissance des populations de corneilles. En effet, les modifications météorologiques se traduisent dans ce pays par des pluies, plus abondantes qui favorisent la pullulation de moustiques (*Culex sp.*), d'où une augmentation de la diffusion du virus de la fièvre du Nil occidental (West Nile) qui limiterait la taille de la population de corvidés (Yoda, 2019).

Dans le désert de Mojave, les activités humaines sont également responsables, du moins en partie, de la prolifération des corbeaux communs (Kristan *et al.*, 2004). Le développement des routes, en accroissant la circulation automobile, est en effet à l'origine de la mort de nombreux mammifères, percutés par les voitures. Leurs cadavres, ainsi que les restes alimentaires d'origine anthropique, fournissent de la nourriture aux corbeaux, leur permettant ainsi d'accroître leur succès reproducteur. Il est à noter, toutefois, que les corbeaux de cette région ne nichent pas préférentiellement aux abords des routes, cette source de nourriture n'étant pas assez prédictible. Cette prédictibilité est en

revanche assurée dans la plupart des villes grâce aux poubelles et zones de décharges, ainsi qu'aux promeneurs se distrayant en nourrissant les oiseaux.

Un paradoxe a toutefois été relevé par plusieurs études. Bien que les effectifs de corvidés urbains évoluent considérablement à la hausse, leur succès reproducteur n'est pas meilleur qu'à la campagne.

Ainsi, à Saint-Saphorin-sur-Morges (Suisse), les corneilles urbaines ont un succès reproducteur plus faible que les corneilles rurales : elles pondent moins d'œufs, leurs poussins grandissent et grossissent moins vite et sont plus légers à l'envol que ceux des corneilles rurales (Richner, 1989).

De même, aux Etats-Unis d'Amérique, la densité des populations de corneilles d'Amérique augmente plus rapidement dans les lieux urbanisés, sûrement parce qu'elles y ont besoin de moins d'espace. A la campagne, elles utilisent un vaste territoire pour s'alimenter, alors qu'en ville elles disposent de nourriture d'origine humaine en abondance (Marzluff *et al.*, 2001). Cependant, leur succès reproducteur y est plus faible qu'en milieu rural. Des hypothèses ont été formulées pour expliquer la mauvaise reproduction des corneilles. Peut-être la nourriture de mauvaise qualité (aliments gras, sucrés, très transformés et éloignés des besoins « naturels » des corvidés) a-t-elle une influence négative sur la reproduction. Les nombreuses relations intraspécifiques pendant la reproduction, dues à la grande concentration d'individus sur un petit territoire, sont également susceptibles de diminuer la productivité des corneilles. La présence de prédateurs des nids, comme les rats-laveurs (*Procyon lotor*), pourrait aussi intervenir dans la diminution du nombre de poussins à l'envol. Les corneilles urbaines survivent également moins bien que les corneilles rurales, ce qui pourrait être dû aux nombreux risques non naturels présents en ville, comme par exemple les collisions avec les voitures, les balles de golf ou les fenêtres, qui s'ajoutent aux prédateurs qui, comme les corneilles, prolifèrent en milieu urbain. Par ailleurs, il est possible que les corneilles s'intoxiquent en consommant des proies contenant des toxines, présentes dans leur alimentation.

Le taux de reproduction des corneilles urbaines ne permettant pas d'expliquer leur augmentation en ville, il a été supposé que cet accroissement était dû à des flux de corneilles rurales vers la ville, où elles trouvent beaucoup de nourriture. En effet, le « patron démographique » des corneilles suburbaines et rurales pourrait permettre une forte augmentation de leur population, avec un nombre d'individus ruraux restant relativement stable. Il se pourrait donc que les corneilles rurales se reproduisent bien, puis que leurs jeunes migrent en ville, où la nourriture est abondante et prédictible (Marzluff *et al.*, 2001).

Ainsi, ce sont principalement les activités humaines qui sont à l'origine de l'augmentation du nombre de corneilles urbaines, et ceci est à prendre en compte dans les mesures de gestion des dégâts causés par les corvidés.

1.3.3. Mesures de réduction des nuisances dues aux corvidés

1.3.3.1. Régulation des populations de corvidés

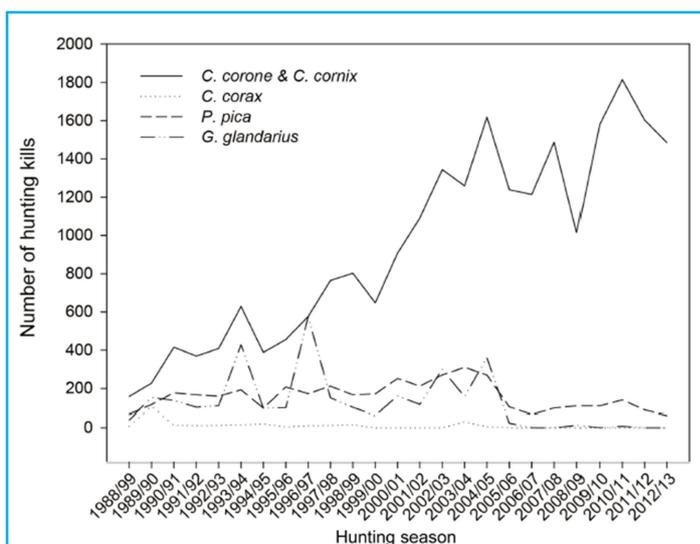
1.3.3.1.1. Méthodes létales

Dès 1948, des solutions ont été recherchées pour lutter contre les dommages causés par les corbeaux freux sur les cultures anglaises (Feare, 1974). Si des actions nationales n'étaient pas justifiées, des mesures étaient en revanche définies localement, en fonction de la situation. En 1974, des tentatives de protection des champs de céréales ont ainsi été mises en œuvre en Écosse. Par exemple, des régulations du nombre de corbeaux freux par tir au fusil ont été entreprises, avec peu de succès car il était difficile de tuer les corbeaux adultes et les fusils étaient chers. Les chasseurs ont donc plutôt essayé d'abattre les jeunes au moment où ils sortent du nid sans savoir parfaitement voler. L'avantage de cette technique était l'absence de coût pour l'agriculteur, les chasseurs étant souvent bénévoles. Toutefois, son efficacité était faible, le nombre de corbeaux tués une année n'impliquant pas forcément une diminution du nombre de nids l'année suivante, peut-être en raison de la dispersion des jeunes.

Les techniques létales sont toujours utilisées de nos jours, afin de tenter de diminuer les effectifs de corvidés.

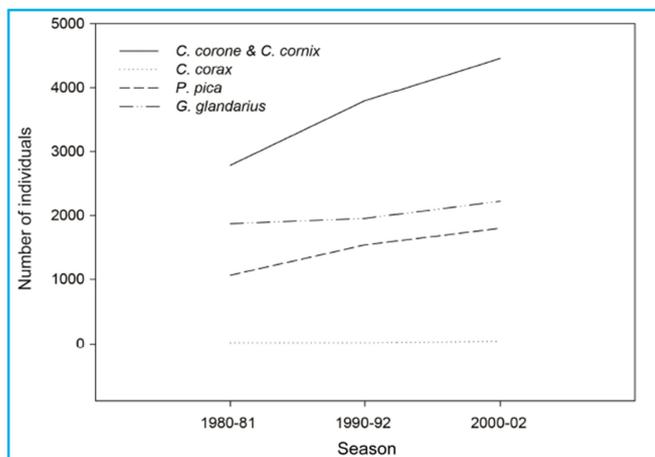
Toutefois, d'après un article récent (Preininger *et al.*, 2019), deux années de chasse en Autriche n'ont pas permis de réduire le nombre de corneilles noires, et semblent même avoir eu l'effet inverse à certains endroits, comme illustré sur les figures 8 et 9. D'après les auteurs, il faudrait d'abord limiter les sources de nourriture d'origine humaine, afin que les corneilles se désintéressent de ces sites.

Figure 8 : Nombre de prises de corvidés (*Corvus corone*, *C. cornix*, *C. corax*, *Pica pica*, et *Garrulus glandarius*) pendant la saison de chasse annuelle de 1988 à 2013 à Vorarlberg, Autriche



Number of Huntings kills : nombre d'oiseaux tués ; Hunting season : saison de chasse (source: Preininger *et al.*, 2019)

Figure 9 : Evolution de la taille des populations de quatre espèces de corvidés (*Corvus corone*, *C. cornix*, *C. corax*, *Pica pica*, et *Garrulus glandarius*).



Les recensements ont été réalisés en 1980-81, 1990-92, 2000-02. Les représentations graphiques proviennent des données du "Brutvogelatlas" (Atlas des oiseaux nicheurs); *Number of individuals* : nombre d'individus; *Season* : saison (source: Preiningner et al., 2019)

Actuellement, diverses techniques d'élimination sont utilisées en France (rapport des maires de grandes villes, 2004). Le tir au fusil est extrêmement règlementé pour des raisons de sécurité, et doit faire l'objet d'une demande d'autorisation en préfecture pour être mis en œuvre dans les parcs urbains. Le piégeage, méthode la plus utilisée par les grandes villes françaises (plus de 40 % d'entre elles en 2004) est contraignant, car il impose de respecter des règles strictes (surveillance et entretien régulier des cages, libération immédiate de tout oiseau n'appartenant pas à la liste départementale des "nuisibles", conditions de capture correctes et élimination sans souffrance des oiseaux capturés). La capture est suivie de la mise à mort ou de la stérilisation des oiseaux. Plus d'un quart des villes ont recours à la destruction des nids, mais celle-ci est limitée par la ponte d'autres espèces d'oiseaux dans les anciens nids de corbeaux, et requiert dès lors une autorisation. Il est également possible de stériliser les œufs en les aspergeant avec un produit formolé (de l'azacholestérol par exemple), afin que les adultes poursuivent une incubation vouée à l'échec. Une alternative consiste à retirer les œufs du nid avant leur éclosion, mais les nids doivent être identifiés auparavant, et cette méthode est fastidieuse car elle nécessite d'y accéder grâce à un camion-nacelle piloté, puis de l'extraire des branches sans en casser. Enfin, il est possible de poser des appâts empoisonnés. D'autres techniques plus anecdotiques existent : pesticides aviens, pulvérisations aériennes, répulsifs sur les végétaux, graines anticonceptionnelles (mais leur coût est prohibitif et les produits contraceptifs correspondants ne sont pas en vente libre sur le marché). Ces techniques d'élimination ont une efficacité limitée, car il est impossible d'intervenir dans des propriétés privées, et certains administrés s'opposent à l'élimination des oiseaux, allant parfois jusqu'à la destruction des cages de capture.

1.3.3.1.1. Méthodes non létales

En parallèle de l'élimination ciblée des corvidés, des techniques peuvent être mises en place pour tenter d'en réduire le nombre sans toutefois les tuer : elles visent à les éloigner des sites où leur présence est problématique, en les effrayant, ou en les déplaçant.

La stratégie d'effarouchement était déjà employée par les agriculteurs écossais en 1974 afin de protéger leurs récoltes des corbeaux freux (Feare, 1974). Cependant, son efficacité variait en fonction de l'attrait que présentait le site pour les corvidés (il était difficile d'éloigner les corbeaux d'un champ très prisé) et de la présence d'autres zones intéressantes à proximité. Dans ce cas, l'effarouchement des corbeaux freux sur le premier site n'avait pour effet que de les déplacer dans un autre champ productif à proximité ; les mesures employées ne permettaient pas de les faire partir loin. Ces méthodes de dispersion ont été décrites par Feare (1974). Si les épouvantails étaient rarement utilisés, et l'exposition de corbeaux morts ne fonctionnait pas, comme cela a été confirmé sur des corneilles noires (Naef-Daenzer, 1983), les sacs de polyéthylènes étaient la méthode la plus courante. Cependant, ils n'éloignaient les corbeaux que pendant une journée, et ceux-ci se reportaient souvent sur une autre partie du champ. Les tirs réguliers aux sites d'alimentation étaient peu pratiqués par les agriculteurs car les recharges de fusils coûtaient cher et fonctionnaient mal, les corvidés retournant dans le champ 30 minutes après le tir d'effarouchement. Ils auraient peut-être été efficaces s'ils avaient été réitérés à chaque retour de corbeaux, mais cela aurait monopolisé une personne, diminuant d'autant la main d'œuvre aux champs. Les pistolets à gaz étaient, pour leur part, souvent employés car ils étaient particulièrement efficaces sur le moment. Toutefois, les oiseaux revenaient au bout de deux jours et semblaient s'accoutumer aux détonations passés quelques jours. Enfin, les ballons remplis d'hydrogène n'étaient que rarement utilisés et leur efficacité n'a pas été testée. Ainsi, dès le milieu du XX^e siècle les agriculteurs se sont rendu compte de la difficulté d'éloigner les corbeaux de leurs champs.

Vers 1990, les habitants des villes de Californie ont testé des solutions simples (comme crier, taper dans les mains ou des pieds, utiliser des leurres) pour éloigner les corneilles d'Amérique, et lutter contre les nuisances sonores et leurs fientes, mais sans succès. Par ailleurs, les mesures de régulation habituelles (tir au fusil, piégeage, empoisonnement, effarouchement avec un canon ou de la pyrotechnie) n'étaient pas acceptables par l'opinion publique ou non autorisées par la loi. Des scientifiques ont donc essayé d'effrayer les corneilles américaines des villes de Davis et Woodland (Californie) à l'aide d'enregistrements de cris d'un prédateur de corneilles et de sa victime, diffusés au niveau de dortoirs de corneilles. Ces sons dispersaient les corneilles immédiatement, mais uniquement à court terme, de nombreux corvidés revenant au bout de trois jours. Selon les chercheurs, une dispersion à long terme peut être obtenue une fois que les corneilles ont appris qu'aucun site n'est sûr, ce qui demande de diffuser les cris à tous les dortoirs, et s'avère donc très long. En outre, cette méthode déplace le problème, puisque les corvidés rejoignent alors d'autres dortoirs de la zone urbaine. Là encore, cette technique ne parvient pas à éloigner les corneilles sur de grandes distances et durablement. Enfin, la dernière limite de leur emploi est l'habituation des

corneilles, qui ne sont plus effrayées lorsque les cris de détresse sont émis pendant une période trop longue (Goronzel et Salmon, 1993).

Les cris de détresse semblent donc effrayer temporairement les corvidés, à la ville comme à la campagne, comme cela avait été montré sur des corneilles noires en Suisse (Naef-Daenzer, 1983), mais ils sont difficiles à mettre en place à large échelle.

Les techniques non létales représentent, en particulier, une alternative à l'élimination des corvidés lorsqu'ils appartiennent à une espèce protégée. C'est le cas notamment du grand corbeau sur lequel deux méthodes de régulation non létales (la délocalisation et l'effarouchement par tirs au fusil) ont été testées à Saint Flour, où leur nombre avait augmenté à cause de la proximité d'une décharge. D'une part, le déplacement des individus n'a pas fonctionné en raison d'un comportement de « *homing* » (retour) des corbeaux, qui les pousse à retourner sur leur territoire (83 % des corbeaux marqués sont retournés dans le champ en l'espace de 3 ans). D'autre part, le dérangement non-létal (tirs) n'a diminué la densité de corbeaux que pendant quelques heures, ceux-ci revenant rapidement dans les champs. Cet échec est sûrement dû aux mouvements des corbeaux sur de grandes distances, comme l'a révélé le suivi d'individus équipés de GPS (Marchand *et al.*, 2018).

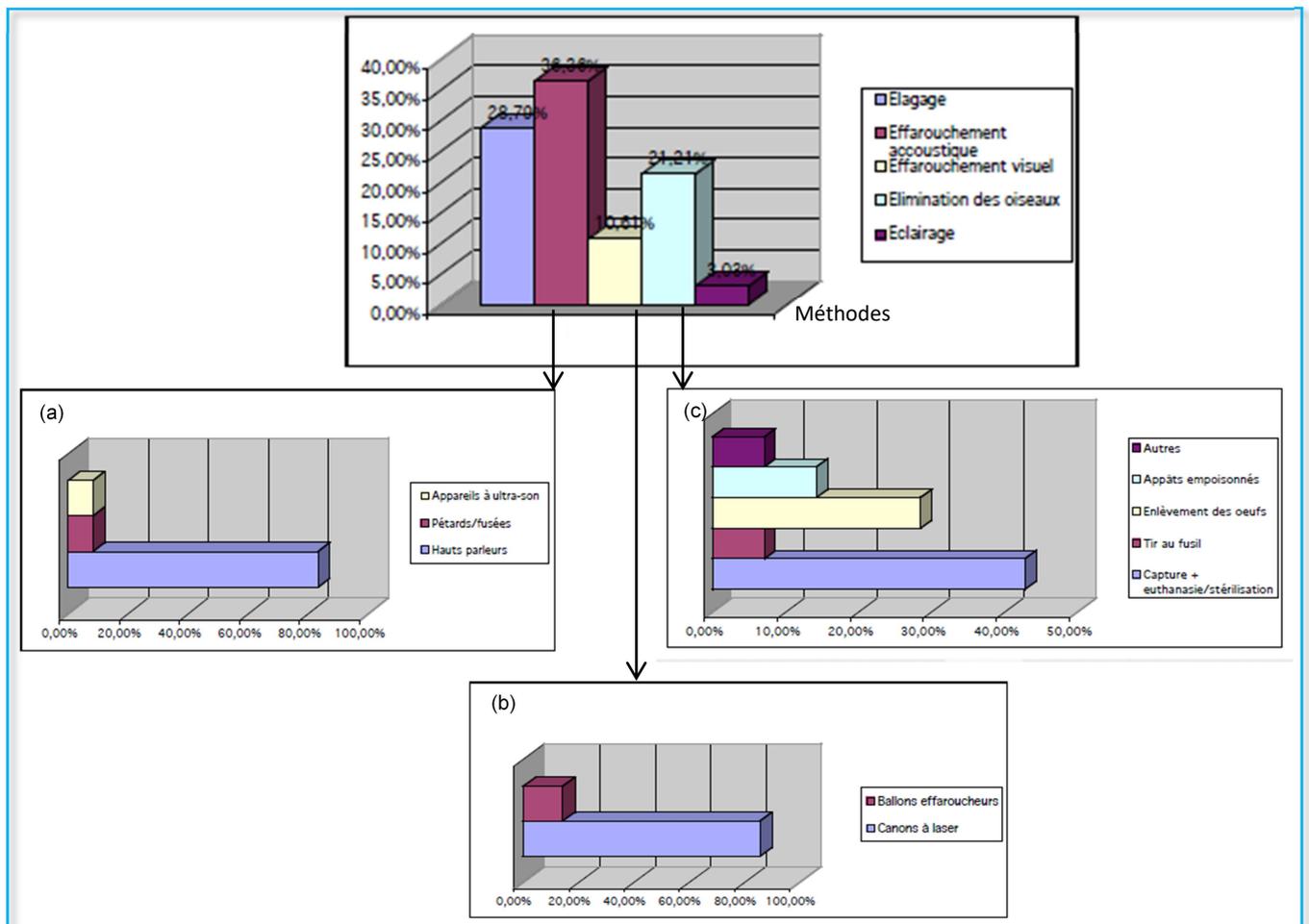
De même, au Japon, tous les oiseaux sont protégés y compris les corneilles, c'est pourquoi des actions ne sont entreprises que par les officiers envoyés par l'Etat, et uniquement en cas de plainte des citoyens. La principale mesure est la destruction des nids qui gênent, mais elle est peu efficace, car les corneilles le reconstruisent ensuite (si la destruction a lieu avant la ponte), et souvent dans des endroits inaccessibles aux hommes ou dissimulés (Yoda, 2019).

Les grandes villes françaises mettent en œuvre diverses techniques non létales (Rapport des maires de grandes villes, 2004). Tout d'abord, le dénichage est réalisé sur des nids vides, contraignant les oiseaux à en construire un autre, ce qui allonge la durée de nidification.

Ensuite, des techniques d'effarouchement sont employées. Par exemple, l'effarouchement acoustique consiste à déloger les oiseaux de leur nid, en les effrayant avec les vocalisations de leurs prédateurs (diffusées à l'aide de hauts-parleurs), des ultrasons, des bruits sonores, des pétards ou des fusées. Dans cette enquête, l'effarouchement acoustique représentait 36 % des techniques employées par les villes françaises. L'effarouchement peut également être visuel, au moyen de diverses techniques. Le canon à laser, le plus employé, aveugle les oiseaux, rendant aisée leur capture au sol. Viennent ensuite les ballons effaroucheurs (10 % des moyens employés), qui sont de gros ballons sur lesquels des pastilles multicolores figurent les yeux et la bouche ouverte d'un prédateur. Enfin, l'effarouchement électrique (éclairage à courant faible, guirlande dans les arbres) empêche les oiseaux de se reposer.

La part représentée par chacune des techniques létales et non létales dans la lutte contre les nuisances dues aux oiseaux est représentée en figure 10.

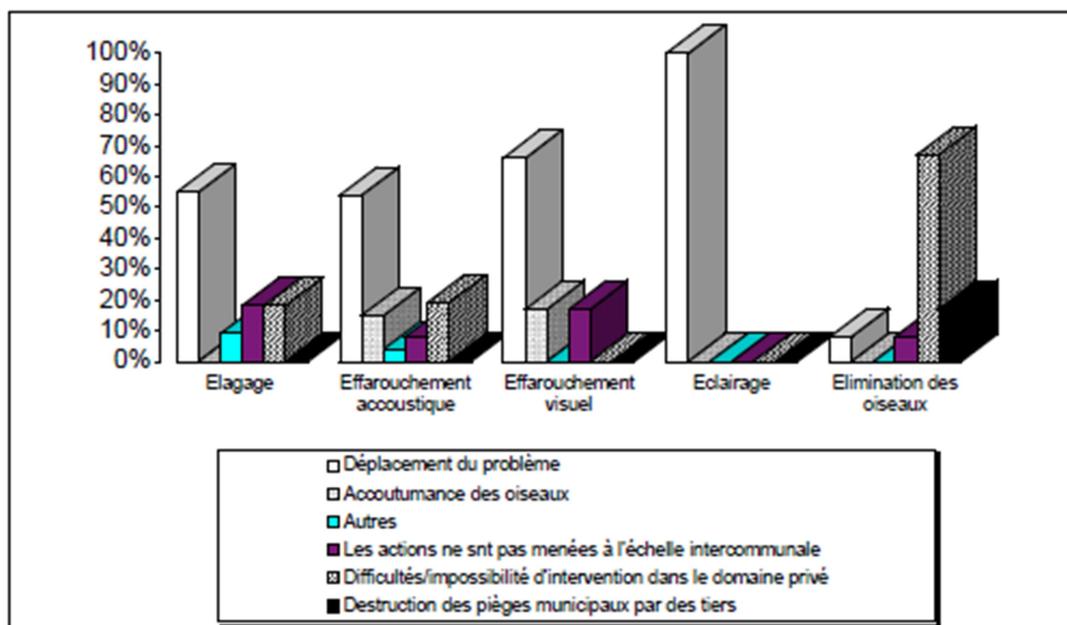
Figure 10 : Proportion des différentes mesures de régulation des populations d'oiseaux parmi les moyens techniques utilisés par les grandes villes françaises pour réduire les nuisances dues aux oiseaux.



(a) méthodes d'effarouchement acoustique ; (b) méthodes d'effarouchement visuel ; (c) méthodes d'élimination (source: Rapport des maires de grandes villes, 2004)

Toutefois, ces méthodes ne s'avèrent pas très efficaces (figure 11). La principale limite des techniques non-létales est qu'elles déplacent le problème, les oiseaux rejoignant simplement des lieux exempts de dispositifs d'effarouchement. Ainsi, l'effarouchement acoustique entraîne le déplacement des oiseaux dans des lieux où ils ne se sont pas encore reproduits. De plus, dans le cas de l'effarouchement visuel et auditif, les oiseaux s'habituent à la gêne, d'autant plus que les instincts parentaux prennent souvent le dessus sur la peur. Enfin, un effet secondaire et contre-productif de ces techniques est l'étalement spatial des colonies, qui rend leur régulation encore plus difficile. De plus, le principal frein à la réussite des techniques létales est la difficulté d'intervention dans le domaine privé.

Figure 11 : Parts respectives des différents facteurs d'insuccès dans les mesures de lutte contre les nuisances dues aux oiseaux



(Source: Rapport des maires de grandes villes, 2004)

Ainsi, la régulation des corvidés ne fonctionne pas bien, car, avant de l'entreprendre, il faut agir sur les activités humaines, notamment en limitant les restes de nourriture anthropique. De plus, il est nécessaire de bien comprendre les mouvements des oiseaux, afin que ces mesures soient efficaces.

1.3.3.2. Actions sur les activités humaines

Une solution plus efficace serait donc de modifier les activités humaines, afin que les corvidés se désintéressent des champs et des villes.

Ainsi, dans le désert de Mojave, il faudrait améliorer les clôtures routières pour diminuer la mortalité des mammifères sur les axes de circulation, qui fournit de la nourriture aux corbeaux communs. Il serait également profitable de couvrir les zones de déchets, afin de réduire les ressources disponibles pour les corbeaux (Kristan *et al.*, 2004).

De même, à Vorarlberg (Autriche), les dommages causés aux cultures sont dus à la présence de décharges qui attirent les corneilles. Afin de limiter le nombre d'oiseaux, il faudrait donc diminuer l'accès à ces ressources incluant la réduction des celles-ci (Preiningner *et al.*, 2019).

Des mesures de gestion des déchets ont ainsi été tentées au Japon, suite à l'échec des méthodes d'élimination létale. Auparavant, à Sapporo, les poubelles étaient entreposées dans la rue, dans des sacs facilement percés par corneilles. Elles ont donc été recouvertes de filets de nylon avec ou sans cadres en bois autour des déchets, ce qui a donné des résultats probants (figures 12 et 13).

Par ailleurs, il semblerait que les personnes qui se plaignent d'attaques de corneilles ont souvent des appréhensions ou des préjugés à l'égard de ces volatiles alors que celles qui ne craignent pas les corneilles ne se rendent pas compte qu'elles ont un comportement agressif. Le comportement hargneux des corneilles ne serait donc qu'un ressenti surévalué de la part des passants. Il pourrait également exister un cercle vicieux entre la destruction des nids et les attaques de corneilles : plus on détruit des nids, plus elles apprennent que les hommes représentent des ennemis (Takenaka, 2003).

Figure 12 : Exemples de mesures de réduction des nuisances dues aux corneilles au Japon.



(a) Dépôt de déchets vandalisé par les corneilles à Susukino en 1991 ; (b) dépôt rendu inaccessible aux corneilles en 1994 (source: Takenaka, 2003)

Figure 13 : Exemple de méthode pour empêcher les corneilles de déchirer les sacs à déchets, qui a révélé son efficacité et sera recommandée par le Département Sanitaire de Sapporo (Japon).



(a) et (b) panneaux de contreplaqué en cours d'utilisation dépliés en cercle. (c) panneaux repliés quand inutilisés (source: Takenaka, 2003)

Enfin, des solutions simples et de bon sens, peuvent être entreprises pour limiter les dommages aux cultures, telles que l'enfouissement des semis ou la plantation de haies près des cultures, pour attirer les rapaces prédateurs de corneilles (Thomé, 2019)

Aux Tuileries et au jardin des plantes, des filets ont été posés sur les plantations, afin de les protéger contre les arrachages par les corneilles, et des couvercles ont été ajoutés aux poubelles. Ces deux solutions fonctionnent bien, comme j'ai pu le constater par moi-même.

1.3.4. Rôle écologique des corvidés

En dépit des dommages qu'ils causent, les corvidés représentent un maillon essentiel de la chaîne alimentaire, et jouent de nombreux rôles écologiques.

Dans son étude écologique sur les corbeaux freux, Feare relativise les nuisances qui leur sont imputées en soulignant leurs actions bénéfiques pour l'agriculture (Feare, 1974). En effet, ils mangent de nombreux insectes parasites des cultures, telles les larves de tipules (*Tipula* spp.) et diminuent ainsi leur nombre ce qui leur confère un rôle protecteur. Certains corvidés, comme les corbeaux freux (Thomé, 2019) et les corbeaux à gros bec (*Corvus macrorhynchos*) (Kurosawa *et al.*, 2003) participent même à la dissémination de graines, en les consommant.

En outre, grâce à leur nécrophagie, les corvidés nettoient les routes des cadavres et évitent la contamination des champs par les maladies. Ils ingèrent des parasites sur le dos des moutons (*Ovis aries*) et vaches (*Bos taurus*) (Thomé, 2019).

Enfin, les corneilles peuvent servir de sentinelles pour certaines maladies virales (Virus du Nil occidental, virus Usutu), car elles font partie du cycle épidémiologique de ces virus, au même titre que l'homme (bien qu'ils ne jouent pas le même rôle), et présentent une très forte mortalité lorsqu'elles sont touchées (Withey et Marzluff, 2009).

Ainsi, les corneilles et plus généralement les corvidés sont partie intégrante de l'écosystème et leur destruction complète créerait un déséquilibre (Yoda, 2019).

Il faut bien considérer les bénéfices qu'ils apportent et comparer les avantages et inconvénients dans la perspective d'une régulation éventuelle de leur population, afin de n'y procéder qu'en cas d'extrême nécessité. Le principal problème n'est pas tant les corvidés *per se*, mais plutôt l'augmentation de leur nombre, lié aux activités humaines, et leur plus grande proximité avec les hommes ainsi qu'à l'inadéquation de leur comportement avec ces activités. Il s'agit donc d'un problème global, et avant de chercher à éliminer les corvidés, il faudrait réfléchir aux moyens de modifier nos habitudes, tant pour mieux respecter les espèces peu adaptables à l'urbanisation, que pour éviter d'être gênés par celles qui tirent profit de nos modes de vie.

1.4. Conclusion

Ainsi, les corneilles noires sont des oiseaux présentant une vie sociale sophistiquée, et dotés de grandes capacités cognitives. Ces caractéristiques tout comme leur régime alimentaire omnivore et opportuniste, les rendent particulièrement adaptables. Ceci explique pourquoi elles se sont

accommodées de l'étalement urbain, trouvant en ville des ressources alimentaires en abondance, et des lieux pour dormir ou nicher. Leur population a donc fortement augmenté en milieu urbain ces dernières années, où elles causent de nombreux dégâts. Elles arrachent par exemple les pelouses et percent les sacs poubelles dans les parcs parisiens. C'est pourquoi, depuis 2015, la ville de Paris a mis en place un programme de suivi des corneilles, afin de comprendre le fonctionnement de leur population pour tenter de lutter efficacement contre leurs nuisances.

Deuxième partie : étude expérimentale

Dans cette partie, est présentée l'étude expérimentale réalisée au Muséum National d'Histoire Naturelle sur les corneilles urbaines de Paris, sous la direction du Professeur Frédéric Jiguet (UMR 7204 CESCO).

Face aux nuisances causées par les corneilles noires au Jardin des Plantes et aux Tuileries (arrachage des pelouses notamment), des mesures de régulation du nombre de corneilles ont été entreprises. Toutefois, elles se sont révélées inefficaces, peut-être en raison d'immigrations de corneilles rurales en ville. C'est pourquoi, ce travail a eu pour but d'étudier l'origine des corneilles de Paris et en particulier de déterminer si elles provenaient d'un milieu rural. Par ailleurs, leurs déplacements ont été suivis, pour savoir si elles étaient capables de parcourir de grandes distances. Enfin, une mesure de réduction des nuisances a été expérimentée.

Ainsi, dans un premier temps, sera présentée l'étude des déplacements des corneilles de Paris, d'abord au niveau inter-populationnel, en cherchant à mettre en évidence des flux d'oiseaux entre la ville et la campagne ; puis au sein de la population de Paris, en se focalisant sur les échanges entre deux parcs urbains (le Jardin des Plantes et les Tuileries). Enfin, la mesure de diminution des nuisances qui a été testée au Jardin des Plantes sera décrite.

2.1. Etude de la dispersion et des mouvements entre milieux urbains et ruraux

2.1.1. Introduction et objectifs

La pollution aux métaux lourds représente un important problème environnemental en raison de leurs sources multiples et de leur persistance dans le milieu, même si leur utilisation a été limitée ces dernières années. Ils s'accumulent dans la plupart des organismes vivants, y compris dans les plumes des oiseaux (Frantz *et al.*, 2012). Trois processus peuvent contribuer à l'augmentation de leur teneur dans les plumes : un dépôt interne pendant la croissance de la plume, une contamination par les sécrétions de la peau de l'oiseau ou depuis l'environnement (Goede et De Bruin, 1986). Si la concentration de la plupart des métaux dans les plumes varie sous l'influence de dépôts externes après la pousse de la plume, tel n'est pas le cas du mercure et du sélénium (Goede et De Bruin, 1986) (Veerle *et al.*, 2004) (Dauwe *et al.*, 2003). En effet, ces deux éléments se déposent dans les plumes uniquement au cours de leur croissance, et leur concentration y reflète donc celle circulant dans le sang de l'oiseau au moment de la formation de la plume. Pour les autres métaux, il demeure possible de s'affranchir de la contamination externe en lavant les plumes (Frantz *et al.*, 2012).

La concentration en métaux lourds des plumes juvéniles (de première génération, ayant poussé au nid), après avoir supprimé la contamination externe, dépend donc de leur concentration dans les aliments du lieu de naissance du volatile (Frantz *et al.*, 2012), et devrait être plus importante dans des zones urbaines, davantage polluées, que rurales (Janssens *et al.*, 2002) (Scheifler *et al.*, 2006).

En septembre-octobre, après la dispersion d'été (processus par lequel les individus colonisent un nouveau territoire), un nombre considérable de jeunes corneilles ont été capturées à Paris, les effectifs de ces captures étaient nettement supérieurs au nombre de jeunes potentiellement nés dans la capitale. La question s'est alors posée de savoir d'où elles venaient : ville ou campagne. Afin de déterminer leur origine, nous avons eu recours aux métaux lourds, en comparant les plumes juvéniles et celles muées ultérieurement (en fin d'été les jeunes corneilles de l'année muent les plumes recouvrant leur corps), et en utilisant un groupe témoin composé d'individus juvéniles nés dans Paris et sa petite couronne.

Afin de pouvoir effectuer cette comparaison, il a été nécessaire de trouver un ou plusieurs métaux dont la concentration dans les plumes varie significativement entre ville et campagne. Treize métaux lourds (arsenic, argent, cadmium, cobalt, chrome, cuivre, fer, manganèse, nickel, plomb, sélénium, vanadium et zinc) ont été dosés dans les plumes de première génération de 17 oiseaux témoins nés en ville et dans les plumes de première et deuxième générations de 90 corneilles tests, dont on ne connaît pas le lieu de naissance (nous ne disposons pas d'échantillons strictement ruraux). Les résultats du dosage ont été analysés afin de déterminer si la concentration en métaux lourds variait significativement entre les plumes des corneilles témoins *versus* test (plumes de première génération dans les deux groupes), pour savoir si ces métaux constituaient des indicateurs pertinents du lieu de naissance des corvidés. Leur concentration a également été comparée entre les plumes de première et de deuxième génération (corneilles test) : si le taux de métaux des plumes de deuxième génération s'avérait supérieur à celui des plumes de première génération, une naissance à la campagne, suivie d'une migration en ville serait fortement suspectée.

2.1.2. Matériel et méthodes

2.1.2.1. Prélèvement des plumes

Dans le cadre du projet de suivi des corneilles du Jardin des plantes, M. Frédéric Jiguet (Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204, CESCO) bague régulièrement des jeunes de l'année. A cette occasion, il prélève une plume de première génération (ayant poussé dans le nid soit une rémige tertiaire qui ne sera changée qu'au printemps suivant) et des plumes de deuxième génération (les plumes du corps, notamment des flancs muées à la fin du premier été, en septembre-octobre sur des corneilles âgées de moins d'un an (âge déterminé par la coloration rose du palais, à l'intérieur de la cavité buccale), dont on ne connaît pas le lieu de naissance (90 individus test). Des plumes de première génération ont également été prélevées sur 17 individus témoins, nés en ville, au moment où ils venaient de sortir du nid (en juin).

2.1.2.2. Dosage des métaux

Les métaux lourds ont été analysés à partir d'échantillons secs et moulus. Les dosages de l'argent, de l'arsenic, du cadmium, du cobalt, du chrome, du cuivre, du fer, du manganèse, du nickel, du plomb, du

sélénium et du zinc ont été réalisés à l'UMR LIENSs (unité mixte de recherche-Littoral, Environnement et Sociétés) à La Rochelle (France). Les échantillons ont été traités par plasma à couplage inductif (ICP), utilisant un *Varian Vista-Pro* ICP couplé avec de la spectrométrie à émission optique (SEO) et un *ThermoFisherScientific XSeries 2* ICP couplé avec de la spectrométrie de masse (MS). Des aliquots des échantillons de plumes ont été digérés avec 6 mL d'acide nitrique (HNO₃) à 67-70 % et 2 mL d'acide chlorhydrique (HCl) à 34-37%. (*Fisher Scientific, trace element grade quality*). La digestion à l'acide des métaux lourds a été réalisée toute une nuit à température ambiante, puis avec un micro-ondes Milestone (30 minutes en augmentant régulièrement la température jusqu'à 120°C, puis 15 minutes à température maximale). Après digestion, le volume final de chaque échantillon a été ajusté à 50 mL avec de l'eau milli-Q. Sept échantillons témoins (cinq Matériaux Certifiés de Référence, CRM, et deux blancs), traités et analysés selon la même procédure que les échantillons, ont été inclus dans chaque lot d'analyses. Les CRMs étaient du foie de roussette (*Scyliorhinus canicula*) DOLT-5 (*National Research Council*, centre national de recherche Canada) et de l'hépatopancréas d'écrevisse TORT-3 (*National Research Council Canada*).

2.1.2.3. Analyse des concentrations en métaux lourds chez les corneilles

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les concentrations des 14 métaux lourds contenus dans les plumes de première génération des corneilles urbaines, et de première et deuxième générations des corneilles d'origine inconnue. L'ACP permet de comparer les données pour plusieurs groupes d'individus, lorsque l'on dispose d'un grand nombre de variables. Deux individus d'origine inconnue, dont les valeurs étaient aberrantes, ont été retirés des analyses.

La majorité des corneilles « urbaines » étaient en réalité issues d'un centre de soins (14 individus sur 17). Pour les analyses, elles ont donc été séparées des « vraies » corneilles urbaines (3 individus). En effet, une partie au moins de leurs plumes de première génération a poussé dans le centre. Leur nourriture, donc la concentration en métaux lourds des plumes, n'est par conséquent pas représentative de leur lieu de naissance.

2.1.3. Résultats

2.1.3.1. Sélection des dimensions

Ci-dessous sont présentés le graphique des valeurs propres (figure 14) et le graphique de la contribution des 13 métaux lourds aux 5 premières dimensions de l'ACP (figure 15).

Figure 14 : Graphique des valeurs propres des dimensions calculées grâce à une ACP réalisée sur les concentrations en métaux lourds des plumes de corneilles

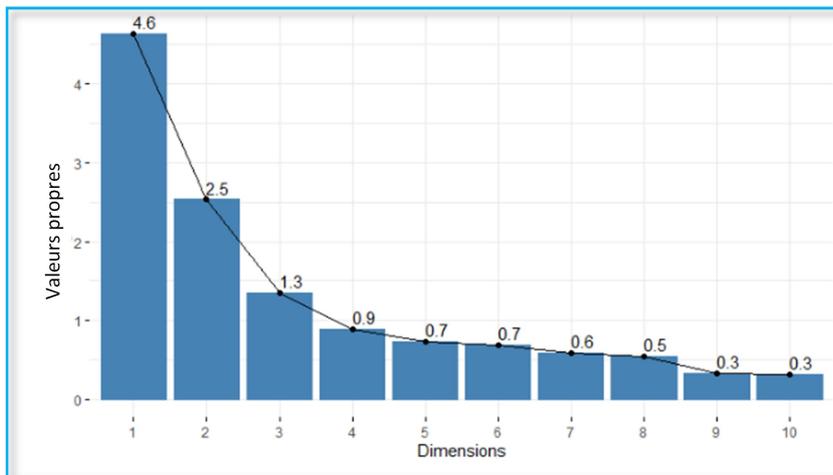
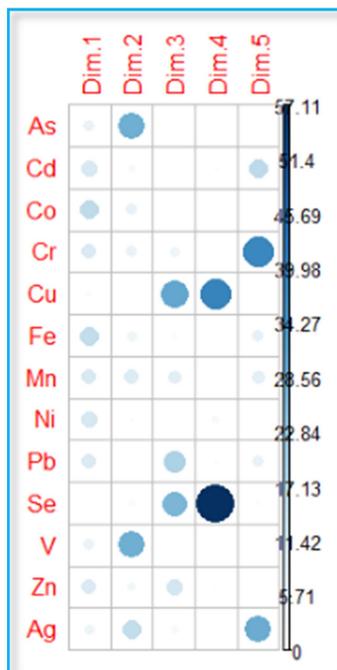


Figure 15 : Graphique de la contribution de chaque métal aux 5 premières dimensions de l'ACP



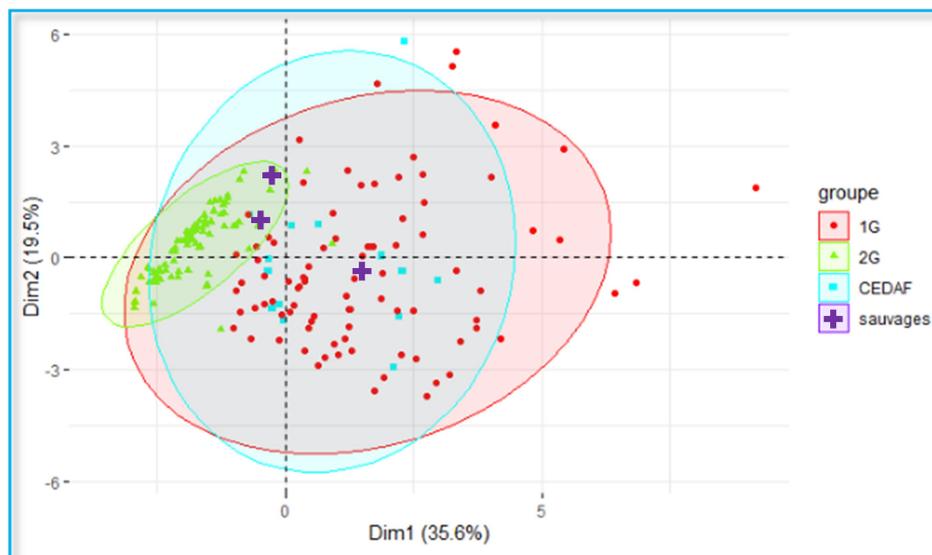
D'après le premier graphique (figure 14), les trois premières dimensions peuvent être retenues pour les analyses, puisqu'elles ont une valeur propre supérieure à 1.

D'après la figure 15, la dimension 1 représente l'ensemble des métaux, à l'exception de l'arsenic, du cuivre, du sélénium et du vanadium, et n'est donc pas très discriminante. La dimension 2 est principalement expliquée par l'arsenic, le vanadium et, très minoritairement, l'argent, et la dimension 3 par le cuivre, le plomb et le sélénium.

2.1.3.2. Analyse des variations de concentration en métaux lourds dans les plumes des différents groupes d'individus

La figure 16 présente le graphique des individus, issu de l'ACP réalisé sur les 13 métaux lourds.

Figure 16 : Graphique de la concentration en métal dans les plumes des trois groupes de corneilles, selon les dimensions 1 et 2.



1G : plumes de première génération des corneilles d'origine inconnue ; 2G : plumes de deuxième génération des corneilles d'origine inconnue ; CEDAF : plumes de première génération des corneilles urbaines issues d'un centre de soin ; Sauvages : plumes de deuxième génération des « vraies » corneilles urbaines

D'après le graphique des individus (figure 16), la répartition des concentrations dans les plumes de première génération des corneilles d'origine inconnue est très dispersée, et semble proche de celle des plumes de première génération des corneilles issues du centre de soin. Ceci pourrait indiquer une origine très variée.

A l'inverse, les concentrations en métaux mesurées dans les plumes de deuxième génération des corneilles d'origine indéterminée ont une répartition plus groupée. Ces plumes semblent donc avoir poussé au même endroit, puisque leur profil de concentrations en métaux lourds est similaire. Les valeurs se rapprochent, de plus, de celles des corneilles urbaines, même s'il n'y a que 3 individus. Il est donc possible que ces plumes aient poussé en milieu urbain, donc que ces individus aient mué en ville, puisque les plumes de deuxième génération ont poussé après l'envol.

2.1.4. Discussion

L'ACP semble indiquer que les plumes de première et de deuxième génération des corneilles d'origine inconnue ont poussé dans des lieux différents, et que ces corneilles ont mué en ville. L'origine des oiseaux test apparaît comme très diverse, tout comme ceux issus du centre de soin. A l'inverse, elles semblent avoir mué dans des environnements similaires, vraisemblablement urbains. Toutefois, le groupe témoin urbain est fortement biaisé, puisqu'il est en réalité composé majoritairement de

corneilles issues d'un centre de soins. Au moins une partie de leurs plumes a poussé dans ce centre, or leur alimentation n'y était pas représentative de leur lieu de naissance. Ainsi, le nombre d'individus réellement urbains (trois) est trop faible pour faire une comparaison rigoureuse. Par ailleurs, il manque une référence rurale. D'autres échantillons urbains et ruraux devraient être prélevés en juin 2021.

Les métaux lourds dosés ne permettent peut-être pas de distinguer les milieux urbains *versus* ruraux. En effet, les corneilles rurales peuvent être contaminées par des décharges, ou par les intrants utilisés par l'agriculture. Il est possible que leur alimentation soit davantage carnée à la campagne qu'en ville, et qu'elles accumulent les métaux lourds présents dans les animaux qu'elles consomment. La concentration en métaux lourds des plumes ne serait donc pas nécessairement supérieure en milieu urbain que rural. De plus, la variation de concentration entre les plumes de première et de deuxième génération atteste peut-être davantage d'un changement de régime alimentaire plutôt que d'une migration. Ces résultats ne permettent donc pas de conclure quant à l'origine des corneilles.

Une autre solution consisterait à doser les isotopes du plomb, les rapports isotopiques étant très représentatifs du milieu dont l'échantillon est issu. Mais cette technique est complexe, et il faudrait pour cela disposer du matériel adapté.

2.2 Analyses des mouvements des corneilles par capture-marquage-recapture

2.2.1. Introduction et objectifs

Diverses actions ont été engagées pour réduire les dommages dus aux corvidés, avec plus ou moins de réussite, en raison de leurs capacités de mouvements. Par exemple, des techniques de déplacement et de dérangement non létaux de corbeaux (*Corvus corax*) ont été testées à Saint-Flour, mais sans succès (Marchand *et al.*, 2018). De même, des mesures de régulation locales des corneilles urbaines sont envisagées, mais ne seront pas efficaces si les déplacements entre et au sein des populations s'effectuent à large échelle, et si les individus urbains éliminés sont remplacés par des corvidés ruraux, profitant de la place laissée vacante. C'est par exemple le cas chez les corneilles américaines (*Corvus brachyrhynchos*) de Seattle, pour lesquelles on observe un influx d'individus ruraux, contribuant à la croissance de la population urbaine (Withey et Marzluff, 2005).

Dans le but d'étudier les mouvements des corneilles urbaines, et de déterminer à quelle échelle ils s'effectuent, des modèles de capture-marquage-recapture (CMR) ont donc été réalisés, en utilisant des relevés effectués toute l'année, selon un protocole de science participative. Des corneilles sont capturées et marquées au jardin des plantes, puis des bénévoles relèvent les numéros de bagues tout au long de l'année, et les renseignent sur un site dédié (corneilles-paris.fr). Les modèles de CMR sont basés sur la capture et le marquage individuel des animaux au cours de sessions, suivis de recapture (physique ou simplement visuelle) lors de sessions ultérieures. Ces modèles reposent sur une hypothèse de « population fermée » pendant les sessions de (re)capture (c'est-à-dire que la mortalité, la natalité, l'émigration et l'immigration au sein de la zone d'étude sont négligeables pour la durée de la session), et de « population ouverte » entre les sessions. Ceci implique que la durée des

sessions de (re)capture doit être nettement inférieure à celle des intersessions, sinon l'estimation des paramètres de survie et de recapture risque d'être fortement biaisée. Or, tel n'est pas le cas du jeu de données utilisé, puisque les observations sont effectuées de manière continue tout au long de l'année. Cependant, d'après Susan O'Brien et ses collaborateurs (O'Brien *et al.*, 2005), il est possible de ne pas respecter cette hypothèse de durée, à condition que la taille de l'échantillon soit la plus grande possible, et que la probabilité de recapture (probabilité de re-capturer un individu marqué, vivant et présent dans la zone d'étude) soit supérieure à 20 %, afin de minimiser le biais d'estimation des paramètres. De plus, les périodes de capture doivent alors être les plus longues possibles pour augmenter la précision. Ces conditions semblant respectées dans notre étude, des modèles de CMR ont donc été utilisés.

Dans un premier temps, seules les corneilles observées au Jardin des Plantes (considéré comme une zone d'étude, ou un site) ont été étudiées, afin de se familiariser avec la méthode, et de sélectionner les modèles à réaliser en priorité dans une approche plus complexe. Puis les données collectées au Jardin des Plantes et aux Tuileries (modèle à deux sites) ont été analysées, pour estimer la capacité de déplacements des corneilles entre ces deux sites urbains.

2.2.2. Matériel et méthodes

2.2.2.1. Capture, marquage et recapture des corneilles

Depuis juillet 2015, M. Frédéric Jiguet (Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204 CESCO) capture et marque des corneilles au Jardin des Plantes de Paris avec une bague en métal spécifique du Muséum, et une paire de bagues en plastique de couleur portant un nombre (une bague à chaque patte), servant à identifier les oiseaux à distance au cours de l'étude. La base de données est ensuite complétée selon un programme de sciences participatives : toutes les personnes qui le souhaitent peuvent, si elles voient une corneille baguée, relever son numéro d'identification et le rentrer, ainsi que la localisation, sur une plateforme en ligne (« Programme de baguage Corneille noire - CRBPO », s. d.). Les observations sont ainsi effectuées tout au long de l'année, et partout en France, même si la majorité des relevés se situent à Paris.

J'ai participé aux relevés, et analysé les observations de 2015 à 2019 de la base de données ainsi constituée.

2.2.2.2 Analyse de capture-marquage-recapture (CMR)

En partant du fichier brut de toutes les observations, les données ont été mises en forme à l'aide du logiciel R version 3.6.2. Cette étape consiste à construire les historiques de capture de CMR de chaque individu : il s'agit d'une matrice où chaque ligne représente un individu et où les colonnes correspondent aux sessions. Les cases de la matrice sont remplies de « 0 » ou de « 1 ». Les « 0 » correspondent aux sessions où un individu n'est pas encore marqué ou déjà marqué mais non

recapturé. Les « 1 » correspondent aux sessions au cours desquelles l'individu est capturé (le premier « 1 » de chaque ligne correspond à la première capture, donc à la session de marquage de l'individu). La période d'étude (de juillet 2015 à décembre 2019) a été divisée en 18 sessions de capture adjacentes, d'une durée de 3 mois chacune (soit 4 sessions par an). Les individus ont par ailleurs été regroupés en deux groupes d'âge au moment de leur marquage : ceux qui étaient dans leur première année civile, c'est-à-dire nés après le premier janvier de l'année en cours (notés 1A) et ceux qui étaient au moins dans leur deuxième année civile (2A). Dans un premier temps, seules les observations réalisées au Jardin des Plantes ont été prises en compte (n=437 individus). Cela a permis de sélectionner les modèles à tester en priorité dans une seconde approche, plus complexe, utilisant les données des jardins des Plantes et des Tuileries, afin d'estimer la capacité de mouvement des corneilles entre ces deux zones (n=522 individus). Pour l'approche « à deux sites », le principe de construction des historiques de capture individuelles de CMR est le même, mais la matrice n'est plus binaire : elle comporte des « 0 », des « 1 » et des « 2 », selon le codage suivant : « 0 »=non recapturé, « 1 »=marquée ou recapturé au Jardin des Plantes ; « 2 »= marquée ou recapturé au Jardin des Tuileries.

Les modèles de CMR reposent sur un certain nombre d'hypothèses, notamment liées à l'homogénéité des probabilités de survie et de recapture (voir détails plus bas) entre et au sein des historiques de capture CMR. Ces hypothèses ont été vérifiées à l'aide d'un test de *Goodness Of Fit (GOF)* effectué sur un modèle de Cormack Jolly Seber (CJS) pour le modèle à un site et sur un modèle de Jolly Move pour le modèle à deux sites (Pradel *et al.*, 2003) en utilisant le logiciel U-Care version 2.3.4 (Choquet *et al.*, 2009).

Les modèles de CMR ont ensuite été réalisés à l'aide du logiciel MARK version 9.0 (White et Burnham, 1999), puis sélectionnés par la méthode des QAICc (critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons et la surdispersion). Le QAICc est calculé comme le rapport entre l'AICc (critère d'Information d'Akaike corrigé) et le facteur d'inflation de la variance (\hat{c}) $QAICc = \frac{AICc}{\hat{c}}$ avec $\hat{c} = \frac{\chi^2}{df}$ (df étant le nombre de degrés de liberté et χ^2 la valeur de la statistique du test du chi-deux).

Ces modèles ont servi à estimer la probabilité de survie, c'est-à-dire la probabilité qu'un individu vivant, présent et marqué à la session t, soit toujours vivant à la session t+1 (notée Φ dans l'approche « site unique », et S dans l'approche à deux sites), de recapture (p) et de transition entre les jardins des Plantes et des Tuileries (Ψ) dans l'approche à « deux sites ». Il est à noter que la probabilité de survie désigne une survie apparente dans le lieu d'étude, car il n'est pas possible de dissocier la mortalité de l'émigration définitive hors de la zone d'étude (ou des zones d'étude), ou de la perte de marquage.

Pour construire les modèles, le principe est d'autoriser les paramètres Φ , S, p et Ψ à varier en fonction de différents facteurs : le temps (t), la période de l'année (saison), l'âge (âge), ou aucun de ces facteurs (.). En outre, il est possible d'inclure plusieurs facteurs pour un même paramètre (ces facteurs exercent des effets additifs sur le paramètre lorsque l'on utilise le symbole « + », ou des effets non additifs si l'on utilise le symbole « * »). Le choix d'inclure ou non ces facteurs est basé sur notre connaissance du modèle d'étude. Par exemple, la probabilité de recapture (donc d'observation ici) a toujours été exprimée en fonction du temps, car elle dépend beaucoup des observateurs. Or, la

probabilité pour qu'une personne effectue des relevés varie au cours du temps, en fonction de la météorologie, de la période de l'année. Le critère p ne variait jamais en fonction de l'âge car tous les modèles ne pouvaient pas être testés et ceux-ci n'étaient pas prioritaires. Dans les modèles à deux sites, il a également été supposé que la probabilité de recapture dépendait du lieu, puisque les observateurs et conditions d'observation diffèrent potentiellement d'un parc à l'autre. Il a par ailleurs été supposé, en première approche, que la probabilité de survie variait selon l'âge (exprimé en nombre de sessions depuis le marquage pour les individus marqués 1A), mais pas en fonction du temps, les corneilles urbaines disposant de ressources alimentaires toute l'année. Pour l'approche multi-sites, il a été considéré en premier lieu que la probabilité de transition du Jardin des plantes aux Tuileries et inversement dépendait du site et de l'âge des individus, celui-ci influençant les capacités de déplacements (Miller *et al.*, 2015). Les modèles initiaux étaient donc $[\Phi(\text{âge}).p(t)]$ pour l'approche à un site, et $[S(\text{âge}).p(t*\text{site}).\Psi(\text{âge*site})]$ pour l'approche à deux sites. Ces modèles initiaux ont ensuite été simplifiés pour être en mesure de comparer un ensemble de modèles basés sur différentes hypothèses. De plus, l'effet de la saison, qui inclut un aspect cyclique dans le temps, a été testé. Pour l'âge, les 1A ayant été capturés depuis moins de deux sessions (groupe « jeunes », dont le temps depuis le marquage reflète l'âge biologique) ont été séparés des 1A ayant été capturés depuis plus de 2 sessions ainsi que des 2A (groupe « âgés », dont le temps depuis le marquage ne reflète pas l'âge biologique). Cette structuration permet de tenir compte de l'âge approximatif de l'individu, et non plus seulement de son âge au marquage.

2.2.3. Résultats des modèles de CMR

2.2.3.1. Etude du Jardin des plantes (approche site-unique)

Pour les observations du Jardin des Plantes, le GOF a révélé un manque d'homogénéité modéré dans les données à cause de la « trap-dépendance », c'est-à-dire la non-indépendance entre la capture à une session et la probabilité de capture à la session suivante (Pradel et Sanz-Aguilar, 2012) ainsi que la « transience » (liée au fait que certains individus sont juste de passage, ce qui entraîne un excès d'oiseaux vus juste une fois lors de leur première capture et plus jamais par la suite). Contrairement à la « trap-dépendance », la « transience » peut facilement être prise en compte et corrigée dans les modèles en considérant un effet de l'âge sur la survie, car ce sont surtout des jeunes oiseaux de l'année qui sont de passage sur le site, en fin d'été, et qui continuent ensuite leur dispersion. Au final, pour tenir compte de ces facteurs potentiels de sur-dispersion dans la sélection de modèles, deux hypothèses ont été prises en compte : dans un premier temps la sélection de modèles a été réalisée en intégrant un facteur d'inflation de la variance correspondant à la sur-dispersion globale du jeu de données (intégrant « transience » et « trap-dépendance », $\hat{c}=2,82$). Dans un second temps, un facteur d'inflation intégrant uniquement la sur-dispersion liée à la « trap-dépendance » ($\hat{c}=1,86$) a été recalculé grâce aux tests statistiques réalisés par Ucare. Ces deux bornes ($\hat{c}=2,82$ et $\hat{c}=1,86$) ont été utilisées dans les modèles pour corriger l'AIC et apprécier l'impact de la sur-dispersion des données sur les conclusions. Ici, la « trap-dépendance » serait due à de l'hétérogénéité spatiale au sein du

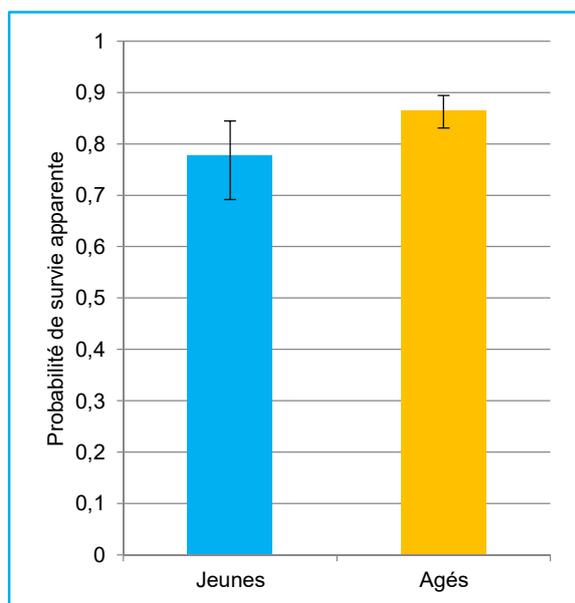
Jardin des Plantes. En effet, certaines zones sont plus susceptibles d'attirer les promeneurs, potentiels observateurs, et les corneilles s'y trouvant régulièrement auraient une plus grande probabilité d'être observées (Pradel et Sanz-Aguilar, 2012). Seuls six modèles sont présentés dans le tableau 1, les autres étant décrits en Annexe. Les figures 17 et 18 rassemblent quelques valeurs de probabilités de survie et de recaptures, estimées à l'aide de ces modèles.

Tableau 1 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes de juillet 2005 à décembre 2019.

Modèle	$\hat{c} = 2,82$						$\hat{c} = 1,86$				
	np	Index	QAICc	Δ QAICc	dev	w	Index	QAICc	Δ QAICc	dev	w
$[\Phi(\text{âge}2.15).p(t)]$	19	1	860,8	0	368,1	0,322	20	1285,1	0	558,1	0,400
$[\Phi(.).p(t)]$	18	3	861,6	0,8	371,0	0,212	23	1287,4	2,3	562,5	0,124
$[\Phi(\text{saison}).p(t)]$	21	6	867,1	6,3	370,3	0,013	25	1292,6	7,5	561,4	0,010
$[\Phi(\text{saison}*\text{âge}2.15).p(t)]$	25	7	870,3	9,5	365,1	0,003	26	1293,0	7,9	553,5	0,008
$[\Phi(t).p(\text{saison})]$	21	9	870,4	9,6	373,5	0,003	29	1297,5	12,4	566,3	0,001
$[\Phi(t).p(t)]$	33	13	880,9	20,1	358,8	0,000	30	1300,4	15,3	544,0	0,000

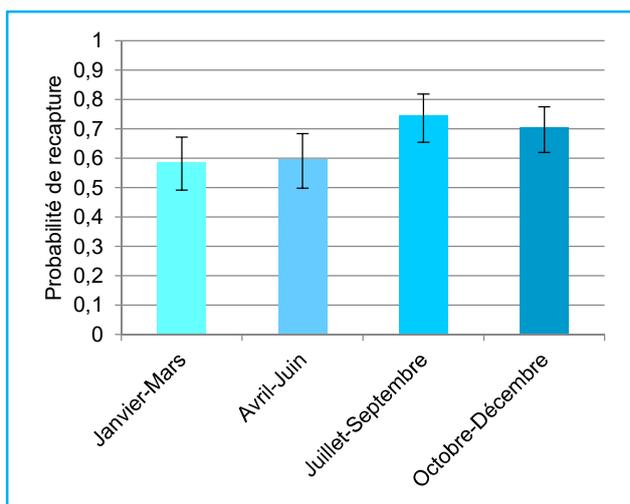
La sélection de modèle est basée sur le Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons et la surdispersion (QAICc). Δ QAICc est la différence de QAICc entre chaque modèle et le meilleur modèle. Le poids du QAICc (w) reflète le niveau de preuves en faveur du modèle. np est le nombre de paramètres du modèle, index désigne le numéro du modèle, et dev la déviance. t est le temps et . désigne un estimateur constant. La limite entre les deux groupes d'âge est deux sessions après le bagage (noté âge2.15). Φ est l'estimateur de la survie apparente et p celui de la recapture. Les observations ont été réalisées sur n=437 individus.

Figure 17 : Estimation de la probabilité de survie apparente sur un intervalle de 3 mois chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes.



Les probabilités de survie ont été estimées à l'aide du modèle d'index 1 (tableau 1). La limite entre les deux groupes d'âge est deux sessions après le marquage. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95 %.

Figure 18 : Estimation de la probabilité de recapture chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes en fonction des saisons.



Les probabilités de recapture ont été estimées à l'aide du modèle d'index 9 (tableau 1). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95 %.

Tableau 2 : Estimation de probabilités de survie et de recapture de corneilles observées au Jardin des Plantes de juillet 2005 à décembre 2019.

Index du modèle	Paramètre estimé	Estimate	IC ₉₅
1	Probabilité de survie apparente sur 3 mois individus jeunes	0,78	[0,69 ; 0,84]
	Probabilité de survie apparente sur 3 mois individus âgés	0,87	[0,83 ; 0,89]
3	Probabilité de survie apparente sur 3 mois	0,85	[0,82 ; 0,87]
9	Probabilité de recapture de janvier à mars	0,58	[0,49 ; 0,67]
	Probabilité de recapture d'avril à juin	0,59	[0,50 ; 0,68]
	Probabilité de recapture de juillet à septembre	0,74	[0,65 ; 0,82]
	Probabilité de recapture d'octobre à décembre	0,70	[0,62 ; 0,77]

La colonne « Index du modèle » désigne le modèle utilisé pour les estimations. IC₉₅ est l'intervalle de confiance à 95 %.

Les modèles sont classés dans le même ordre avec les deux valeurs de \hat{c} , ce qui confirme que les conclusions ne sont pas fortement affectées par la sur-dispersion des données.

La probabilité de survie ne semble pas dépendre de l'âge, d'après la comparaison des modèles 1 et 3 et des modèles 20 et 23 (tableau 1) puisque les modèles où la probabilité de survie dépend de l'âge (modèles 1 et 20) ne sont pas significativement meilleurs que les modèles avec une probabilité de survie constante (modèles 3 et 23), le $\Delta QAIc_c$ étant inférieur ou voisin de 2 (Dans les figures, ces probabilités seront malgré tout présentées en fonction de l'âge pour permettre d'apprécier l'amplitude et la direction des faibles différences, même si pour celles-ci la comparaison de modèles ne révèle pas de différences significatives). De même, la probabilité de survie ne paraît varier ni en fonction de la saison (comparaison des modèles 6 et 7 avec 3 ; 25 et 26 avec 23, tableau 1) ni en fonction du temps (comparaison des modèles 3 avec 13 et 23 avec 30, tableau 1).

D'après le modèle 1 (tableau 1), les jeunes ont une survie apparente sur 3 mois inférieure aux individus plus âgés ($estimate=0,78$ [0,69 ; 0,84], pour les jeunes et 0,87 [0,83 ; 0,89] pour les âgés,

figure 17, tableau 2). De plus, la probabilité de recapture varie de 0,33 à 0,89, et est nettement inférieure durant la session 17 (juillet à septembre 2019) qu'au cours des autres sessions ($estimate=0,33$ [0,23 ; 0,45]). Le modèle 3 (tableau 1) donne une estimation de la survie apparente sur 3 mois de 0,85 [0,82 ; 0,87], soit une survie annuelle apparente d'environ 0,52. D'après le modèle 3, la survie apparente varie très peu au cours des saisons. Le modèle 9 montre que la probabilité de recapture est plus élevée de juillet à décembre ($estimate=0,74$ [0,65 ; 0,82] de juillet à septembre et 0,70 [0,62 ; 0,77] d'octobre à décembre, figure 18, tableau 2) que de janvier à juin ($estimate=0,58$ [0,49 ; 0,67] de janvier à mars et 0,59 [0,50 ; 0,68] d'avril à juin, figure 18, tableau 2).

Cette première approche mono-site a permis de sélectionner les modèles à tester en priorité dans une seconde analyse « à deux sites ».

2.2.3.2. Etude « à deux sites » (Jardin des Plantes et Jardin des Tuileries)

Comme pour le modèle à mono-site, les tests GOF du modèle à deux sites ont révélé une surdispersion par rapport à des données respectant les hypothèses d'homogénéité des probabilités de recapture et de survie. Nous suspectons que les mouvements des oiseaux puissent être responsables de cet écart à l'attendu, en particulier si les oiseaux bougent au cours de leur vie entre l'un des deux sites d'étude et un autre site non suivi : ce type de comportement peut générer des « trous » de plusieurs pas de temps dans certains historiques de capture, qui ne peuvent pas être expliqués statistiquement par les modèles (binomiaux) sous-jacents. Les historiques de capture CMR des oiseaux ont donc été inspectés visuellement, ce qui a révélé un certain nombre d'historiques de capture présentant ce patron. Après avoir été marqués ou vus, ces oiseaux n'étaient plus capturés pendant plusieurs sessions d'affilée, puis de nouveau observés. Tous les individus non observés pendant au moins quatre sessions avant d'être capturés de nouveau ont donc été retirés du jeu de données. L'analyse a ensuite été menée sur le jeu de données complet et sur ce jeu de données « réduit » afin de voir si la « trap-dépendance » était due à ces quelques individus (17 individus sur 522), et pour comprendre si les conclusions formulées avec le jeu de données complet étaient robustes par rapport au retrait de ces historiques de capture.

Le GOF a révélé que la « trap-dépendance » était moins forte dans le jeu de données « réduit » à 505 individus (soit 97 % du total), confirmant que les corneilles aux historiques de captures présentant des trous de plusieurs sessions consécutives étaient responsables d'une partie de la « trap-dépendance ». Un facteur d'inflation de la variance $\hat{c}=1,67$ a donc été utilisé pour le jeu de données complet et $\hat{c}=1,27$ pour le jeu de données « réduit », conformément aux résultats de GOF obtenus grâce à Ucare pour chacun de ces jeux de données. Le tableau 3 présente les modèles les plus intéressants et les figures 19 et 20 des estimations des probabilités de survie et de recaptures calculées par ces modèles.

Tableau 3 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente, de transition et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes et aux Tuileries de juillet 2005 à décembre 2019.

(a)	Index	Modèle	QAICc	Δ QAICc	np	Deviance	w
	39	[S(âge2.15*site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2408,5	0	25	1280,5	0,217
	42	[S(site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2410,4	1,9	23	1286,5	0,085
	46	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2413,1	4,6	22	1291,3	0,022
	54	[S(âge2.15*site).p(t*site). Ψ (âge2.15*site)]	2423,6	15,1	42	1260,1	0,000
	60	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15)]	2428,8	20,3	20	1311,0	0,000
	61	[S(âge2.15*site).p(t). Ψ (.)]	2429,4	20,9	22	1307,5	0,000
	62	[S(âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15)]	2429,8	21,3	21	1310,0	0,000
	63	[S(.).p(t). Ψ (site)]	2432,5	24,8	20	1314,6	0
	64	[S(.).p(t). Ψ (.)]	2435,3	26,8	19	1319,6	0
	65	[S(saison).p(t). Ψ (saison)]	2436,7	28,2	25	1308,6	0
	68	[S(âge2.15).p(t). Ψ (.)]	2437,3	28,8	20	1319,6	0
	72	[S(.).p(saison). Ψ (âge2.15*site)]	2452,1	43,6	9	1356,8	0
	78	[S(.).p(saison). Ψ (.)]	2474,4	65,9	6	1385,2	0
(b)	Index	Modèle	QAICc	Δ QAICc	np	Deviance	w
	82	[S(âge2.15*site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2791,3	0	25	1414,0	0,286
	85	[S(site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2795,8	4,5	23	1422,6	0,030
	90	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2799,6	8,3	22	1428,5	0,004
	93	[S(âge2.15*site).p(t*site). Ψ (âge2.15*site)]	2803,7	12,4	42	1390,9	0,001
	97	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15)]	2819,3	28	20	1452,3	0
	98	[S(âge2.15*site).p(t). Ψ (.)]	2819,5	28,2	22	1448,4	0
	99	[S(âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15)]	2820,8	29,5	21	1451,8	0
	102	[S(âge2.15).p(t). Ψ (.)]	2826,1	34,8	20	1459,2	0
	103	[S(saison).p(t). Ψ (saison)]	2826,7	35,4	25	1449,4	0
	104	[S(.).p(t). Ψ (site)]	2826,9	36,9	20	1459,9	0
	106	[S(.).p(t). Ψ (.)]	2829,4	38,1	19	1464,5	0
	114	[S(.).p(saison). Ψ (âge2.15*site)]	2864,0	72,7	9	1519,5	0
	117	[S(.).p(saison). Ψ (.)]	2894,0	102,7	6	1555,5	0

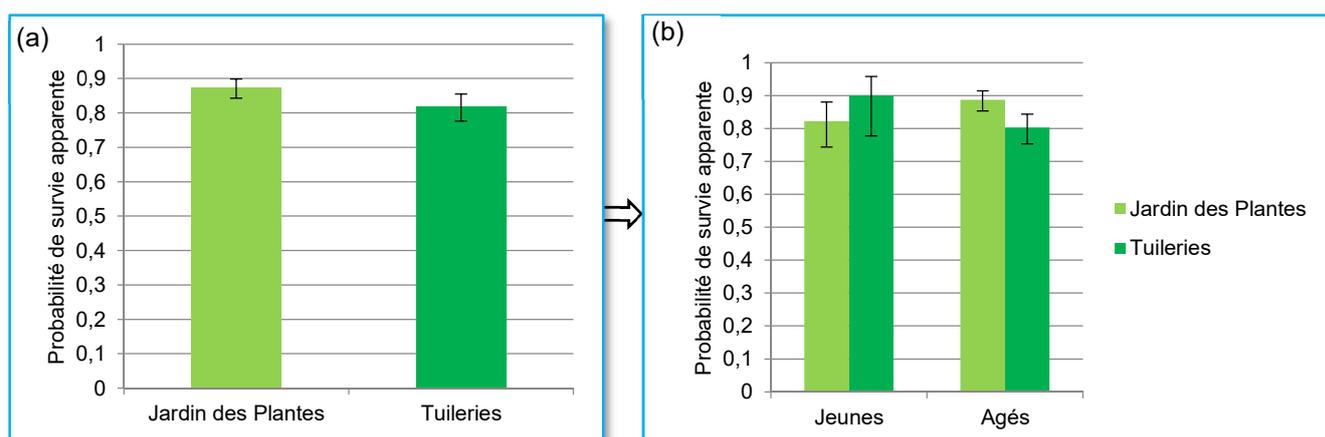
La sélection de modèle est basée sur le Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons et la surdispersion (QAICc). Δ QAICc est la différence de QAICc entre chaque modèle et le meilleur modèle. Le poids du QAICc (w) reflète le niveau de preuves en faveur du modèle. np est le nombre de paramètres du modèle, index désigne le numéro du modèle. « t » est le temps et « . » désigne un estimateur constant. La limite d'âge entre les deux groupes est de deux sessions après le marquage (noté âge 2.15). « S » est l'estimateur de la survie apparente, « p » celui de la recapture et « Ψ » celui de la transition entre les deux sites. (a) jeu de données complet n=522 individus ; (b) jeu de données dont les corneilles avec des historiques de captures présentant des absences de plusieurs sessions consécutives ont été retirées n=505 individus.

Tableau 4 : Estimation de probabilités de survie, de transition et de recapture de corneilles observées au Jardin des Plantes et aux Tuileries de juillet 2005 à décembre 2019.

Index du modèle	Paramètre estimé	Estimate	IC ₉₅
39	Probabilité de survie apparente sur 3 mois individus jeunes au Jardin des Plantes	0,82	[0,74 ; 0,88]
	Probabilité de survie apparente sur 3 mois individus âgés au Jardin des Plantes	0,89	[0,85 ; 0,91]
	Probabilité de survie apparente sur 3 mois individus jeunes aux Tuileries	0,90	[0,78 ; 0,96]
	Probabilité de survie apparente sur 3 mois individus âgés aux Tuileries	0,80	[0,75 ; 0,84]
	Probabilité de transition du Jardin des Plantes vers les Tuileries individus jeunes	0,21	[0,15 ; 0,30]
	Probabilité de transition du Jardin des Plantes vers les Tuileries individus âgés	0,06	[0,04 ; 0,08]
	Probabilité de transition des Tuileries vers le Jardin des Plantes individus jeunes	0,09	[0,04 ; 0,20]
	Probabilité de transition des Tuileries vers le Jardin des Plantes individus âgés	0,14	[0,11 ; 0,20]
42	Survie apparente sur 3 mois au Jardin des Plantes	0,87	[0,84 ; 0,90]
	Survie apparente sur 3 mois aux Tuileries	0,82	[0,78 ; 0,86]
46	Survie apparente sur 3 mois	0,85	[0,83 ; 0,87]

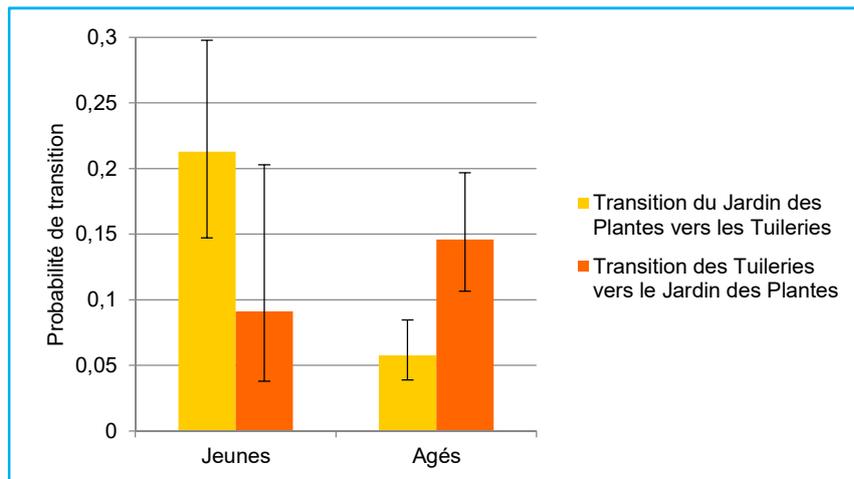
La colonne « Index du modèle » désigne le modèle utilisé pour les estimations. IC₉₅ est l'intervalle de confiance à 95 %.

Figure 19 : Estimation des probabilités de survie apparente sur une durée de trois mois chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes et aux Tuileries.



(a) probabilité de survie en fonction du site (b) probabilité de survie en fonction du site et de l'âge. Les probabilités ont été estimées à partir du modèle d'index 39 (tableau 3). n=522 individus. La limite entre les deux groupes d'âge est deux sessions après le marquage. Les barres d'erreur représentent l'écart-type.

Figure 20 : Estimation des probabilités de transition entre deux sites d'étude sur une durée de trois mois chez les corneilles noires observées de juillet 2005 à décembre 2019 au Jardin des Plantes et aux Tuileries.



Les probabilités ont été estimées à partir du modèle d'index 39 (tableau 3) n=522 individus. La limite entre les deux groupes d'âge est deux sessions après le marquage. Les barres d'erreur représentent l'écart-type.

La comparaison des QAICc des modèles avec les deux jeux de données conduit à la même conclusion générale. Premièrement, la probabilité de recapture ne dépend pas de la saison (comparaison du modèle 46 avec 72, 64 avec 78 ; comparaison du modèle 90 avec 114 et 106 avec 117, tableau 3) ni du site (comparaison du modèle 39 avec 54 ; comparaison du modèle 82 avec 93, tableau 3). Deuxièmement, la probabilité de survie dépend de l'âge et du site (comparaison du modèle 61 avec 64, 39 avec 42 ; comparaison du modèle 98 avec 106, 82 avec 85, tableau 3). Il semble également y avoir un effet « site seul » (comparaison du modèle 42 avec 46 ; comparaison du modèle 85 avec 90, tableau 3) mais pas d'effet « âge seul » (comparaison du modèle 68 avec 64, 60 avec 62 ; comparaison du modèle 102 avec 106 et 97 avec 99, tableau 3). La probabilité de survie ne paraît pas non plus dépendre de la saison (comparaison du modèle 64 avec 65 et 103 avec 106, tableau 3). Troisièmement, la probabilité de transition entre les sites dépendrait de l'âge et du sens de déplacement (comparaison du modèle 39 avec 61 et 64 et du modèle 72 avec 78 ; comparaison du modèle 82 avec 98 et 106, et de 114 avec 117, tableau 3) ainsi que de l'âge seul (comparaison du modèle 60 avec 64 ; comparaison du modèle 99 avec 106, tableau 3). Par contre, la probabilité de transition ne semble pas dépendre de la saison (comparaison du modèle 64 avec 65 ; comparaison du modèle 103 avec 106, tableau 3), ni du site seul (comparaison du modèle 63 avec 64 ; comparaison du modèle 104 avec 106).

En termes d'estimation des paramètres, les résultats des deux jeux de données sont identiques, c'est pourquoi seuls ceux du jeu de données complet sont indiqués. Au Jardin des Plantes, la survie apparente des jeunes est inférieure à celle des individus âgés (*estimate* = 0,82 [0,74 ; 0,88] pour les jeunes et 0,89 [0,85 ; 0,91] pour les sujets âgés modèle 39 ; tableau 1 ; figure 19, tableau 4), tandis que le contraire est observé aux Tuileries (*estimate* = 0,90 [0,78 ; 0,96] pour les jeunes et 0,80 [0,75 ; 0,84] pour les sujets âgés modèle 39 ; tableau 1 ; figure 20, tableau 4). La probabilité de transition du Jardin des Plantes vers les Tuileries est significativement plus élevée pour les jeunes que pour les sujets âgés (*estimate* = 0,21 [0,15 ; 0,30] pour les jeunes et 0,06 [0,04 ; 0,08] pour les sujets âgés modèle 39 ; figure 19, tableau 4), tandis que c'est l'inverse pour la transition des

Tuileries vers le Jardin des Plantes (*estimate* = 0,09 [0,04 ; 0,20] pour les jeunes et 0,14 [0,11 ; 0,20] pour les sujets âgés modèle 39 ; tableau 1 ; figure 20, tableau 4). La probabilité de recapture est plus faible de juillet à septembre 2019 (*estimate* = 0,39 [0,29 ; 0,50] modèle 39 ; tableau 1) qu'au cours des autres sessions, pour lesquelles elle varie de 0,62 à 1 (modèle 39, tableau 1). La survie est supérieure dans le Jardin des Plantes par rapport aux Tuileries (*estimate* = 0,87 [0,84 ; 0,90] au Jardin des Plantes et 0,82 [0,78 ; 0,86] aux Tuileries, modèle 42 ; tableau 1 ; figure 20, tableau 4). La survie apparente sur 3 mois est de 0,85 [0,83 ; 0,87] (modèle 46, tableau 1, tableau 4), d'où une survie apparente annuelle d'environ 52 %.

2.2.4. Discussion

Le jeu de données présentait une forte « trap-dépendance », c'est-à-dire que les événements de capture successifs n'étaient pas indépendants : la probabilité qu'un individu soit capturé au temps t variait selon qu'il avait été capturé ou pas au temps $t-1$ (Pradel et Sanz-Aguilar, 2012). Il s'agit ici de « trap-dépendance » au sens large (c'est-à-dire pas forcément liée au comportement des oiseaux eux-mêmes), puisque les individus ne sont pas capturés physiquement. Elle est peut-être accentuée par les intersessions de durée nulle et sûrement due à une hétérogénéité spatiale de la distribution des corneilles. Ainsi une corneille qui fréquente durablement un endroit particulièrement accessible du Jardin des Plantes aura de fortes chances d'y être observée plusieurs fois de suite.

Au Jardin des Plantes, les individus âgés semblent avoir une survie plus élevée et moins se déplacer hors du site d'étude que les individus plus jeunes (puisque la survie apparente ne distingue pas les individus ayant quitté le site d'étude de ceux qui sont réellement morts) (figure 17). D'après l'approche multi-sites, les juvéniles se déplacent d'avantage du Jardin des plantes vers les Tuileries que les sujets plus âgés, alors que l'inverse est observé pour la transition des Tuileries vers le Jardin des Plantes (figure 20). Ces résultats semblent donc mettre en évidence une asymétrie entre les deux sites, avec un flux de corneilles jeunes vers les Tuileries et de corneilles âgées vers le Jardin des Plantes. Une asymétrie apparaît également en termes de survie, puisqu'aux Tuileries, la survie apparente des individus jeunes est supérieure à celle des individus âgés, tandis que l'inverse est observé au Jardin des Plantes (figure 19). Ces variations de survie apparente entre les deux sites, qui vont dans le même sens que les différences de probabilité de transition, reflètent donc peut-être davantage les mouvements des corneilles que leur survie réelle.

La probabilité de recapture de notre étude est assez bonne et supérieure à 20 % à chaque session ce qui justifie l'utilisation de modèles de CMR en dépit du non-respect de l'hypothèse de durée (O'Brien *et al.*, 2005).

La survie annuelle estimée par ces modèles est d'environ 52 %, ce qui est comparable à celle observée (45 %) pour les corneilles d'Amérique (Withey et Marzluff, 2005). Mais notre étude ne permet d'avoir accès qu'à la survie apparente : la mortalité y est confondue avec l'émigration définitive des individus vers des sites non étudiés.

Il faudrait donc étendre cette étude à plus de deux sites, et s'intéresser à des zones plus éloignées. Ceci permettrait en outre de mieux comprendre les mouvements des corneilles, et de savoir si des individus ruraux peuvent contribuer au renouvellement des populations urbaines, comme cela a été montré pour des corneilles d'Amérique (Withey et Marzluff, 2005). De plus, l'augmentation du nombre de sites et le fait de tendre vers une zone d'étude globale dont l'échelle se rapproche de celle des déplacements individuels permettrait par ailleurs aux modèles de mieux départager survie d'une part et mouvement d'autre part (ce qui n'est pas permis par notre étude), et donc de mieux estimer ces deux paramètres. Ce type de biais est corroboré par les estimateurs de survie du Jardin des Plantes, plus grands dans le modèle à deux sites que dans le modèle à un site, comme attendu (le modèle à deux sites intégrant une partie de l'émigration définitive).

Ces connaissances pourraient orienter les mesures à prendre afin de diminuer les dommages dus aux corneilles. Dans le cas de déplacements à grande échelle, la régulation locale des populations urbaines n'aurait de fait pas l'effet recherché, les individus éliminés étant remplacés par des corneilles rurales. Si la régulation réduit la survie réelle des individus, elle ne diminuerait pas la survie apparente à cause d'immigration de nouveaux individus, et ne modifierait donc pas les effectifs présents sur le site (Jiguet, 2020).

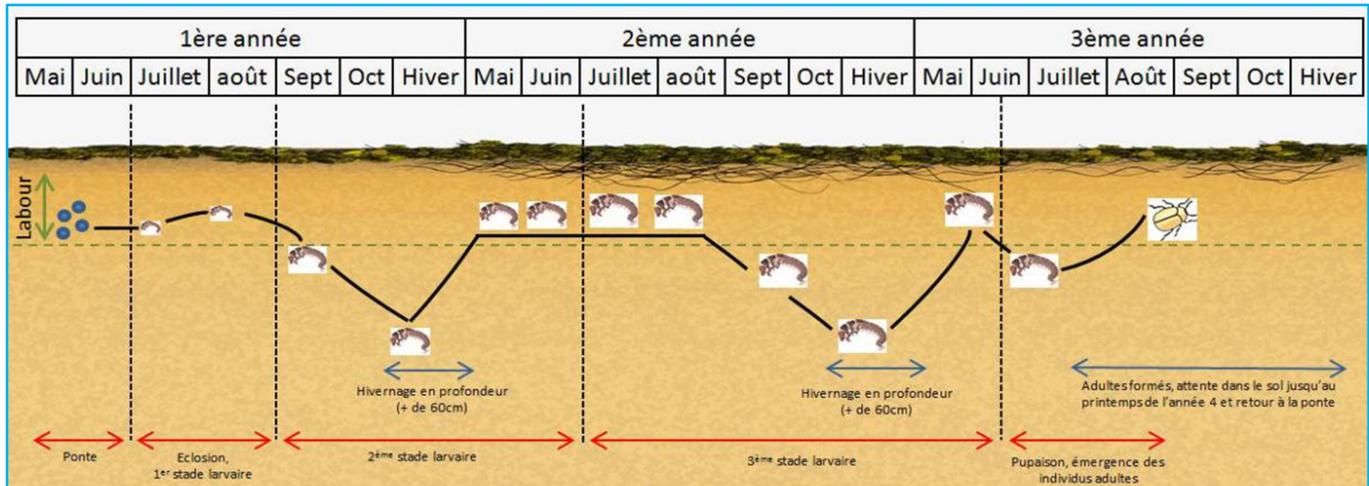
2.3. Etude d'une solution pour limiter les dégâts des corneilles sur les pelouses

2.3.1. Introduction

Cette partie a consisté à évaluer une méthode potentielle pour réduire les arrachages de pelouses par les corneilles durant le repos hivernal, en comparant les dégâts observés sur des platebandes ayant fait l'objet d'une expérimentation de tontes différenciées depuis l'automne. Les corvidés arrachent l'herbe pour accéder à des larves de coléoptères (notamment de hannetons *Amphimallon majalis*) dont elles se nourrissent (Tashiro *et al.*, 1969) (Lockie, 1956). Les larves d'*Amphimallon* se développent durant plusieurs années (3 à 4) dans le sol (« Processus écologiques - Cycle de vie du hanneton commun », s. d.) et sont localisées le plus souvent en profondeur au niveau des racines de graminées dont elles se nourrissent. Ces larves sont de grande taille, et quand elles sont présentes en forte densité dans le sol, constituent une ressource alimentaire abondante et prédictible, qui pousse les corneilles à arracher de manière systématique la pelouse pour les trouver. Au cours de ce cycle, les larves se déplacent verticalement, montant en surface des pelouses l'été, et s'enfonçant jusqu'à 60 cm l'hiver (figure 21). Cependant, en milieu urbain, il semble qu'elles demeurent plus superficielles, en raison d'une température du sol plus élevée. Il a en effet été montré que les larves de hannetons étaient capables de mouvements verticaux aléatoires, s'arrêtant dans les racines du gazon (Villani et Nyrop, 1991), et que ces déplacements pouvaient être influencés par des facteurs environnementaux, tels l'humidité, le gel ou la présence de nourriture (Shorey et Gyrisco, 1960). Par exemple, elles montent en surface lorsque le taux d'humidité augmente, et effectuent également des mouvements

horizontaux en réponse à un gradient de températures, préférant les zones à 20-25°C (Shorey et Gyrisco, 1960).

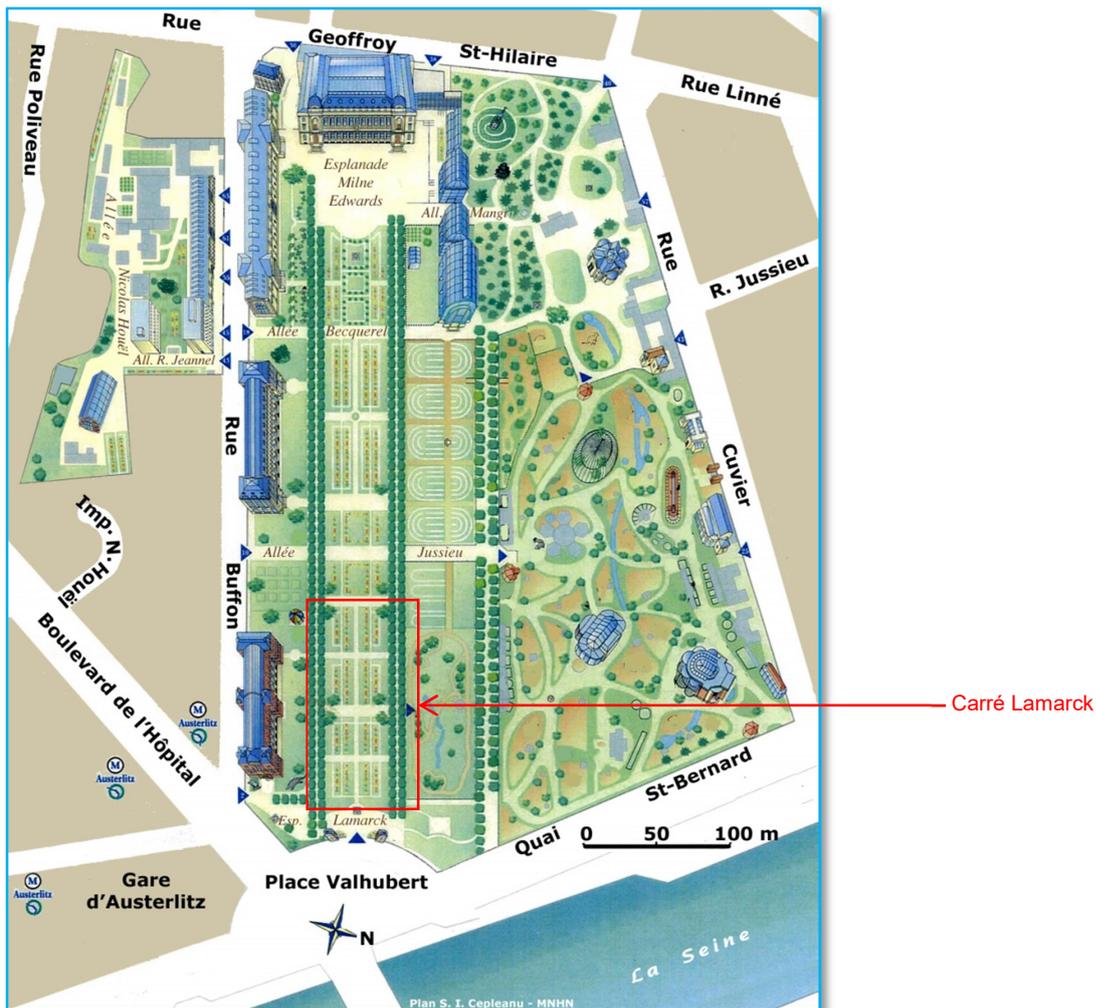
Figure 21 : Cycle de vie du hanneton commun (*Amphimallon majalis*)



Le hanneton effectue son cycle sur trois ans, les larves s'enfonçant profondément pendant l'hiver, et remontant sous le gazon au printemps. A la fin de l'été de la troisième année, les adultes nouvellement formés restent dans le sol jusqu'à l'été suivant avant de prendre leur envol. (« Processus écologiques - Cycle de vie du hanneton commun », s. d.)

Les corvidés ayant la capacité de creuser le sol pour en extraire des larves (Lockie, 1956), nous avons formulé l'hypothèse que la hauteur de l'herbe pourrait limiter l'arrachage des pelouses, une herbe plus haute réduisant les possibilités d'arrachage. Afin de tester cette hypothèse, une tonte différenciée a été réalisée sur les pelouses du carré Lamarck (figure 22). Un plan expérimental y avait ainsi été mis en place en septembre 2019 sur 12 pelouses, 6 d'entre elles ayant été tondues comme à l'habitude de septembre à décembre (pelouse rase), 6 autres n'ayant fait l'objet d'aucune tonte sur cette période. L'analyse comparative des données collectées sur les deux types de pelouses, permet de tester si un arrêt précoce des tontes permet de protéger les pelouses d'un arrachage intensif.

Figure 22 : Plan du Jardin des Plantes



2.3.2. Matériel et méthodes

2.3.2.1 Site d'étude

Le « carré Lamarck » (figure 22), situé au Jardin des Plantes (57 rue Cuvier, 75005, Paris) est composé de 12 pelouses rectangulaires, et a été divisé en deux blocs de 6 pelouses chacun (3 pelouses témoins et 3 non tondues). Les pelouses étant réparties de part et d'autre d'une allée, le côté servant de témoin et le côté expérimental ont été inversés entre les deux blocs, pour s'affranchir d'un effet de l'orientation. De plus, les parcelles ont été organisées en lignes de deux pelouses se faisant face (figure 23) afin de tenir compte de la distance à la rue et aux buissons environnants.

Avant mon arrivée, de septembre à février 2020, la moitié des pelouses n'a pas été tondu, et l'autre moitié a été tondu de manière habituelle (toutes les deux semaines environ) par les jardiniers du Jardin des Plantes. Chaque pelouse couvre une superficie qui varie entre 40 et 65 m², sans être toutes de surface équivalente. Il faudra donc tenir compte de ces différences (tableau 5) lors des analyses à suivre.

Figure 23 : Schéma du dispositif expérimental de tonte de pelouses du Carré Lamarck pour mesurer les dégâts causés aux pelouses par les corneilles noires.

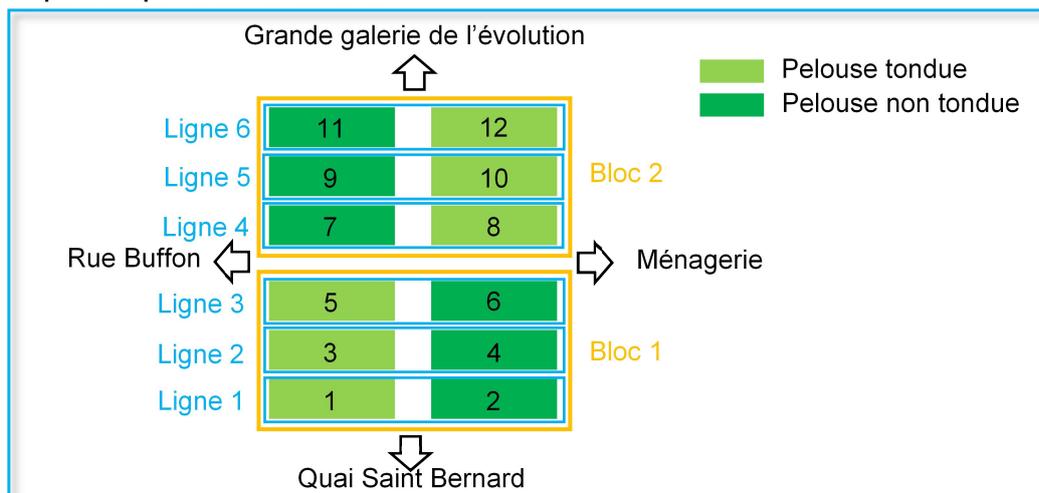


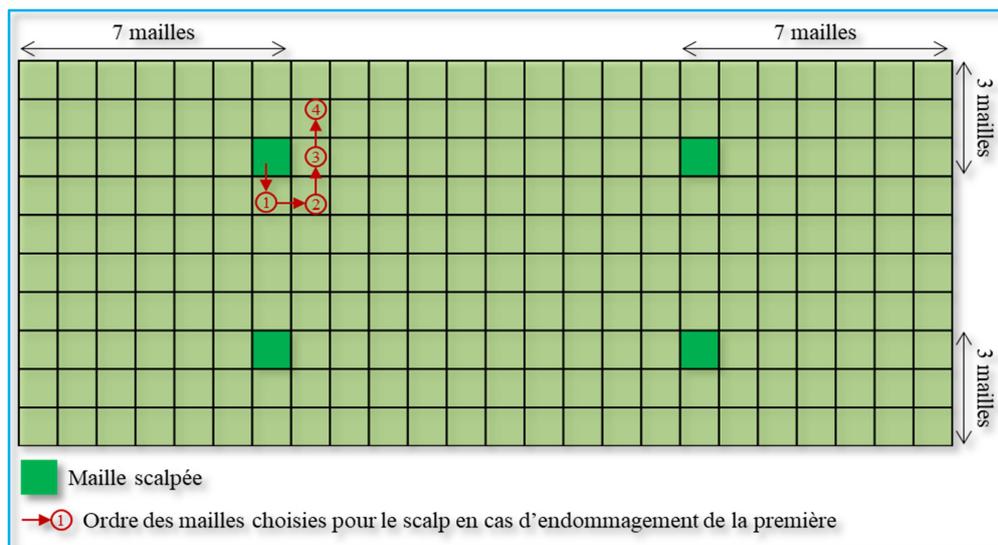
Tableau 5 : Superficie des pelouses étudiées

Pelouse	Tondues						Non Tondues					
	1	3	5	8	10	12	2	4	6	7	9	11
Superficie (m ²)	64,4	57,6	42	43,75	48	47,5	60	54	54	43,75	43,75	48,25

2.3.2.2 Mise en place du protocole et mesures

Mon travail, en février 2020, a consisté à mettre au point un protocole de relevé de données pour mesurer la fréquence et l'étendue des arrachages d'herbe par les corneilles, tout en effectuant des mesures d'abondance d'invertébrés dans le sol des pelouses. Chaque parcelle de pelouse a été divisée en mailles (ou carrés) de 50x50 cm, matérialisées sur le sol avec des piquets et de la cordelette. Dans chacune, le nombre de zones d'herbe arrachées a été compté et la surface couverte par les parties endommagées a été estimée (en cm²). De plus, le gazon a été scalpé (retrait de la surface de la terre) sur 4 mailles intactes dans chaque pelouse, pour dénombrer et identifier les larves et insectes qui se trouvaient dans le sol (sur une profondeur de 10 cm, en prenant soin de bien inspecter les racines des plantes). Avant le scalp, la hauteur d'herbe a été mesurée sur ces quatre mailles, en réalisant trois mesures pour chacune. Le choix des mailles à scalper a été effectué de la même manière pour chaque pelouse. Les mailles retenues étaient situées à 7 carrés du bord de la parcelle sur la longueur et 3 carrés sur la largeur, pour chacun des bords (figure 24). Si le carré était abîmé, il n'était pas scalpé. Le carré adjacent était alors sélectionné, en se déplaçant vers l'intérieur de la pelouse, d'abord sur la largeur, puis sur la longueur, puis en tournant autour de la maille initiale (figure 24), jusqu'à trouver une maille intacte.

Figure 24 : Schéma d'une pelouse quadrillée montrant les principes de sélection des mailles retenues pour le scalp.



2.3.2.3. Analyse des mesures

Les données collectées par mes soins ont été analysées à l'aide du logiciel R.

Il a d'abord été vérifié que l'absence de tonte entraînait une hauteur d'herbe plus importante avec un test de Wilcoxon apparié, entre les pelouses tondues et non tondues de chaque ligne. La hauteur d'herbe moyenne de chaque pelouse a été calculée comme la moyenne des 3 mesures de chacun des quatre scalps.

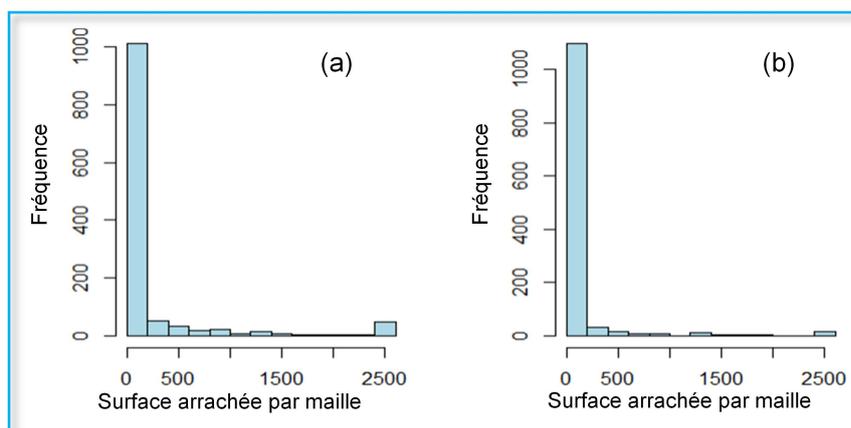
Ensuite, dans un premier temps, les surfaces arrachées dans chaque maille ont été sommées afin d'obtenir la surface totale arrachée par pelouse. Puis la proportion de la superficie arrachée par pelouse a été calculée grâce au quotient de la surface totale arrachée par pelouse divisée par la superficie totale de la parcelle (les deux valeurs étant en cm²) :

$$\text{proportion de surface arrachée sur la pelouse} = \frac{\text{Surface totale arrachée sur la pelouse}}{\text{Superficie totale de la pelouse}}$$

Un test non paramétrique de Wilcoxon apparié entre les pelouses tondues et non tondues de chaque ligne a été effectué pour étudier la relation entre proportion de surface arrachée et tonte.

Dans un second temps, la surface arrachée a été analysée à l'échelle de la maille, (pour augmenter le nombre d'échantillons) afin d'utiliser des tests paramétriques, ici des modèles généralisés mixtes linéaires (GLMM) ayant comme variable explicative le traitement de la pelouse (tondue ou non), et comme effets aléatoires la pelouse « emboîtée » dans la ligne. La surface arrachée a d'abord été analysée par maille. Celle-ci présentant une distribution discrète, avec une forte proportion de mailles ayant une surface arrachée égale à 0 (figure 25), un modèle de Poisson a été utilisé. Cependant, la sur-dispersion étant beaucoup trop élevée (483), un modèle quasi-Poisson a ensuite été réalisé. Dans ces deux premiers GLMM, la variable à expliquer était la superficie d'herbe arrachée dans chaque maille. Puis la probabilité qu'une maille soit endommagée a été analysée. A cette fin, un modèle binomial a été mis en œuvre, dans lequel la variable à expliquer était l'aspect de la maille : endommagée (1) ou non (0). La sur-dispersion était correcte (environ 1).

Figure 25 : Distribution des données de surface d'herbe arrachée par maille



(a) pelouses tondues (b) pelouses non tondues. Les pelouses ont été quadrillées en mailles de 50x50 cm et la surface d'herbe arrachée mesurée dans chacune. $n_1=1233$ mailles pour les pelouses non tondues ; $n_2=1230$ mailles pour les pelouses tondues.

En parallèle, la relation entre le nombre de larves de hannetons (*Amphimallon majalis*), de noctuelles (*Noctuidae*) et de taupins (*Agriotes spp.*) a été étudiée avec un test de Wilcoxon apparié, selon la même méthode que celle décrite plus haut.

2.3.3. Résultats

2.3.3.1. Premier bilan

Toutes les pelouses ont été endommagées (la parcelle 7 ne présentait qu'une seule zone arrachée). La proportion de surface arrachée variait de 0,05 % à 18,2 % (tableau 6).

Tableau 6 : Proportion de la surface d'herbe arrachée par pelouse

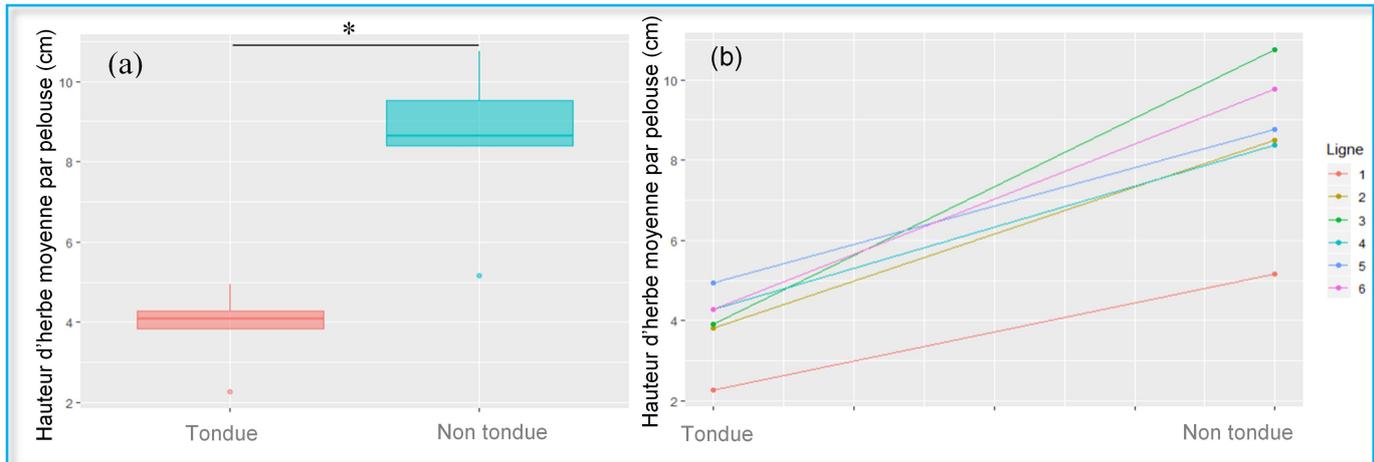
Pelouse	Tondues						Non Tondues					
	1	3	5	8	10	12	2	4	6	7	9	11
Proportion de la surface arrachée (%)	2,3	1,4	11,9	4,6	13,3	18,2	3,0	0,3	1,4	0,05	7,6	5,8

La proportion de la surface totale arrachée par pelouse a été calculée comme le rapport entre la surface totale arrachée par pelouse et la superficie totale de la parcelle. Pelouses 1 ; 3 ; 5 ; 8 ; 10 ; 12 : tondues ; pelouses 2 ; 4 ; 6 ; 7 ; 9 ; 11 : non tondues.

2.3.3.2. Relation entre la tonte et la hauteur d'herbe

Le test de Wilcoxon apparié a montré une relation significative entre le traitement (tonte ou absence de tonte) et la hauteur d'herbe moyenne de chaque pelouse ($W=0$; $p=0,03$, figure 26). L'absence de tonte a donc bien permis à l'herbe d'être plus haute ($3,9\pm 0,9$ cm pour les pelouses tondues *versus* $8,6\pm 1,9$ cm pour les pelouses non tondues).

Figure 26 : Relation entre la tonte et la hauteur d'herbe moyenne par pelouse

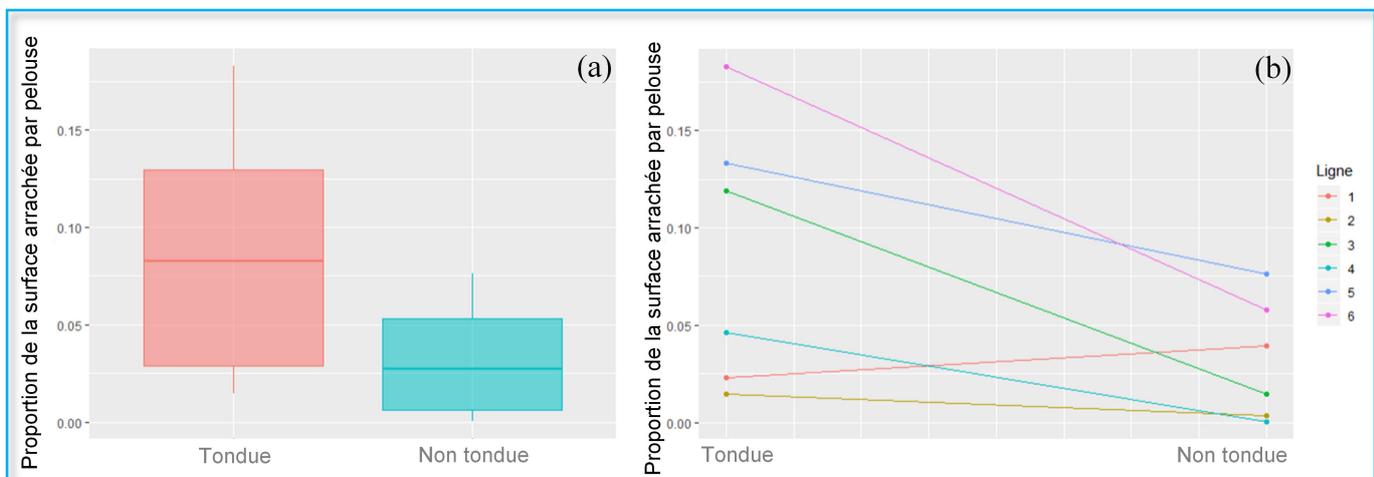


(a) Boîte à Moustache (b) représentation du test de Wilcoxon apparié. La hauteur d'herbe moyenne de chaque pelouse a été calculée comme la moyenne des 3 mesures de chacun des quatre scalps (n=12 pour chaque pelouse). Un test de Wilcoxon apparié a été effectué sur les 6 lignes comportant chacune une pelouse tonduée et non tonduée, pour évaluer si la tonte était significativement liée à la hauteur moyenne de l'herbe par pelouse (* $p=0,03$)

2.3.3.3. Relation entre la superficie arrachée par les corneilles par pelouse et la tonte

Le test de Wilcoxon apparié n'a révélé aucune relation significative entre la proportion de la surface totale arrachée sur chaque pelouse et la tonte ($p=0,09$; $W=19$). La figure 27 montre toutefois que la superficie endommagée est presque systématiquement plus faible pour une pelouse non tonduée que pour la parcelle tonduée correspondante (à l'exception des pelouses de la ligne 1). Cependant, le nombre d'échantillons est trop faible, limitant sans doute la puissance du test statistique pour obtenir un résultat significatif. C'est pourquoi les données ont ensuite été analysées par mailles, afin de pouvoir utiliser des tests paramétriques, plus puissants, avec un nombre d'échantillons plus grand.

Figure 27 : Relation entre la tonte des pelouses et la surface arrachée par les corneilles noires



(a) boîte à moustache (b) Représentation du test de Wilcoxon apparié. Un test de Wilcoxon apparié a été effectué sur les 6 lignes comportant chacune une pelouse tonduée et non tonduée, pour évaluer si la tonte était significativement liée à la proportion de la surface d'herbe arrachée par les corneilles ($p=0,09$; $V=19$).

2.3.3.4. Surface arrachée par maille

Les modèles de poisson et quasi-Poisson montrent une influence significative de la tonte sur la superficie arrachée par maille (tableau 7). Cet effet apparait plus important dans le modèle de Poisson ($p=0,0006$) que quasi-Poisson ($p=0,047$), mais ceci est certainement dû à la sur-dispersion trop élevée dans le premier modèle (483). L'*estimate* positif (1,5 dans le modèle de Poisson et 1,12 dans le modèle quasi-Poisson) montre que les pelouses tondues ont une surface arrachée plus importante. De même, le modèle binomial indique un impact significatif positif de la tonte sur la probabilité qu'un carré soit endommagé ($p=7.10^{-5}$).

Tableau 7 : Relation entre la superficie d'herbe arrachée par maille ou la probabilité qu'une maille soit endommagée et la tonte des pelouses.

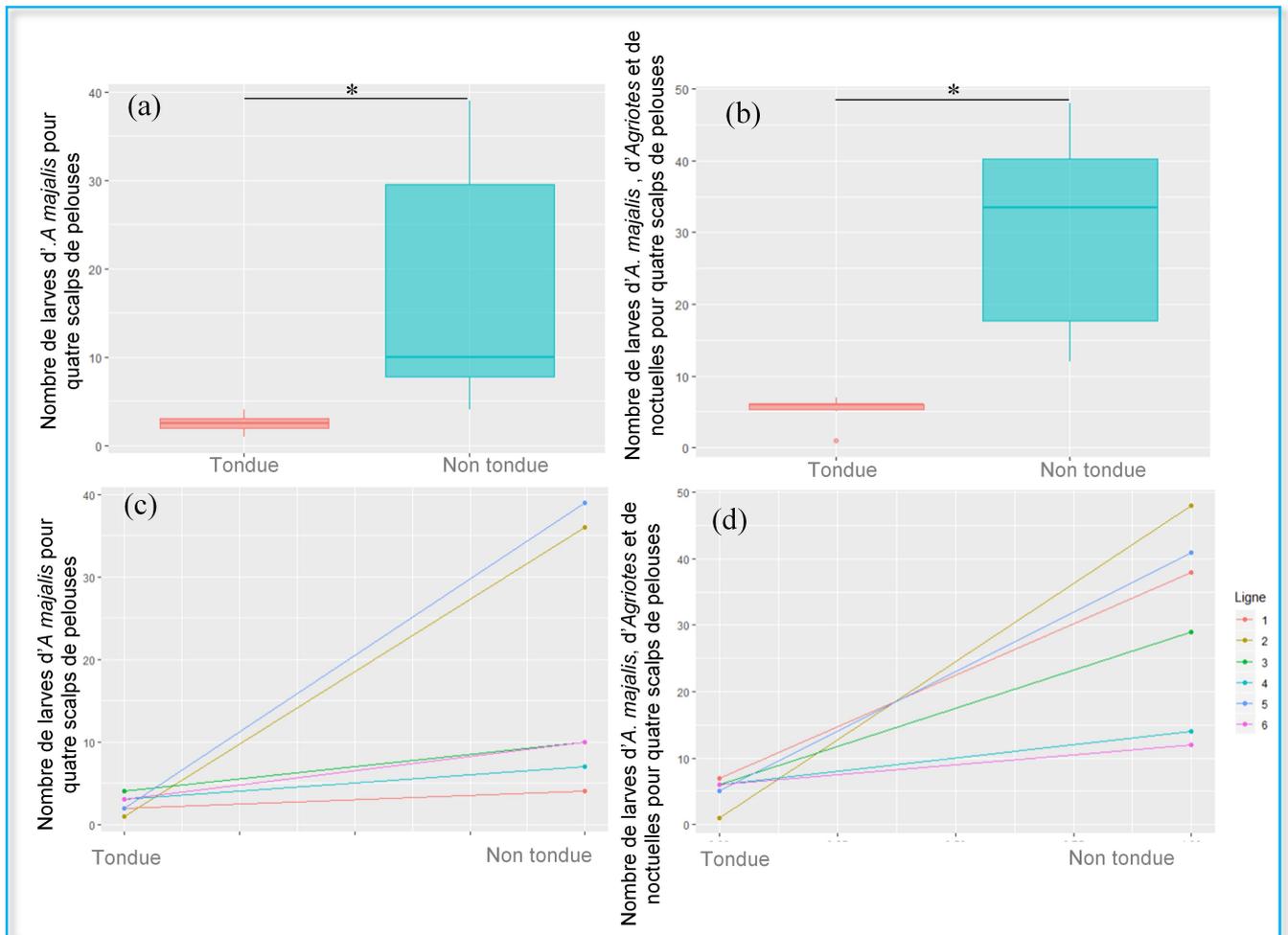
Modèle	Variable à expliquer	Variable explicative	p value	<i>Estimate</i>
Poisson	Surface d'herbe arrachée par maille	Tonte (référence :	6.10^{-4}	$1,53 \pm 0,44$
Quasi-Poisson		pelouse non	0,047	$1,12 \pm 0,43$
Binomial	Probabilité pour qu'une maille soit endommagée	tondue)	7.10^{-5}	$1,52 \pm 0,38$

Trois modèles généralisés mixtes linéaires ont été mis en œuvre. La superficie arrachée par maille a été analysée à l'aide d'un modèle de Poisson puis un modèle quasi-Poisson en raison de la sur dispersion trop élevée (483). La probabilité qu'une maille soit endommagée a été étudiée avec un modèle binomial (0 : carré intact ; 1 : carré endommagé), dans lequel la sur-dispersion était environ égale à 1. La variable explicative était la tonte et les effets aléatoires la pelouse « emboîtée » dans la ligne. $n_1=1233$ mailles pour les pelouses non tondues ; $n_2=1230$ mailles pour les pelouses tondues.

2.3.3.5. Relation entre tonte et nombre d'insectes par pelouse

Le test de Wilcoxon apparié sur le nombre de larves trouvées dans les pelouses révèle une quantité de larves plus importante dans les pelouses non tondues que tondues (larves de hannetons ou larves des trois espèces ; $v=0$, $p=0,032$ dans les deux cas, figure 28).

Figure 28 : Nombre de larves de hanneton (*Amphimallon majalis*), de noctuelles (*Noctuidae*) et de taupins (*Agriotes spp.*) trouvées dans les scalps de pelouses tondues et non tondues.



(a) et (c) nombre de larves hannetons, (b) et (d) somme du nombre de larves de hannetons, d'*Agriotes* et de noctuelles. Les scalps ont été réalisés sur quatre mailles intactes dans chacune des six pelouses tondues et non tondues, puis le nombre de larves récoltées a été sommé pour chaque pelouse. Un test de Wilcoxon apparié a été effectué sur les 6 lignes comportant chacune une pelouse tonduée et non tonduée, pour évaluer si la tonte était significativement liée au nombre de larves présentes (* p=0,032).

2.1.4. Discussion

Les résultats indiquent que les pelouses non tondues ont une probabilité plus faible d'être endommagées, et présentent une superficie arrachée plus réduite que les pelouses tondues (tableau 7), alors même qu'elles abritent plus de larves d'insectes – recherchées par les corneilles lorsqu'elles arrachent l'herbe. Cette différence ne peut donc pas s'expliquer par une abondance moindre des ressources alimentaires, puisque davantage de larves de hannetons et d'insectes ont été trouvées dans les pelouses non tondues (figure 28). Deux hypothèses peuvent alors être formulées. La première est qu'une herbe plus haute serait susceptible d'empêcher les oiseaux de détecter les larves, notamment de coléoptères, soit les plus grosses et les plus abondantes dans le sol. En effet, les larves d'*Amphimallon* semblent communiquer entre elles par des stridulations produites avec leurs pattes, des appareils stridulants étant présents sur des larves mélolonthoïdes (groupe auquel appartiennent les hannetons) (Piérard *et al.*, s. d.). Il est possible que les corneilles détectent leur

présence grâce à ces stridulations, et qu'elles arrachent ensuite l'herbe pour accéder aux larves. Une herbe plus haute, dense, pourrait réduire la détectabilité de ces stridulations pour les corneilles, et ainsi limiter l'arrachage. La seconde hypothèse est que la tonte pourrait provoquer un fort développement des racines en surface, tout en en réduisant leur profondeur (« Les gazons », s. d.) (Dobbs et Potter, 2014). Il serait donc plus aisé d'arracher de grandes plaques de gazon pour un même coup de bec, par rapport aux pelouses non tondues, présentant un réseau racinaire moins dense. Un réseau racinaire horizontal, peu dense, pourrait ainsi faciliter l'arrachage du gazon par les corneilles, qui serait donc plus important dans les pelouses tondues régulièrement. Cette hypothèse est confortée par l'observation de retournement systématique et intensif en janvier 2020 sur des parties de pelouses restaurées au printemps 2019 à l'aide de rouleaux de gazon, dont le système racinaire restait fortement réduit et horizontal en 2020. La tonte trop fréquente est également susceptible d'avoir un impact négatif sur le développement des racines du gazon, et même causer la mort de celui-ci (Biswell et Weaver, 1933), limitant par la suite la densité des larves de hannetons consommant justement ces racines.

Cependant, d'autres paramètres, modifiés par l'entretien des pelouses, auraient pu influencer ces résultats. La tonte ou la pâture paraissent en effet diminuer la diversité des plantes des prairies d'Amérique du Nord (Collins *et al.*, 1998) ou d'Europe centrale (Antonsen et Olsson, 2005), tandis qu'une fréquence de tonte plus faible semble accroître la diversité de la flore à Rennes (Chollet *et al.*, 2018). Cette différence pourrait s'expliquer par la diversité des situations géographiques et climatiques entre ces sites, générant des compositions floristiques distinctes. La tonte influe également sur la diversité des espèces d'insectes et de micro-organismes présents, une herbe plus haute paraissant favoriser les arthropodes prédateurs d'espèces « nuisibles » (Dobbs et Potter, 2014). Toutefois, les parcelles que j'ai étudiées étaient comparables en termes de biodiversité végétale, et les variations quantitatives des larves de coléoptères et diptères observées pourraient être dues à une prédation différentielle par les corneilles.

La présence de larves de hannetons dans les scalps de pelouse semble confirmer qu'elles restent en surface du sol en ville. Leur quantité, plus faible dans les pelouses tondues comparées aux pelouses non tondues, pourrait avoir plusieurs origines. Tout d'abord, l'hétérogénéité de répartition des larves peut-être due au comportement des hannetons. Les adultes, dans un premier temps, déposent leurs œufs en groupes, et non de façon homogène sur l'ensemble de la pelouse (Shorey *et al.*, 1960). De plus, il semble que des facteurs environnementaux influencent cette ponte, comme la proximité d'arbres (qui augmente la probabilité de ponte) ou la hauteur de l'herbe : les œufs de hannetons paraissent ainsi moins abondants dans des pelouses hautes (Gryisco *et al.*, 1954). Ceci va à l'encontre de mes observations, puisque j'ai trouvé davantage de larves dans les pelouses non tondues (figure 28), ce qui pourrait aller dans le sens d'une prédation plus importante des corneilles dans les parcelles tondues. Il est à noter cependant que les larves que j'ai récoltées ont deux ans, donc la ponte a eu lieu avant la tonte. Dans un second temps, les mouvements des larves, tant verticaux qu'horizontaux (Villani et Nyrop, 1991) (Shorey et Gryisco, 1960) pourraient modifier cette répartition. Il est ainsi possible que les larves de coléoptères s'enfoncent davantage dans le sol lorsque l'herbe est tondu, jusqu'à une profondeur où je n'aurais pu les trouver. Ensuite, il est

envisageable que les corneilles mangent davantage les larves dans les parcelles tondues, diminuant leur densité dans celles-ci. Cette hypothèse nécessite que les hannetons soient capables de se déplacer latéralement, depuis les zones non endommagées vers les espaces arrachés par les corneilles sur la même pelouse, où elles ont capturé les larves. Ceci permettrait d'homogénéiser la quantité de coléoptères sur toute la surface de la pelouse, donc une consommation importante à un endroit donné de la parcelle en diminuerait l'abondance sur toute la surface de la pelouse. Cette supposition irait dans le sens d'une moins bonne détection des larves par les corneilles lorsque l'herbe n'est pas tondue. Cette hypothèse est appuyée par l'observation d'un nombre moins important de plusieurs larves de diptères et coléoptères (figure 28), entrant également dans le régime alimentaire des corneilles (Lockie, 1956) (Lockie, 2008). Enfin, une étude de Dobbs et Potter (2014) semble indiquer qu'une tonte haute (environ 10 cm) favorise les arthropodes prédateurs d'insectes nuisibles, tant d'un point de vue qualitatif que quantitatif (Dobbs et Potter, 2014). Les hannetons devraient donc être moins abondants dans les parcelles tondues, ce qui, là encore, contredit mes relevés et paraît donc appuyer la supposition d'une capture plus marquée par les corneilles lorsque l'herbe est rase.

Ainsi, il semble que l'absence de tonte des pelouses les protège contre l'arrachage par les corneilles noires. Cette pratique paraît, de plus, favorable à la survie du gazon (Biswell et Weaver, 1933) et à la diversité végétale en zone urbaine (Chollet *et al.*, 2018). Elle est aussi économiquement intéressante, en réduisant les coûts liés à l'entretien des pelouses et à la restauration des gazons endommagés. Un arrêt des tontes des pelouses urbaines dès le mois de septembre, pour maintenir une hauteur d'herbe de l'ordre d'une dizaine de centimètres apparaît donc comme une excellente mesure de gestion pour permettre une cohabitation durable entre l'homme et la corneille en ville – dans la mesure où l'état des pelouses urbaines est concerné.

Pour vérifier qu'une herbe haute limite la détection des larves de coléoptères par les corneilles, il serait intéressant de réaliser des manipulations sur des oiseaux captifs. Par exemple, il serait possible de placer les corvidés en présence de supports mimant une herbe plus ou moins haute, sous lesquels des larves de hannetons seraient placées. Il faudrait ensuite observer leur comportement, noter si elles cherchent ou non les coléoptères, et si oui, à quelle vitesse elles les trouvent. Par ailleurs, il serait intéressant de vérifier expérimentalement que les larves de hanneton modifient leur profondeur dans le sol en fonction de la température de celui-ci.

Conclusion

Cette thèse a abordé différents aspects de l'écologie des corneilles urbaines, avec pour finalité de contribuer à la compréhension de la dynamique, dans l'espace et dans le temps, des populations de cette espèce, tout en testant une mesure potentielle de réduction d'une des nuisances qui lui est associée en ville. Il s'agit là de contribuer à la résolution de conflits entre une espèce considérée comme « nuisible » et les gestionnaires ou utilisateurs des parcs urbains. La résolution des conflits passe par la compréhension de ces mécanismes, les mesures de régulation pouvant se révéler contre-productives dans le cas contraire. Ainsi, une fois le but de la régulation de la population de corneilles défini, une évaluation scientifique de la situation doit être menée en quatre étapes : 1) évaluer les dommages causés par les corvidés, comparés aux services écosystémiques qu'ils fournissent (ici, les pelouses sont arrachées, mais la prédation par les corneilles permet la régulation des larves de hanneton et donc la limitation des populations d'adultes défoliateurs) ; 2) élucider la dynamique spatiale et temporelle de cette population afin d'identifier des scénarios de contrôle optimaux (ici, déterminer si les individus ont une origine rurale puis étudier leur survie et dispersion) ; 3) estimer le coût économique de ces scénarios, comparés aux coûts des dommages causés par les corneilles et 4) évaluer comment la stratégie de contrôle atteint son but (Jiguet, 2020).

Les perspectives de poursuite des travaux réalisés lors de ce travail sont multiples.

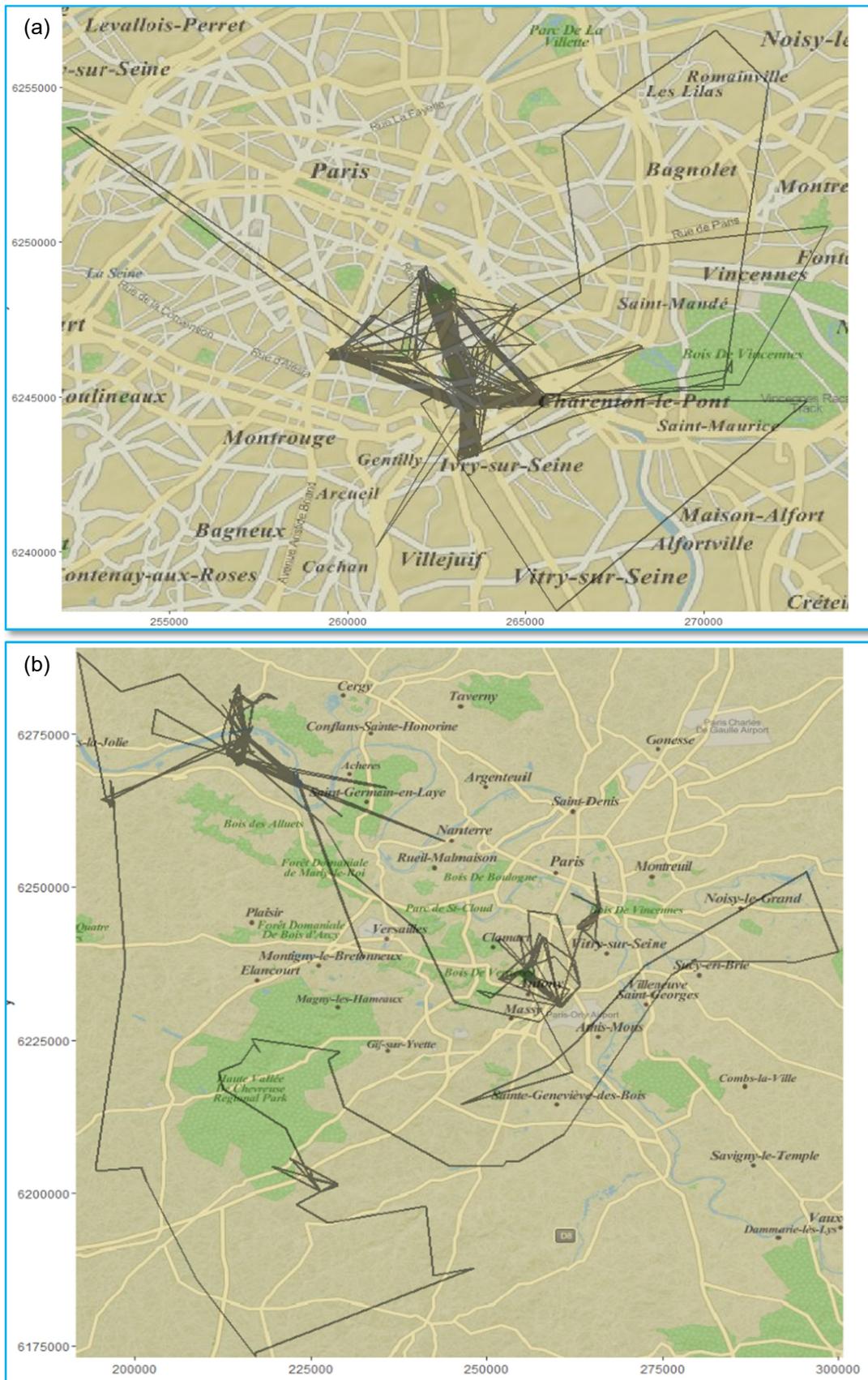
Des plumes seront prélevées sur de jeunes corneilles parisiennes et rurales, afin de disposer de valeurs de référence des concentrations en métaux lourds à la ville et à la campagne. L'approche 'bouquet' de métaux lourds (utilisation de plusieurs métaux), qui sera recommencée, devrait permettre de connaître la proportion de jeunes corneilles présentes dans Paris en automne qui sont en fait nées à la campagne.

Afin d'estimer plus finement la survie et les déplacements des corneilles, il faudra réaliser des modèles de CMR plus élaborés, en intégrant davantage de sites d'étude, sachant que plus on s'éloigne de Paris, plus la probabilité de « recapture » visuelle est faible.

Concernant la dispersion des jeunes oiseaux, elle sera étudiée à l'aide de GPS, permettant un suivi continu de quelques individus – un projet subventionné par la Mairie de Paris. Six balises avec GPS embarqués ont été posées en septembre 2020. La majorité des corneilles sont restées dans Paris jusqu'en mars (une seule ayant migré en Seine-et-Marne puis dans les Yvelines). Cependant, à partir du printemps (mars), les oiseaux ont commencé à sortir de Paris et à faire des allers retours entre la capitale et les départements limitrophes. Ce comportement sera étudié par la suite, en posant davantage de balises et en observant s'il est reproductible entre les individus. Deux exemples de tracés sont donnés en figure 29.

L'ensemble de ces travaux seront réalisés dans le cadre d'une thèse, à la suite de ce master, financée par l'Ecole Normale Supérieure de Saclay.

Figure 29 : Tracés GPS obtenus pour deux corneilles baguées



(a) La corneille G295 est restée dans Paris avec quelques excursions à Noisy le Grand et Ivry-Sur-Seine. Elle ne s'est pas éloignée de plus de 14km du lieu de capture (le Jardin des Plantes) ; (b) La corneille G298 est sortie de Paris dès son baguage, en octobre 2020. Elle a commencé par explorer la Seine-et-Marne, puis s'est aventurée dans les Yvelines, avant d'aller dans le Val d'Oise puis de revenir dans la proche banlieue de Paris (Val de Marne, Hauts de Seine et Essonne). La distance maximale au Jardin des Plantes était d'environ 60km.

Bibliographie

- ACKERMAN J. (2019) Le génie des oiseaux. Paris. Marabout
- ANTONSEN H., OLSSON P.A. (2005) Relative importance of burning, mowing and species translocation in the restoration of a former boreal hayfield: responses of plant diversity and the microbial community. *J. Appl. Ecol.* 42(2), 337-347
- BAGLIONE V., MARCOS J.M., CANESTRARI D., EKMAN J. (2002) Direct fitness benefits of group living in a complex cooperative society of carrion crows, *Corvus corone corone*. *Anim. Behav.* 64(6), 887-893
- BAGLIONE V., CANESTRARI D., MARCOS J.M., GRIESSER M., EKMAN J. (2002) History, environment and social behaviour: experimentally induced cooperative breeding in the carrion crow. *Proc. Biol. Sci.* 269(1497), 1247-1251
- BAGLIONE V., MARCOS J.M., CANESTRARI D., *et al.* (2005) Does year-round territoriality rather than habitat saturation explain delayed natal dispersal and cooperative breeding in the carrion crow? *J. Anim. Ecol.* 74(5), 842-851
- BAGLIONE V., MARCOS J., CANESTRARI D. (2009) Cooperatively Breeding Groups of Carrion Crow (*Corvus corone corone*) in Northern Spain. *The Auk* 119, 790-799
- BALAKHONOV D., ROSE J. (2017) Crows Rival Monkeys in Cognitive Capacity. *Sci. Rep.* 7 8809
- BARBEAU D. (2019) Quelles différences entre un corbeau et une corneille ? In *Le Mag des Animaux*. [<https://lemagdesanimaux.ouest-france.fr/dossier-219-differences-corbeau-corneille.html>] (consulté le 26/10/2020).
- BISWELL H.H., WEAVER J.E. (1933) Effect of Frequent Clipping on the Development of Roots and Tops of Grasses in Prairie Sod. *Ecology* 14(4), 368-390
- BLUFF L.A., TROCIANKO J., WEIR A.A.S., KACELNIK A., RUTZ C. (2010) Tool use by wild New Caledonian crows *Corvus moneduloides* at natural foraging sites. *Proc. Biol. Sci.* 277(1686), 1377-1385
- BRAZIL M. (2002) Common Raven *Corvus corax* at play; records from Japan. *Ornithol. Sci.* 1(2), 150-152
- BUGNYAR T., REBER S.A., BUCKNER C. (2016) Ravens attribute visual access to unseen competitors. *Nat. Commun.* 7(1), 10506
- CACCAMISE D.F., HEDIN R.S. (1985) An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *Wilson Bull.* , 306-318
- CAFFREY C. (1992) Female-biased delayed dispersal and helping in American crows. , 11 *The Auk* 109(3):609-619
- CHOLLET S., BRABANT C., TESSIER S., JUNG V. (2018) From urban lawns to urban meadows: Reduction of mowing frequency increases plant taxonomic, functional and phylogenetic diversity. *Landsc. Urban Plan.* 180, 121-124
- CHOQUET R., LEBRETON J.-D., GIMENEZ O., REBOULET A.-M., PRADEL R. (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32(6), 1071-1074

- CLAYTON N.S., DALLY J.M., EMERY N.J. (2007) Social cognition by food-caching corvids. The western scrub-jay as a natural psychologist. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 362(1480), 507-522
- CLAYTON N.S., DICKINSON A. (1998) Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* 395(6699), 272-274
- COLLINS S.L., KNAPP A.K., BRIGGS J.M., BLAIR J.M., STEINAUER E.M. (1998) Modulation of Diversity by Grazing and Mowing in Native Tallgrass Prairie. *Science* 280(5364), 745-747
- CONTE L. (2018) Comment fonctionne argos. *In Argos*. [<https://www.argos-system.org/fr/argos/comment-fonctionne-argos/>] (consulté le 03/11/2020).
- CORNEILLE NOIRE: Fiche descriptive de l'oiseau + photos (s. d.) . *In Instinct Animal*. [<https://www.instinct-animal.fr/oiseaux/corneille-noire/>] (consulté le 26/10/2020).
- DAUWE T., BERVOETS L., PINXTEN R., BLUST R., EENS M. (2003) Variation of heavy metals within and among feathers of birds of prey: effects of molt and external contamination. *Environ. Pollut.* 124(3), 429-436
- DEVENTER S.A., UHL F., BUGNYAR T., *et al.* (2016) Behavioural Type Affects Space Use in a Wild Population of Crows (*Corvus corone*). *Ethol.* 122 , 881-891
- DOBBS E.K., POTTER D.A. (2014) Conservation Biological Control and Pest Performance in Lawn Turf: Does Mowing Height Matter? *Environ. Manage.* 53(3), 648-659
- DUDGEON C.L., POLLOCK K.H., BRACCINI J.M., SEMMENS J.M., BARNETT A. (2015) Integrating acoustic telemetry into mark-recapture models to improve the precision of apparent survival and abundance estimates. *Oecologia* 178(3), 761-772
- EMERY N.J. (2004) The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes. *Science* 306(5703), 1903-1907
- FEARE C.J. (1974) Ecological Studies of the Rook (*Corvus frugilegus* L.) in North-East Scotland. Damage and Its Control. *J. Appl. Ecol.* 11(3), 897-914
- FRANÇOIS J. (2020) Corneille noire - *Corvus corone* - Carrion Crow. [<https://www.oiseaux.net/oiseaux/corneille.noire.html>] (consulté le 06/04/2020).
- FRANTZ A., POTTIER M.-A., KARIMI B., *et al.* (2012) Contrasting levels of heavy metals in the feathers of urban pigeons from close habitats suggest limited movements at a restricted scale. *Environ. Pollut.* 168, 23-28
- GOEDE A.A., DE BRUIN M. (1986) The use of bird feathers for indicating heavy metal pollution. *Environ. Monit. Assess.* 7(3), 249-256
- GORONZEL W.P., SALMON T.P. (1993) Tape-Recorded Calls Disperse American Crows from Urban Roosts. *Wildl. Soc. Bull.* 21(3), 334-338
- GRYISCO G.G., WHITECOMB W.H., BURRAGE R.H., LOGOTHETIS C., SCHWARDT H.H. (1954) Biology of the European chafer *Amphimallon majalis* Razoumowsky (Scarabaeidae). *Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stn.* 228, 1-35
- HOFFMANN A., RÜTTLER V., NIEDER A. (2011) Ontogeny of object permanence and object tracking in the carrion crow, *corvus corone*. *Anim. Behav.* 82(2), 359-367

- HOLTMANN B., BUSKAS J., STEELE M., SOLOKOVSKIS K., WOLF J.B.W. (2019) Dominance relationships and coalitionary aggression against conspecifics in female carrion crows. *Sci. Rep.* 9(1), 15922
- HUNT G.R. (1996) Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature* 379(6562), 249-251
- JANSSENS E., DAUWE T., BERVOETS L., EENS M. (2002) Inter- and Intraclutch Variability in Heavy Metals in Feathers of Great Tit Nestlings (*Parus major*) Along a Pollution Gradient. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 43(3), 0323-0329
- JARNE P. (s. d.) Quelques caractéristiques des microsattellites : définition, densité et structure. , [http://www1.montpellier.inra.fr/URLB/microsat/Jarne.pdf] (consulté le 12/11/2020)
- JIGUET F. (2020) The Fox and the Crow. A need to update pest control strategies. *Biol. Conserv.* 248, 108693
- JUIGNET francois (s. d.) corbeau à gros bec. *In le blog francois.juignet.* [http://francois.juignet.over-blog.net/article-corbeau-a-gros-bec-116601510.html] (consulté le 14/04/2021).
- KOOLHAAS J.M., KORTE S.M., DE BOER S.F., *et al.* (1999) Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 23(7), 925-935
- KÖVÉR L., GYÜRE P., BALOGH P., *et al.* (2015) Recent colonization and nest site selection of the Hooded Crow (*Corvus corone cornix* L.) in an urban environment. *Landsc. Urban Plan.* 133, 78-86
- KRISTAN W.B., BOARMAN W.I., CRAYON J.J. (2004) Diet composition of common ravens across the urban-wildland interface of the West Mojave Desert. *Wildl. Soc. Bull.* 32(1), 244-253
- KUROSAWA R., KONO R., KONDO T., KANAI Y. (2003) Diet of jungle crows in an urban landscape. *Glob. Environ. Res.* 7 (2), 193-198
- LAROUSSE É. (s. d.) Définitions : nuisance - Dictionnaire de français Larousse. [https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/nuisance/55225] (consulté le 25/03/2021).
- Les gazons (s. d.) . [http://www.envies-de-jardin.com/Les-gazons.115.0.html] (consulté le 06/03/2020).
- LOCKIE J.D. (1956) The Food and Feeding Behaviour of the Jackdaw, Rook and Carrion Crow. *J. Anim. Ecol.* 25(2), 421-428
- LOCKIE J.D. (2008) The breeding and feeding of Jackdaws and rooks with notes on carrion crows and other corvidae. *Ibis* 97(2), 341-369
- MAIRES DE GRANDES VILLES (2004) Enquête sur les nuisances causées par la présence de corbeaux, corneilles et autres iseaux dans les grandes villes. [https://www.ladel.fr/wp-content/uploads/2016/04/nuisances_oiseaux_villes.pdf] (consulté le 10/11/2020)
- MARCHAND P., LORETTO M.-C., HENRY P.-Y., *et al.* (2018) Relocations and one-time disturbance fail to sustainably disperse non-breeding common ravens *Corvus corax* due to homing behaviour and extensive home ranges. *Eur. J. Wildl. Res.* 64(5), 57
- MARZLUFF J.M., MCGOWAN K.J., DONNELLY R., KNIGHT R.L. (2001) Causes and consequences of expanding American Crow populations. *In Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World.* Boston, MA, Springer US, pp 331-363

- MASSEN J.J.M., PAŠUKONIS A., SCHMIDT J., BUGNYAR T. (2014) Ravens notice dominance reversals among conspecifics within and outside their social group. *Nat. Commun.* 5(1), 3679
- MASSEN J.J.M., RITTER C., BUGNYAR T. (2015) Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Sci. Rep.* 5(1), 15021
- MICROWAVE TELEMETRY, INC (2018) MTI: Argos vs. GSM. [https://www.microwavetelemetry.com/argos_vs_gsm] (consulté le 03/11/2020).
- MILLER R., BUGNYAR T., PÖLZL K., SCHWAB C. (2015) Differences in exploration behaviour in common ravens and carrion crows during development and across social context. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69(7), 1209-1220
- MILLER E.K., WALLIS J.D. (2009) Executive Function and Higher-Order Cognition: Definition and Neural Substrates. In *Encyclopedia of Neuroscience*. Amsterdam. Elsevier, pp 99-104
- NAEF-DAENZER L. (1983) Scaring of carrion crows (*Corvus corone*) by species-specific distress calls and suspend bodies of dead crows. *Proc. Bird Control Semin.* 9:91-93
- O'BRIEN S., ROBERT B., TIANDRY H. (2005) Consequences of violating the recapture duration assumption of mark–recapture models: a test using simulated and empirical data from an endangered tortoise population. *J. Appl. Ecol.* 42(6), 1096-1104
- OISEAUX.NET (s. d.) Corneille d'Amérique - *Corvus brachyrhynchos* - American Crow. [<https://www.oiseaux.net/oiseaux/corneille.d.amerique.html>] (consulté le 14/04/2021).
- OLIOSO G. (2016) Corbeaux et corneilles, Paris, Delachaux et Niestlé
- PIÉRARD S., PIÉRARD-FRANCHIMONT C., PIÉRARD (s. d.) Les Scarabées. [<https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/85057/1/SCARABEE.pdf>] (consulté le 10/03/2020)
- POUYDEBAT E. (2017) L' Intelligence animale: Cerveille d'oiseaux et mémoire d'éléphants. Paris. Odile Jacob
- PRADEL R. (1996) Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* , 703-709
- PRADEL R., WINTREBERT C.M.A., GIMENEZ O. (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59(1), 43-53
- PRADEL R., SANZ-AGUILAR A. (2012) Modeling Trap-Awareness and Related Phenomena in Capture-Recapture Studies. *Plos One* 7(3), e32666
- PREININGER D., SHOAS B., KRAMER D., BOECKLE M. (2019) Waste Disposal Sites as All-You-Can Eat Buffets for Carrion Crows (*Corvus corone*). *Animals* 9(5), 215
- PROCESSUS ECOLOGIQUES - Cycle de vie du hanneton commun (s. d.) . [https://www.supagro.fr/ress-pepites/processusecologiques/co/2_Cycledevie.html] (consulté le 04/04/2020).
- PROGRAMME DE BAGUAGE Corneille noire - CRBPO (s. d.) . [<http://corneilles-paris.fr/>] (consulté le 05/06/2020).
- RABY C.R., ALEXIS D.M., DICKINSON A., CLAYTON N.S. (2007) Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* 445(7130), 919-921
- RICHNER H. (1989) Habitat-Specific Growth and Fitness in Carrion Crows (*Corvus corone corone*). *J. Anim. Ecol.* 58(2), 427-440

- SCHEIFLER R., COEURDASSIER M., MORILHAT C., *et al.* (2006) Lead concentrations in feathers and blood of common blackbirds (*Turdus merula*) and in earthworms inhabiting unpolluted and moderately polluted urban areas. *Sci. Total Environ.* 371(1-3), 197-205
- SHOREY H.H., BURRAGE R.H., GYRISCO G.G. (1960) The Relationship Between Several Environmental Factors and the Density of European Chafer Larvae in Permanent Pasture Sod. *Ecology* 41(2), 253-258
- SHOREY H., GYRISCO G. (1960) Effects of Soil Temperature and Moisture on the Vertical Distribution of European Chafer Larvae. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 53, 666-670
- ST CLAIR J.J.H., RUTZ C. (2013) New Caledonian crows attend to multiple functional properties of complex tools. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368(1630), 20120415
- TAKENAKA M. (2003) Crows Problems in Sapporo Area. *Glo. Environ. Res.*, 7(2): 149-160
- TASHIRO H., GYRISCO G.G., GAMBRELL F.L., FIORI B.J., BREITFELD H. (1969) Biology of the European Chafer *Amphimallon majalis* (Coleoptera Scarabaeidae) in Northerneastern United States. New York State Agricultural Experiment Station Cornell University, Geneva, New York
- THOMÉ B. (2019) Corbeaux et corneilles : nuisibles ou auxiliaires bénéfiques de la nature ? *In Animal Cross*. [<https://www.animal-cross.org/corbeaux-et-corneilles-nuisibles-ou-auxiliaires-benefiques-de-la-nature/>] (consulté le 20/10/2020).
- TOWNSEND A., FRETT B., MCGARVEY A., TAFF C.C. (2018) Where do winter crows go? Characterizing partial migration of American Crows with satellite telemetry, stable isotopes, and molecular markers. *The Auk* 135(4), 964-974
- VEERLE J., TOM D., RIANNE P., *et al.* (2004) The importance of exogenous contamination on heavy metal levels in bird feathers. A field experiment with free-living great tits, *Parus major*. *J. Environ. Monit.* 6(4), 356-360
- VILLANI M.G., NYROP J.P. (1991) Age-Dependent Movement Patterns of Japanese Beetle and European Chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) Grubs in Soil-Turfgrass Microcosms. *Environ. Entomol.* 20(1), 241-251
- WASCHER C.A.F., SZIPL G., BOECKLE M., WILKINSON A. (2012) You sound familiar: carrion crows can differentiate between the calls of known and unknown heterospecifics. *Anim. Cogn.* 15(5), 1015-1019
- WHITE G., BURNHAM K. (1999) Program MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals. *Bird Study* 46 Sup 1, , S120-S138
- WITHEY J., MARZLUFF J. (2005) Dispersal by juvenile American Crows influences population dynamics across a gradient of urbanization. *The Auk* 122, 205-221
- WITHEY J., MARZLUFF J. (2009) Multi-scale use of lands providing anthropogenic resources by American Crows in an urbanizing landscape. *Landsc. Ecol.* 24, 281-293
- YODA T. (2019) Managing Urban Crow Populations in Japan. *Human-Wildlife Interact.* 13(3) 439-446

Annexes

Modèles de CMR

Tableau 8 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes de juillet 2005 à décembre 2019. (a) $\hat{c} = 2,82$. (b) $\hat{c} = 1,86$

(a)	Index	Modèle	QAICc	Δ QAICc	w	np	deviance
	1	$[\Phi(\hat{\text{age}}2.15).p(t)]$	860,8	0	0,322	19	368,1
	2	$[\Phi(\hat{\text{age}}3.14).p(t)]$	861,6	0,8	0,218	19	368,9
	3	$[\Phi(.).p(t)]$	861,6	0,8	0,212	18	371,0
	4	$[\Phi(\hat{\text{age}}1.16).p(t)]$	862,0	1,2	0,176	19	369,3
	5	$[\Phi(\hat{\text{age}}1.1.1.1.14).p(t)]$	864,6	3,8	0,047	21	367,8
	6	$[\Phi(\text{saison}).p(t)]$	867,1	6,3	0,013	21	370,3
	7	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}2.15).p(t)]$	870,3	9,5	0,003	25	365,1
	8	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}1.16).p(t)]$	870,3	9,5	0,003	25	365,1
	9	$[\Phi(t).p(\text{saison})]$	870,4	9,6	0,003	21	373,5
	10	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}3.14).p(t)]$	870,4	9,6	0,003	25	365,2
	11	$[\Phi(\hat{\text{age}}2.15).p(\text{saison})]$	873,8	13,0	0,000	6	407,7
	12	$[\Phi(.).p(\text{saison})]$	878,8	18,0	0,000	5	414,7
	13	$[\Phi(t).p(t)]$	880,9	20,1	0,000	33	358,8
	14	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}2.15).p(\text{saison})]$	883,8	23,1	0,000	12	405,6
	15	$[\Phi(\text{saison}).p(\text{saison})]$	884,0	23,2	0,000	8	413,8
	16	$[\Phi(.).p(t*g)]$	885,8	25,0	0,000	35	359,4
	17	$[\Phi(t).p(t*g)]$	906,3	45,5	0,000	50	347,5
	18	$[\Phi(t*g).p(t)]$	910,5	49,7	0,000	50	351,7
	19	$[\Phi(t*g).p(t*g)]$	935,6	74,8	0,000	66	341,2

(b)	Index	Modèle	QAICc	Δ QAICc	w	np	deviance
	20	$[\Phi(\hat{\text{age}}2.15).p(t)]$	1285,1	0	0,400	19	558,1
	21	$[\Phi(\hat{\text{age}}3.14).p(t)]$	1286,3	1,2	0,221	19	559,3
	22	$[\Phi(\hat{\text{age}}1.16).p(t)]$	1286,9	1,8	0,160	19	559,9
	23	$[\Phi(.).p(t)]$	1287,4	2,3	0,124	18	562,5
	24	$[\Phi(\hat{\text{age}}1.1.1.1.14).p(t)]$	1288,8	3,7	0,063	21	557,6
	25	$[\Phi(\text{saison}).p(t)]$	1292,6	7,5	0,010	21	561,4
	26	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}2.15).p(t)]$	1293,0	7,9	0,008	25	553,5
	27	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}3.14).p(t)]$	1293,2	8,1	0,007	25	553,7
	28	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}1.16).p(t)]$	1394,4	9,3	0,004	25	554,9
	29	$[\Phi(t).p(\text{saison})]$	1297,5	12,4	0,001	21	566,3
	30	$[\Phi(t).p(t)]$	1300,4	15,3	0,000	33	544,0
	31	$[\Phi(.).p(t*g)]$	1305,6	20,5	0,000	35	544,9
	32	$[\Phi(\hat{\text{age}}2.15).p(\text{saison})]$	1318,5	33,4	0	6	618,1
	33	$[\Phi(t).p(t*g)]$	1319,9	34,8	0	50	526,8
	34	$[\Phi(t*g).p(t)]$	1326,3	41,2	0	50	533,2
	35	$[\Phi(.).p(\text{saison})]$	1327,1	42,0	0	5	628,8
	36	$[\Phi(\text{saison}*\hat{\text{age}}2.15).p(\text{saison})]$	1327,5	42,4	0	12	614,9
	37	$[\Phi(\text{saison}).p(\text{saison})]$	1331,9	46,8	0	8	627,4
	38	$[\Phi(t*g).p(t*g)]$	1346,0	60,9	0	66	517,3

Tableau 9 : Comparaison de modèles estimant la probabilité de survie apparente, de transition et de recapture sur 3 mois, en fonction de l'âge et du temps, de corneilles observées au Jardin des Plantes et aux Tuileries de juillet 2005 à décembre 2019. (a) jeu de données complet ($\hat{c} = 1,67$). (b) jeu de données auquel ont été retirées les corneilles « suspectes » ($\hat{c} = 1,26$)

(a)	Index	Modèle	QAICc	Δ QAICc	w	np	deviance
	38	[S(âge2.15*site).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2407,7	0	0,328	25	1279,7
	39	[S(âge2.15*site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2408,5	0,8	0,217	25	1280,5
	40	[S(site).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2409,7	2,0	0,123	23	1285,8
	41	[S(site).p(t+site). Ψ (âge3.14*site)]	2410,2	2,5	0,094	24	1284,2
	42	[S(site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2410,4	2,7	0,085	23	1286,5
	43	[S(âge3.14*site).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2411,0	3,3	0,064	25	1283,0
	44	[S(.).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2412,5	4,8	0,030	22	1290,6
	45	[S(site).p(t). Ψ (âge4.13*site)]	2412,8	5,1	0,026	23	1288,9
	46	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2413,1	5,4	0,022	22	1291,3
	47	[S(.).p(t). Ψ (âge4.13*site)]	2415,6	7,9	0,006	22	1293,7
	48	[S(.).p(t). Ψ (âge3.14*site*saizon)]	2417,1	9,4	0,003	34	1270,3
	49	[S(saizon*âge2.15*site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2419,4	11,7	0,001	37	1266,4
	50	[S(âge2.15*site).p(t*site). Ψ (âge3.14*site)]	2421,3	13,5	0,000	42	1257,7
	51	[S(site).p(t*site) Ψ (âge3.14*site)]	2421,9	14,2	0,000	40	1262,6
	52	[S(saizon*âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2422,0	14,2	0,000	29	1285,6
	53	[S(saizon*âge2.15*site).p(t). Ψ (saizon*âge2.15*site)]	2422,9	15,2	0,000	48	1246,7
	54	[S(âge2.15*site).p(t*site). Ψ (âge2.15*site)]	2423,6	15,9	0,000	42	1260,1
	55	[S(.).p(t*site). Ψ (âge3.14*site)]	2424,0	16,3	0,000	39	1266,8
	56	[S(.).p(t). Ψ (âge4.13)]	2425,7	18,0	0,000	20	1308,0
	57	[S(.).p(t). Ψ (âge3.14)]	2426,8	19,1	0,000	20	1309,1
	58	[S(âge4.13).p(t). Ψ (âge4.13)]	2427,5	19,8	0,000	21	1307,7
	59	[S(âge3.14).p(t). Ψ (âge3.14)]	2428,6	20,9	0,000	21	1308,8
	60	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15)]	2428,8	21,0	0,000	20	1311,0
	61	[S(âge2.15*site).p(t). Ψ (.)]	2429,4	21,7	0,000	22	1307,5
	62	[S(âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15)]	2429,8	22,1	0,000	21	1310,0
	63	[S(.).p(t). Ψ (site)]	2432,5	24,8	0	20	1314,6
	64	[S(.).p(t). Ψ (.)]	2435,3	27,6	0	19	1319,6
	65	[S(saizon).p(t). Ψ (saizon)]	2436,7	28,9	0	25	1308,6
	66	[S(saizon).p(t). Ψ (.)]	2437,0	29,3	0	22	1315,2
	67	[S(âge3.14).p(t). Ψ (.)]	2437,1	29,4	0	20	1319,4
	68	[S(âge2.15).p(t). Ψ (.)]	2437,3	29,6	0	20	1319,6
	69	[S(.).p(t*site). Ψ (.)]	2442,8	35,1	0	36	1291,9
	70	[S(âge2.15*site).p(saizon*site). Ψ (âge2.15*site)]	2450,1	42,4	0	16	1340,6
	71	[S(.).p(saizon). Ψ (âge3.14*site)]	2451,5	43,8	0	9	1356,1
	72	[S(.).p(saizon). Ψ (âge2.15*site)]	2452,1	44,4	0	9	1356,8
	73	[S(saizon).p(saizon). Ψ (âge3.14*site)]	2454,3	46,6	0	12	1352,9
	74	[S(.).p(saizon). Ψ (âge4.13*site)]	2454,6	46,9	0	9	1359,3
	75	[S(.).p(t*site). Ψ (âge3.14*site)]	2455,0	47,3	0	13	1351,5
	76	[S(.).p(t*site) Ψ (t*site)]	2457,5	49,8	0	69	1236,0
	77	[S(.).p(saizon). Ψ (âge1.16*site)]	2471,2	63,5	0	9	1375,9
	78	[S(.).p(saizon). Ψ (.)]	2474,4	66,7	0	6	1385,2
	79	[S(.).p(t*g*site). Ψ (.)]	2478,4	70,7	0	70	1254,8
	80	[S(g*t*site)p(g*t*site) Ψ (g*t*site)]	2679,6	271,9	0	204	1135,3

	Index	Modèle	QAICc	Δ QAICc	w	np	deviance
(b)	81	[S(site*âge2.15).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2790,0	0	0,528	25	1412,8
	82	[S(site*âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2791,3	1,2	0,286	25	1414,0
	83	[S(site*âge3.14).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2794,7	4,6	0,053	25	1417,4
	84	[S(site).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2794,7	4,6	0,052	23	1421,5
	85	[S(site).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2795,8	5,7	0,030	23	1422,6
	86	[S(saison*site*âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2796,4	6,4	0,022	37	1394,1
	87	[S(.).p(t). Ψ (âge3.14*site)]	2798,6	8,6	0,007	22	1427,5
	88	[S(site).p(t). Ψ (âge4.13*site)]	2798,6	8,6	0,007	23	1425,5
	89	[S(saison*site*âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15*site*saison)]	2799,0	9,0	0,006	48	1373,4
	90	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2799,6	9,6	0,004	22	1428,5
	91	[S(site*âge4.13).p(t). Ψ (âge4.13*site)]	2800,2	10,1	0,003	25	1422,9
	92	[S(.).p(t). Ψ (âge4.13*site)]	2802,6	12,6	0,001	22	1431,5
	93	[S(site*âge2.15).p(t*site). Ψ (âge2.15*site)]	2803,7	13,7	0,001	42	1390,9
	94	[S(saison*âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15*site)]	2807,1	17,0	0,000	29	1421,5
	95	[S(site).p(t). Ψ (âge3.14)]	2811,9	21,9	0,000	21	1442,9
	96	[S(site*âge1.16).p(t). Ψ (âge1.16*site)]	2816,6	26,5	0	25	1439,3
	97	[S(.).p(t). Ψ (âge2.15)]	2819,3	29,3	0	20	1452,3
	98	[S(site*âge2.15).p(t). Ψ (.)]	2819,5	29,4	0	22	1448,4
	99	[S(âge2.15).p(t). Ψ (âge2.15)]	2820,8	30,8	0	21	1451,8
	100	[S(âge3.14*site).p(t). ψ (site)]	2824,2	34,1	0	22	1453,1
	101	[S(.).p(t). Ψ (âge1.16*site)]	2825,1	35,1	0	22	1454,0
	102	[S(âge2.15).p(t). Ψ (.)]	2826,1	36,1	0	20	1459,2
	103	[S(saison).p(t). Ψ (saison)]	2826,7	36,6	0	25	1449,4
	104	[S(.).p(t). Ψ (site)]	2826,9	36,9	0	20	1459,9
	105	[S(âge3.14).p(t). Ψ (site)]	2829,3	39,2	0	21	1460,2
	106	[S(.).p(t). Ψ (.)]	2829,4	39,4	0	19	1464,5
	107	[S(âge3.14).p(t). Ψ (.)]	2831,3	41,3	0	20	1464,3
	108	[S(.).p(t*site). Ψ (.)]	2831,9	41,8	0	36	1431,7
	109	[S(site*âge2.15).p(saison). Ψ (âge3.14*site)]	2851,3	61,2	0	12	1500,7
	110	[S(site*âge2.15).p(saison*site). Ψ (âge3.14*site)]	2853,7	63,6	0	16	1494,9
	111	[S(t*site).p(t*site). Ψ (t*site)]	2854,9	64,8	0	101	1312,1
	112	[S(site*âge2.15).p(saison*site). Ψ (âge2.15*site)]	2855,4	65,3	0	16	1496,6
	113	[S(.).p(saison). Ψ (âge3.14*site)]	2863,1	73,0	0	9	1518,5
	114	[S(.).p(saison). Ψ (âge2.15*site)]	2864,0	74,0	0	9	1519,5
	115	[S(saison).p(saison). Ψ (âge3.14*site)]	2865,3	75,2	0	12	1514,7
	116	[S(.).p(saison). Ψ (âge4.13*site)]	2867,0	77,0	0	9	1522,5
	117	[S(.).p(saison). Ψ (.)]	2894,0	103,9	0	6	1555,5
	118	[S(t*g*site).p(t*g*site). Ψ (t*g*site)]	3017,8	227,7	0	204	1220,8

La sélection de modèle est basée sur le Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons et la surdispersion (QAICc). ΔQAICc est la différence de QAICc entre chaque modèle et le meilleur modèle. Le poids du QAICc (w) reflète le niveau de preuves en faveur du modèle. n_p est le nombre de paramètres du modèle. S et Φ sont les estimateurs de la survie apparente, p celui de la recapture et Ψ celui de la transition entre les deux sites. Ces paramètres Φ , S , p et Ψ sont autorisés à varier en fonction de différents facteurs : le temps (t), la période de l'année (saison), l'âge (âge), le groupe d'âge au moment du marquage (g) ou aucun de ces facteurs (.). Pour l'âge, différentes combinaisons ont été testées et codées sous la forme « âge $x.y$ » où x désigne le pas de temps entre deux classes d'âge consécutives (et y le nombre de pas de temps restant), et le nombre de chiffres représente le nombre de classes d'âge. Par exemple, « âge2.15 » signifie qu'il y a deux classes d'âge : la première comprend les jeunes âgés de moins de un an au marquage, et pour lesquels moins de deux sessions se sont écoulées depuis la première capture, et la deuxième regroupe les 1A pour lesquels plus de 2 sessions se sont écoulées depuis le marquage, et les 2A au moment du marquage. Dans ce cas, y vaut 15 car il y a 17 paramètres pour les sessions. La combinaison « âge1.1.1.1.14 » signifie qu'il y a 5 classes d'âge : les 1A ayant été marqués depuis plus d'une session, les 1A ayant été marqués depuis plus de deux sessions, etc, le dernier groupe comprenant les 1A marqués depuis plus de cinq sessions, ainsi que les 2A au moment du marquage.

Article

1 Restricted mowing reduces grass uprooting by urban crows

2

3 Perrine Lequitte-Charransol and Frédéric Jiguet*

4 UMR7204 CESCO, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, MNHN-CNRS-SU, CP135, 43

5 Rue Buffon, 75005 Paris, France.

6

7 *Corresponding author: frederic.jiguet@mnhn.fr

8 ORCID 0000-0002-0606-7332

9

10 **Funding.** The crow research was partly funded by Mairie de Paris.

11 **Conflict of interest.** The authors declare that they have no conflict of interest.

12 **Ethical approval.** This article does not contain any studies with human participants or vertebrate
13 animals performed by any of the authors. It contains field observations of grass lawns as the result of
14 animal foraging, but no capture, marking or experiment on animals.

15 **Data availability.** Data is available upon request.

16 **Author Contribution Statement.** FJ conceived and designed the research. PLC conducted the field
17 survey and analysed the data. FJ and PLC wrote the manuscript. Both authors read and approved the
18 manuscript.

19 **Acknowledgements.** We are largely indebted to Philippe Barré, Robert Pichot, Didier Vigouroux,
20 Laurent Ballot and their teams of gardeners at Jardin des Plantes. We thank Xasia Ayala Roldán for
21 participating to the field work in 2021.

22 **Abstract**

23 Urban crows feed mainly on food wastes, also often dig up plantations and uproot grass in search of
24 soil invertebrates, locally leading to extended damages to flower and lawn beds. Lethal methods to
25 reduce crow numbers are largely inefficient, because of the large spatial scale of metapopulation
26 dynamics. We tested experimentally if the mowing management of lawns could reduce grass
27 uprooting by foraging crows in Paris during two consecutive years. Six lawn beds were mown as
28 usual, six others remained unmown from September until February when we estimated the uprooted
29 extend and the abundance of underground invertebrates. Unmowing led to taller grass, higher
30 invertebrate abundances and a reduction of uprooting by 50%. It is ethically more acceptable than
31 any lethal method, and provides economic benefits, by reducing the costs of lawn restoration, but
32 also of mowing. We conclude that restricted mowing is ecologically, economically and ethically
33 efficient to reduce grass uprooting by foraging urban crows.

34

35 Key words: *Corvus corone*, chaffer, experimental mowing, lawn beds, lawn management, urban
36 wildlife conflict, urban wildlife management

37

38 Key message: restricted mowing is ecologically, economically and ethically efficient to reduce grass
39 uprooting by foraging urban crows.

40 **Introduction**

41 Some animals are considered as pests, such as corvids, foxes or other predators, if they threaten
42 other flora and fauna (Goodrich and Buskirk 1995, Côté and Sutherland 1997, Parks and Murphy
43 2003), and humans because of sanitary and security risks (Comte et al. 2017), damages to economic
44 activities and to any other form of human goods (Jiguet 2020). Corvids are avian predators and
45 scavengers with an omnivorous diet, believed to limit other wildlife, though a comprehensive review
46 did not support a widespread effect of corvids on the demography of prey species (Madden et al.
47 2015). Corvids also largely feed on vegetation, providing ecosystem services as seed dispersers
48 (Green et al. 2019) but also causing damages to crops. As a consequence, culling is largely
49 implemented to regulate corvid numbers, and long-term repeated trapping during the breeding
50 season can durably reduce their densities (Díaz-Ruiz et al. 2010; Chiron and Julliard 2013, Kövér et al.
51 2018a). However, in most study cases, culling is inefficient to reduce numbers (Preininger et al. 2019)
52 and so damages, because of the local scale of trapping and the large spatial scale of metapopulation
53 dynamics (Marchand et al. 2018, Lorreto et al. 2017). Indeed, large-scale long-term culling cannot be
54 implemented efficiently when the nuisance is only local. Preininger et al. (2019) considered that the
55 sustainable long-term stabilization and reduction of generalist corvid species populations can only be
56 achieved if anthropogenic food resources are limited (Baltensperger et al. 2013, Kövér et al. 2018b).

57 Other non-lethal management options, i.e. scaring and translocation, have been tested but
58 proved inefficient too. Despite initial dispersal upon laser treatment, American crows *Corvus*
59 *brachyrhynchos* returned to treated urban roosts within 15 minutes (Gorenzel et al. 2002). Similarly,
60 scaring with distress calls marginally reduced *Corvus corax* numbers at roost but during a single night
61 only (Marchand et al. 2018). Finally, translocations are expensive and do not prevent displaced
62 individuals to return, because non-breeding individuals are highly mobile within very large home
63 ranges (Marchand et al. 2018). As most current control strategies seem inefficient (Jiguet 2020), it
64 appears necessary to look for other solutions to reduce or mitigate the damages. Ideally, such

65 solutions would ensure a sustainable co-existence of humans and corvids, also minimizing the costs
66 both of corvid management and of compensation/restoration.

67 There are numerous reports of the modern increase in urban populations of corvids,
68 reported to be linked to an increase in food (Vuorisalo et al. 2003) and nesting site availability (Kövéř
69 et al. 2015, Jokimäki et al. 2017). The establishment of urban parks was a prerequisite to the initial
70 colonization of cities by crows, while recent increases in biological waste production allowed the
71 increase of urban populations (Vuorisalo et al. 2003). Indeed, in cities, foraging urban crows feed on
72 food wastes and do not hesitate to empty public trash bins to access food, spreading garbage around
73 (Takenaka 2003). They also dig up freshly set-up plantations, in search of invertebrates in the
74 plantation holes. Finally, they uproot grass to access soil invertebrates, locally leading to extended
75 damages to lawn beds. Culling crows is no solution because of large-scale movements within the
76 metapopulations (Jiguet 2020), so other solutions have been searched for to reduce their urban
77 nuisances. Adding a lid to the public bins keep the crows away from wastes. Fixing safety nets over
78 recently planted flower beds, until proper rooting, proved to be a sustainable solution for crows and
79 flowers to coexist. This was done at Jardin des Plantes, a city park managed by the National Museum
80 of Natural History in central Paris, France. In Paris, urban carrion crows *Corvus corone* also do uproot
81 grass to access underground invertebrates, resulting in extended damages to grass lawns. Such
82 damages increased dramatically in the city since a drastic reduction of pesticide use within the green
83 spaces, allowing the return of some insect species, like chaffers, with locally high larvae densities in
84 the soil. Urban crows exploit this abundant and predictable food resource in autumn and winter, and
85 locally uproot the grass systematically when the larvae densities are high. Preserving lawn beds could
86 not be reached by implementing lethal methods, either to reduce crow numbers (because of large
87 influxes of rural crows to cities; Withey and Marzluff 2005) or to reduce larvae density (pesticides
88 being banned). Non-lethal solutions should be favored if they prove efficient to solve the problem, as
89 they are more ethically responsible, with further advantages if they reduce the economic costs of
90 damage reduction.

91 In this study, we implemented an experimental design in a urban park in Paris during two
92 consecutive years, in order to test whether the height of the grass could influence the occurrence
93 and extend of grass uprooting by foraging carrion crows. Taller grasses could prevent the crows to
94 initially detect the presence of underground larvae, and/or their ability to grasp grass tufts and plug
95 them. We hypothesized that reduced mowing would increase the height of the grass in winter and
96 reduce uprooting by foraging crows. We also aimed at verifying that any difference in uprooting
97 between experimental and control grass lawns is not driven by soil chafer density.

98

99 **Material and Methods**

100 **Study site**

101 The study was conducted in the Jardin des Plantes, Paris, France (48,84°N, 2.36°E), which is a large
102 urban park managed by the National Museum of Natural History. The park is mainly a botanical
103 garden, including an Alpine garden and a so-called ecological garden where trees and bushes are free
104 evolving. The park covers 0.4 hectares and includes numerous tall trees, some planted at the end of
105 the 18th century. The park has no night lighting, is closed to the public before sunset, and hosts a
106 crow nocturnal roost which can receive up to two hundred individuals. It focused on the Carré
107 Lamarck, composed of 16 lawn beds, 4 including bushes (and not considered here), and 12 being full
108 grass lawns bordered by edges or tracks, where the experiment was conducted.

109

110 **Experimental design**

111 The experimental treatment consisted of stopping mowing from the 1st September 2019 onwards,
112 with control beds being mown as usual, meaning regular mechanical mowing (petrol mower) every
113 two weeks until end of October. The first regular spring mowing occurs in early March, so we
114 conducted our experiment until February. The experimental design included replicates of lawn beds
115 within two blocks (see Appendix 1). The lawns were arranged in 6 lines (3 per block) of two beds, one
116 mown and one unmown (see Appendix 1). The cross design was intended to control for potential

117 placement effect of lawns within the site, as proximity to passes, bushes, and orientation, could also
118 influence grass height and invertebrate abundance. The lawns slightly differed in size, with an
119 average area \pm sd of $51 \pm 7 \text{ m}^2$ (range 42-64, see Table 1). The experiment was conducted again in
120 2021, but the treatment was reversed between mown and unmown lawns.

121

122 **Invertebrate censuses and vegetation height**

123 Each lawn was divided in 50x50cm cells (see Appendix 2). The cells were temporarily delineated in
124 the field with stakes and strings, during the few hours necessary to collect the damage, vegetation
125 and invertebrate data, which we collected from 4th to 11th February 2020 and 22nd-23rd February
126 2021. We selected four cells in each lawn where we measured the vegetation height and further
127 scalped the vegetation to detect larvae in the soil. These cells were located at 7 cells of the lawn's
128 border length wise and 3 cells width wise (see Appendix 2). If the cell was damaged, we switched to a
129 next cell for scalping. The next cell was chosen, located in the inner side of the lawn, first width wise,
130 then length wise, etc. if necessary (see Appendix 2 for an illustration of this selection process).

131 For each lawn, we measured the grass height in the four cells (rule and plate method; López-
132 Díaz et al. 2011). We made three measures in each cell and retained the average as the grass height
133 in that cell. We further scalped the vegetation and roots of the four cells (10 cm deep) to detect
134 invertebrates present the soil and roots. We counted and identified the encountered larvae. We
135 further summed the number of larvae for the 4 cells of a lawn.

136

137 **Estimating damages to lawns**

138 In all cells, we reported the number of patches where lawn has been uprooted, and the total
139 damaged area. For each lawn bed, the proportion of area damaged by crows was calculated as the
140 sum of the damaged areas for all cells of a lawn divided by the total area of the lawn (Appendix 2).

141

142 **Statistical analyses**

143 We first verified that the vegetation height was taller in unmown than in mown beds with a paired
144 Wilcoxon test. We then investigated the relation between experimental treatment and damages. We
145 conducted these analyses at the cell scale, using generalized linear mixed models (GLMM), where
146 fixed effects were treatment (mown or unmown) and random effects were the lawn nested in the
147 line. We investigated the probability for a cell to be damaged with a binomial model in which the
148 parameter to explain was the state of the cell (damaged: 1, undamaged: 0). We also investigated the
149 damaged area in cells with a quasi Poisson model. Finally, we compared the invertebrate abundance
150 between treatments using Poisson generalized mixed effect models (GLMM), with a random effect of
151 lawn bed identity. We performed all statistical analyses with R, using packages lme4 and MASS for
152 the quasi Poisson model.

153 We also analysed data collected in 2020 and 2021 simultaneously. The relation between
154 experimental treatment and damage (area uprooted in each bed, normalized by the area of the bed,
155 $n = 24$) was investigated with a quasi-Poisson model with fixed effect of treatment (mown or
156 unmown) and random effects of lawn nested in line, nested in year (2020 or 2021). The abundance of
157 larvae was compared between mown and unmown lawns using a Poisson model, with fix effect of
158 treatment and random effects of bed nested in year.

159

160 **Results**

161 **Lawn damages and experimental treatment**

162 As expected, the treatment resulted in higher vegetation height for unmown beds than for mown
163 beds: 8.6 ± 1.9 cm vs. 3.9 ± 0.9 cm in 2020, and 11.6 ± 2.6 cm vs. 3.9 ± 0.6 cm in 2021, respectively (for
164 both: paired Wilcoxon tests, $V=0$, $P = 0.03$). In 2020, all lawns presented some damaged grass area,
165 with a proportion varying between 0.05% and 18.2% (Table 1; see Fig. 1). In 2021, all six mown beds
166 presented some damaged grass area, but in more restricted proportion than in 2020 (between 0.01%
167 and 0.8%), whereas only two unmown beds had been damaged (proportions of 0.06% and 0.02%; see
168 Table 1). Analysing the data at the grid cell level, the probability of being damaged was significantly

169 different between treatments in both years (2020: $z = 3.97$, $df = 1$, $P < 0.001$, estimate 1.52 ± 0.38 ;
170 2021: $z = 4.65$, $df = 1$, $P < 0.001$, estimate 3.35 ± 0.72), while the damaged area per grid cell was
171 higher for control beds (2020: $z = 2.63$, $df = 5$, $P = 0.047$, estimate = 1.12 ± 0.43 ; 2021: $z = 4.07$, $df = 5$,
172 $P = 0.010$, estimate = 3.28 ± 0.80). When analysing 2020 and 2021 data together, the area uprooted
173 in unmown beds was significantly lower than in mown beds ($z = 3.89$, $df = 11$, $P = 0.0025$, estimate =
174 1.89 ± 0.48).

175

176 **Invertebrates and experimental treatment**

177 Within the soil of the 24 scalped grass cells, the main invertebrates found in 2020 were larvae of the
178 chaffer *Amphimallon majalis* ($n = 242$), of *Agriotes sp.* ($n = 84$) and of *Noctuidae* ($n = 8$), representing
179 84% of all detected invertebrates (excluding earthworms). We found larger numbers of invertebrate
180 larvae in unmown lawns than in mown lawns ($z = -4.86$, $P < 0.001$), while this difference remained
181 significant if restricting the data to only chaffer larvae ($z = -3.84$, $P < 0.001$). The mean number of
182 chaffer larvae \pm s.d. per 50x50 cell was 0.6 ± 0.8 in mown beds, 4.4 ± 5.0 in unmown beds. In 2021,
183 we found mainly larvae of chaffer *Amphimallon majalis* ($n = 105$), of *Agriotes sp.* ($n = 50$) and of
184 *Noctuidae* ($n = 7$), representing 85% of all detected invertebrates (excluding earthworms). The
185 number of invertebrate larvae did not differ between mown and unmown lawns ($z = 1.90$, $P = 0.06$),
186 with a similar result when considering only chaffer larvae ($z = 1.42$, $P = 0.155$). The mean number of
187 chaffer larvae \pm s.d. per 50x50 cell was 2.7 ± 2.8 in mown beds, 1.7 ± 1.9 in unmown beds. See Fig. 2
188 for an example of chaffer larvae as found under the grass of the studied lawns. When analysing 2020
189 and 2021 data together, the abundance of larvae did not differ between mown and unmown beds (z
190 $= -1.70$, $P = 0.089$), with similar results when focusing on chaffer larvae ($z = -1.48$, $P = 0.14$).

191

192 **Discussion**

193 By implementing an experimental treatment to the mowing of lawn beds in a city park, we
194 contrasted the grass height of lawns and compared the frequency and intensity of grass plugging by

195 foraging urban crows, in two consecutive years. We found that unmown lawns were less uprooted by
196 carrion crows, despite holding at least as many invertebrate larvae underground as mown lawns.

197 Two hypotheses can be formulated to explain this result. First, high grass may prevent crows
198 from detecting the presence of chaffer larvae in the soil. Piérard et al. (undated) have reported the
199 presence of a stridulatory apparatus on the legs and mandibles of *melolonthidae* larvae. If we
200 hypothesize that the crows are initially detecting chaffer larvae when they stridulate, we can expect
201 a higher grass to decrease the probability that the birds perceive the stridulations. This hypothesis is
202 not contradicted by the lower number of chaffer larvae in mown lawns compared to unmown ones.
203 Indeed, lower food density is not responsible for preventing the crows from plugging. Further
204 experiments should be conducted to test if crows detect larvae in the soil by sound. The second
205 possibility is that higher grasses are harder to unroot, while shorter grasses are more fragile (Dobbs
206 and Potter 2014) hence easier to plug. Either because longer strands are harder to pull, or because
207 higher grasses are better rooted. Cutting the lawns too short inhibits the growth of the lawn's root
208 system. The plants invest more in strand regrowth than in root development.

209 The higher chaffer larvae abundance in unmown lawns in 2020 can be explained by several
210 factors. First, *Amphimallon majalis* seems to lay heterogeneous groups of eggs in the soil (Shorey et
211 al. 1960). This laying could depend on surrounding trees or grass height; indeed, some experiments
212 have shown that tall vegetation reduces the number of laid eggs (Gyrisco et al. 1954). This point
213 could appear as contrary to our results, but the larvae we found were 1- or 2-year old, so laying
214 occurred long before the implementation of the experimental mowing – when all lawns were mown
215 similarly. Another possibility is that chaffer larvae move after laying. Indeed, some authors have
216 found out that these larvae are able to move horizontally and vertically (Villani et al. 1991; Shorey
217 and Gyrisco 1960), e.g. in response to changing temperatures and humidity (Shorey et al. 1960).
218 Chaffer larvae might sink deeper in the soil when the lawns are mown regularly hence when the
219 grass is shorter. Finally, the lower density of larvae in mown beds could result from a higher
220 predation by crows, though we sampled the invertebrates in undamaged cells within the lawns.

221

222 **Management recommendation**

223 Obviously, limited mowing prevented crows from uprooting the lawn beds, hence reducing that
224 nuisance in a city park, and thus reducing associated costs of grass lawn restoration. In our
225 experiment, the probability of uprooting was divided by a factor two to four, as did the uprooted
226 area. This also means that this management option is not totally efficient to avoid uprooting, as long
227 as chaffer larvae remain in the soil - but at least it reduces damages. If grass uprooting by crows is
228 locally a problem in a urban park, limited mowing should be considered on all grass lawns which are
229 expected to host larvae, ideally on all lawns to encourage crows to forage in other sites. As long as
230 unmowing consists of maintaining a tall but acceptable grass height, and is implemented in autumn
231 and winter, it should not challenge any maintenance of landscape perspectives. On the long-term,
232 fall unmowing might prove to be even more beneficial as reducing mowing events enhance grass
233 survival (Dobbs and Potter. 2014) and associated functions (Chollet et al. 2018), including ecosystem
234 services, protection of urban butterflies and pollinators, and global urban biodiversity enrichment.
235 Furthermore, it is obviously economically beneficial, by reducing the costs of lawn restoration, but
236 also of mowing. It is also obviously ethically more acceptable than any lethal method. We therefore
237 consider that stopping to mow lawn beds at the end of the summer is ecologically, economically and
238 ethically efficient to reduce grass uprooting by foraging urban crows.

239

240 **References**

241 Baltensperger AP, Mullet TC, Schmid MS, Humphries MS, Kövér L, Huettmann (2013). Seasonal
242 observations and machine-learning-based spatial model predictions for the common raven
243 (*Corvus corax*) in the urban, sub-arctic environment of Fairbanks, Alaska. Polar Biol DOI
244 10.1007/s00300-013-1376-7

245 Chiron F, Julliard R (2013) Assessing the effects of trapping on pest bird species at the country level.

246 Biol Conserv 158: 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.001>

247 Chollet S, Brabant C, Tessier S, Jung V (2018) From urban lawns to urban meadows: Reduction of
248 mowing frequency increases plant taxonomic, functional and phylogenetic diversity. *Landsc Urban*
249 *Plan* 180 : 121–4.

250 Comte S, Umhang G, Raton V, Raoul F, Giraudoux P, Combes B, Boué F (2017). *Echinococcus*
251 *multilocularis* management by fox culling: An inappropriate paradigm. *Prev Vet Med* 147: 178–
252 185.

253 Côté IM, Sutherland WJ (1997). The effectiveness of removing predators to protect bird populations.
254 *Conserv Biol* 11: 395-405.

255 Díaz-Ruiz F, García JT, Pérez-Rodríguez L et al (2010). Experimental evaluation of live cage-traps for
256 black-billed magpies *Pica pica* management in Spain. *Eur J Wildl Res* 56: 239–248.
257 <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0310-3>

258 Dobbs EK, Potter DA (2014) Conservation Biological Control and Pest Performance in Lawn Turf: Does
259 Mowing Height Matter? *Environ Manage* 53: 648–59.

260 Goodrich JM, Buskirk SW (1995) Control of abundant native vertebrates for conservation of
261 endangered species. *Conserv Biol* 9:1357-1364

262 Gorenzel WP, Blackwell BF, Simmons GD, Salmon TP, Dolbeer RA (2002) Evaluation of lasers to
263 disperse American crows, *Corvus brachyrhynchos*, from urban night roosts. *Int J Pest Manage* 48:
264 327-331, <https://doi.org/10.1080/09670870210151689>

265 Green AJ, Elmberg J, Lovas-Kiss Á (2019) Beyond Scatter-Hoarding and Frugivory: European Corvids as
266 Overlooked Vectors for a Broad Range of Plants. *Front Ecol Evol* 7: 133.
267 <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00133>

268 Gyrisco GG, Whitecomb WH, Burrage RH, Logothetis C, Schwardt HH (1954) Biology of the European
269 chafer *Amphimallon majalis* Razoumowsky (Scarabaeidae). *Mem Cornell Univ Agric Exp Stn* 228:
270 1–35.

271 Jiguet F (2020). The Fox and the Crow. A need to update pest control strategies. *Biol Conserv* 248:
272 108693. doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108693

273 Jokimäki J, Suhonen J, Vuorisalo T, Kövér L, Kaisanlahti-Jokimäki M-L (2017). Urbanization and nest-
274 site selection of the Black-billed Magpie (*Pica pica*) populations in two Finnish cities: From a
275 persecuted species to an urban exploiter. *Landscape Urban Plan* 157: 577-585.
276 doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.08.001

277 Kövér L, Gyüre P, Balogh P, Huettmann F, Lengyel S, Juhász L (2015). Recent colonization and nest site
278 selection of the Hooded Crow (*Corvus corone cornix* L.) in an urban environment. *Landscape*
279 *Urban Plan* 133: 78-86. doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.09.008

280 Kövér L, Tóth N, Lengyel S, Juhász L (2018a). Corvid control in urban environments: a comparison of
281 trap types. *NW J Zool* 14: 85-90.

282 Kövér L, Lengyel S, Takenaka M, Kirchmeir A, Uhl F, Miller R, Schwab C (2018b). Why do zoos attract
283 crows? A comparative study from Europe and Asia. *Ecol Evol* 9, doi: 10.1002/ece3.5881

284 López-Díaz JE, Roca-Fernández AI, González-Rodríguez A (2011). Measuring Herbage Mass by Non-
285 Destructive Methods: A Review. *Journal of Agricultural Science and Technology A* 1: 303-314.

286 Loretto MC, Schuster R, Itty C, Marchand P, Genero F, Bugnyar T (2017) Fission-fusion dynamics over
287 large distances in raven non-breeders. *Sci Rep* 7: 380.

288 Madden CF, Arroyo B, Amar A (2015) A review of the impacts of corvids on bird productivity and
289 abundance. *Ibis* 157: 1–7. <https://doi.org/10.1111/ibi.12223>

290 Marchand P, Loretto M, Henry P-Y, Duriez O, Jiguet F, Bugnyar T, Itty C (2018) Relocations and one-
291 time disturbance fail to sustainably disperse non-breeding common ravens *Corvus corax* due to
292 homing behaviour and extensive home ranges. *Eur J Wildl Res* 64: 57.
293 <https://doi.org/10.1007/s10344-018-1217-7>

294 Parkes J, Murphy E (2003). Management of introduced mammals in New Zealand. *NZ J Zool* 30: 335–
295 359.

296 Piérard S, Piérard-Franchimont C, Piérard GE (undated) Les Scarabées.
297 <https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/85057/1/SCARABEE.pdf>
298 Preininger D, Schoas B, Kramer D, Boeckle M (2019) Waste Disposal Sites as All-You-Can Eat Buffets
299 for Carrion Crows (*Corvus corone*). *Animals* 9: 215. <https://doi.org/10.3390/ani9050215>
300 Shorey H, Burrage RH, Gyrisco GG (1960) The Relationship Between Several Environmental Factors
301 and the Density of European Chafer Larvae in Permanent Pasture Sod. *Ecology* 41: 253–8.
302 Shorey H, Gyrisco GG (1960) Effects of Soil Temperature and Moisture on the Vertical Distribution of
303 European Chafer Larvae. *Ann Entomol Soc Am* 53: 666–70.
304 Takenaka M (2003). Crows problems in Sapporo area. *Glob Env Res* 7: 149-160.
305 Villani MG, Nyrop JP (1991) Age-Dependent Movement Patterns of Japanese Beetle and European
306 Chafer (Coleoptera: Scarabeidae) Grubs in Soil–Turfgrass Microcosms. *Environ Entomol* 20:
307 241–51.
308 Vuorisalo T, Andersson H, Hugg T, Lahtinen R, Laaksonen H, Lehtikoinen E (2003). Urban development
309 from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanisation in two
310 Finnish cities. *Landscape Urban Plan* 62: 69-87. [doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00124-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00124-X)
311 Withey J, Marzluff J (2005) Dispersal by juvenile American Crows influences population dynamics
312 across a gradient of urbanization. *Auk* 122: 205–21.

313 Figure 1. Examples of experimental and control lawn beds, as observed in February 2020 after 5
314 months of differential treatment. Upper: control lawn, mown as usual. Lower: experimental lawn,
315 unmown.

316 Figure 2. An example of chafer larvae (*Amphimallon majalis*) as found under the grass lawn of the
317 study site. White squares frame the larvae, with a zoom on one of them.

318 Table 1. Area (in meter squares) and proportion (in %) of lawn bed's area uprooted by carrion crows,
 319 in 2020 and 2021. Mown beds are number: 1,3,5,8,10,12 in 2020; 2,4,6,7,9,11 in 2021 (corresponding
 320 to proportion of uprooted area in bold).

Bed	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Area (m ²)	64.4	60	57.6	54	42	54	43.75	43.75	43.75	48	48.25	47.5
% of uprooted area in 2020	2.3	3.0	1.4	0.3	11.9	1.4	0.05	4.6	7.6	13.3	5.8	18.2
% of uprooted area in 2021	0	0.24	0	0.47	0	0.01	0.8	0.06	0.09	0.2	0.19	0

321

322 Appendix 1. Experimental design showing how lawn beds are located within the blocks and the lines.

323

324

325

326

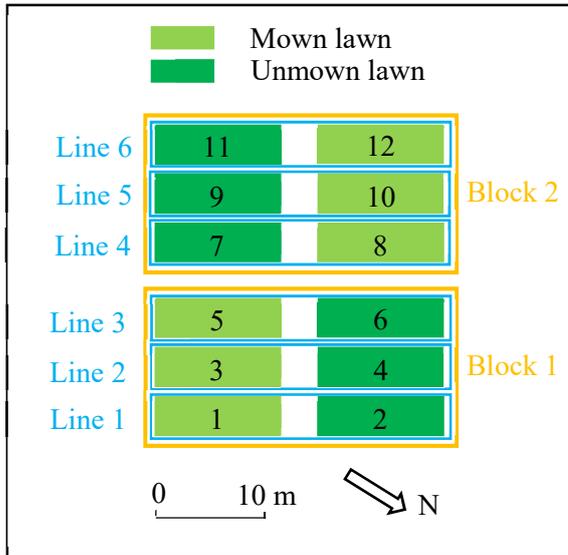
327

328

329

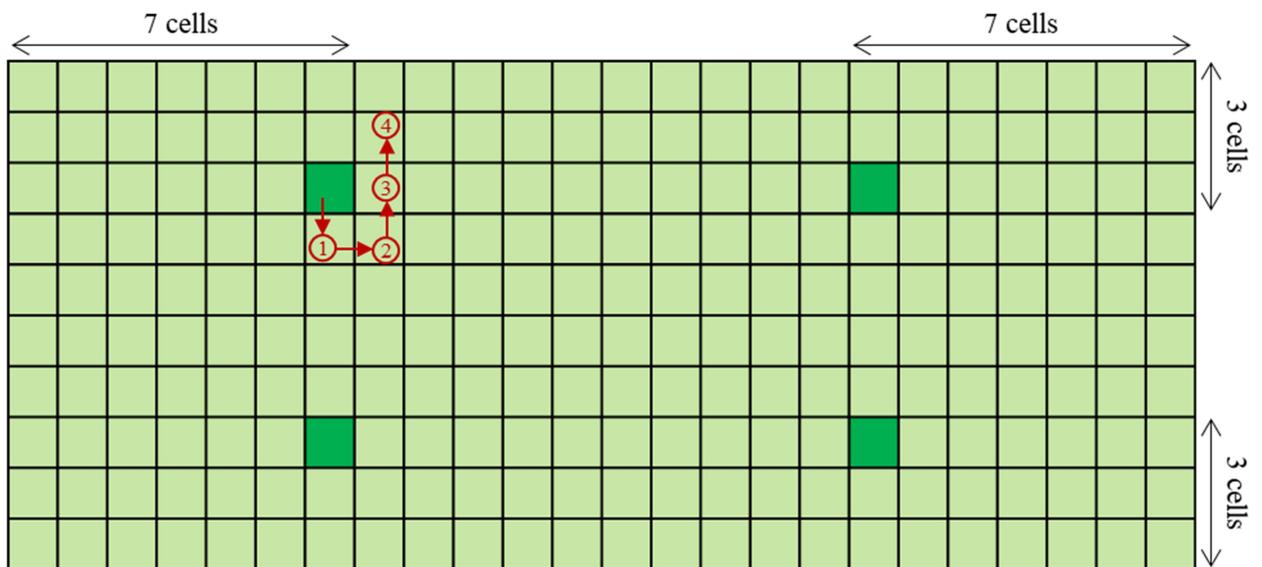
330

331



332 Appendix 2. Sampling design showing how lawn grid cells were selected to conduct the vegetation

333 and invertebrate surveys. Each cell is a 50x50cm square.



Scalped cell

→ ① Cell choice in case of damage of the first one

334

335

MOUVEMENTS DES CORNEILLES NOIRES URBAINES (*CORVUS CORONE*) ET GESTION DES NUISANCES

AUTEUR : Perrine LEQUITTE--CHARRANSOL

RÉSUMÉ :

La corneille noire (*Corvus corone*) est un oiseau pourvu de capacités cognitives très développées, et de grandes capacités d'adaptations. Ses effectifs ont considérablement augmenté en ville ces dernières années, où cette espèce est responsable de nombreuses nuisances. Toutefois, les mesures de régulation mises en place jusqu'à présent n'ont pas été efficaces, peut-être en raison de flux de corneilles entre la ville et la campagne.

Au cours de ce travail, j'ai étudié l'origine de corneilles urbaines à l'aide du dosage de métaux lourds contenus dans leurs plumes. Cette analyse a montré une origine diverse des jeunes corneilles capturées à Paris, mais n'a pas permis de conclure quant à leur lieu de naissance (rural ou urbain). Des modèles de capture-marquage-recapture m'ont permis d'estimer la survie apparente annuelle des corneilles du Jardin des Plantes et des Tuileries à environ 50 %. Les individus les plus jeunes paraissent avoir une survie apparente moindre que les corneilles plus âgées au Jardin des Plantes, tandis que l'inverse est observé aux Tuileries. Par ailleurs, les modèles à deux sites semblent mettre en évidence une asymétrie entre ces deux parcs, avec un flux d'oiseaux juvéniles vers les Tuileries et de corneilles âgées vers le Jardin des Plantes. Enfin, j'ai évalué l'impact des limitations des nuisances des corneilles urbaines, en montrant que l'absence de tonte des pelouses du Jardin des Plantes diminuerait leur arrachage par les corneilles.

Ce travail sera poursuivi dans le cadre d'une thèse de sciences, au cours de laquelle des plumes seront prélevées sur des corneilles rurales et urbaines afin d'avoir des valeurs de référence pour la concentration en métaux lourds. Les modèles de CMR seront également complexifiés, et des corneilles seront équipées de balises avec GPS intégré.

MOTS CLÉS :

DISPERSION, NUISIBLE, NUISANCES, GESTION DES POPULATIONS, COMPORTEMENT, ENVIRONNEMENT, CORNEILLE, *CORVUS CORONE*

JURY :

Président : Pr Bénédicte GRIMARD-BALLIF

Directrice de thèse : Pr Caroline GILBERT

Examineur : Dr. Pascal ARNÉ

STUDY OF MOVMENTS AND LIMITATION OF CROW'S DAMAGES

AUTHOR: Perrine LEQUITTE--CHARRANSOL

SUMMARY:

Carrion crow (*Corvus corone*) is a very clever bird and is highly adaptable, which enabled its population to considerably increase in cities, where it is responsible for damages. Yet, regulation measures that have been implemented so far have not proven to be effective. This is probably due to migrations of crows from rural to urban areas.

In this work I have studied the origin of Paris's crows thanks to the measure of heavy metals' concentration in their feathers. This analysis highlighted various origins of crows, but has not allowed to know if they were born in rural or urban areas. Then, capture-mark-recapture models enabled to estimate the annual apparent survival of carrion crows in the *Jardin des Plantes* and Tuileries at about 50%. Furthermore, I found out that apparent survival of young crows was lower than those of older crows in *Jardin des Plantes*. On the contrary, young crows appeared to have a higher apparent survival than old crows in Tuileries. In addition, young crows seemed to move from *Jardin des Plantes* to Tuileries, whereas old crows migrated from Tuileries to *Jardin des Plantes*. This result points out an asymetry between *Jardin des Plantes* and Tuileries, characterized by a flow of young crows from *Jardin des Plantes* to Tuileries and a flow of old crows from Tuileries to *Jardin des Plantes*. Finally, an absence of mowing seemed to protect the lawns of *Jardin des Plantes* against the damages due to carrion crows.

This study will be proceed in a Phd : feathers will be sampled from rural and urban crows, so as to have references values of heavy metal's concentrations. CMR models will also be improved, and crows will be equipped with GPS.

KEYWORDS:

DISPERSAL, PEST, NUISANCE, POPULATION MANAGEMENT, BEHAVIOUR, ENVIRONMENT, CROW, *CORVUS CORONE*

JURY:

Chairperson : Pr Bénédicte GRIMARD-BALLIF

Director : Pr Caroline GILBERT

Examinator : Dr. Pascal ARNÉ