

Mémoire

Auteur : Ganier, Clément

Promoteur(s) : Magain, Nicolas; 16383

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité spécialisée en biologie de la conservation : biodiversité et gestion

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/16422>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Étude des facteurs influençant l'occupation des nids et le succès reproducteur des vautours fauves (*Gyps fulvus*) à Madzharovo en Bulgarie



CLÉMENT GANIER

Mémoire rédigé par : Clément Ganier

Master 2 - Biologie de la Conservation, Biodiversité et Gestion, 2021-2022

Université de Liège, Département Biologie, Écologie et Évolution
Faculté des sciences

Supervisé par :

Nicolas Magain (Université de Liège) et Hristo Hristov (Rewilding Europe)

RÉSUMÉ DU MÉMOIRE

Étude des facteurs influençant l'occupation et le succès reproducteur des vautours fauves (*Gyps fulvus*) à Madzharovo, en Bulgarie.

Mémoire rédigé par Clément Ganier en 2022, au sein du Département de Biologie, Écologie et Évolution de l'Université de Liège, sous la supervision du promoteur Nicolas Magain, et parmi les équipes de Rewilding Europe, sous la supervision du co-promoteur Hristo Hristov. Un accord a permis l'utilisation de données de monitoring de la Société Bulgare pour le Protection des Oiseaux (BSPB), sous la supervision de Dobromir Dobrev.

Les vautours fauves (*Gyps fulvus*) ont disparu de plusieurs pays européens au cours des derniers siècles. Fortement dépendantes des systèmes agro-pastoraux extensifs, des colonies se reforment à proximité des humains, et le suivi de leur évolution pourrait permettre de mieux comprendre les obstacles que l'espèce rencontre dans sa recolonisation du continent.

L'objectif de ce mémoire est d'identifier les facteurs qui influencent l'occupation des nids et le succès reproducteur des couples installés dans la colonie de vautours fauves (*Gyps fulvus*) dans les falaises autour de la ville de Madzharovo, en Bulgarie. Une série de facteurs topographiques, anthropiques et météorologiques a été utilisée dans des modèles linéaires généralisés pour comprendre l'influence respective de chaque variable. Une analyse complémentaire a été faite pour comprendre l'effet de la structure d'âge du couple sur sa reproduction. L'hypothèse formulée est que l'occupation d'un nid et le succès reproducteur du couple qui y est installé au cours d'une année sont conditionnés par une combinaison de facteurs environnementaux, démographiques et anthropiques.

L'occupation des nids a été déterminée par une préférence pour la falaise Patron Kaya, pour des nids exposés au sud-est, sud, sud-ouest et ouest, pour des falaises plus pentues, ainsi que pour des nids plus proches des zones urbaines mais plus éloignés des zones fréquentées. L'occupation des nids a aussi été favorisée par les années avec moins de jours de neige, et un ensoleillement plus fort. Le succès reproducteur a été favorisé pour les nids exposés au sud-est, sud et sud-ouest, et pour les nids plus proches des zones fréquentées. L'initiation de l'incubation est apparue comme favorisée par l'absence d'immatrices dans le couple.

L'hypothèse proposée est donc vérifiée : l'occupation d'un nid et le succès reproducteur du couple qui y est installé au cours d'une année sont bien conditionnés par une combinaison de facteurs environnementaux, démographiques et anthropiques.

SUMMARY OF THE THESIS

Analysis of the factors influencing the occupancy and the breeding success of griffon vultures (*Gyps fulvus*) in Madzharovo, Bulgaria.

Thesis written by Clément Ganier in 2022, within the *Département de Biologie, Écologie et Évolution* of the *Université de Liège*, under the supervision of Nicolas Magain, and within Rewilding Europe team in Bulgaria, under the supervision of Hristo Hristov. Monitoring data was used in agreement with the Bulgarian Society for the Protection of Birds (BSPB), under the supervision of Dobromir Dobrev.

Griffon vultures (*Gyps fulvus*) have disappeared from several European countries during the last centuries. Depending on the extensive agro-pastoral systems, colonies are reforming close to human settlements, and the monitoring of their evolution could allow to understand the obstacles the species faces during its recolonisation of the continent.

The aim of this thesis is to identify the factors influencing the occupancy and the breeding success of the pairs installed in the griffon vultures (*Gyps fulvus*) colony on the cliffs around the town of Madzharovo, in Bulgaria. A series of topographic, anthropic and meteorological factors was used in generalized linear models to understand the respective influence of each variable. A complementary analysis was done to understand the effect of the pair age structure on its reproduction. The hypothesis is that the occupancy and the breeding success of the pair installed during a year are conditioned by a combination of environmental, demographic and anthropic factors.

Nests' occupancy was determined by a preference for the cliff Patron Kaya, for nests exposed to the south-east, the south, the south-west and the west, for steeper cliffs, and for nests closer from urban areas but further from frequented areas. Occupancy was also favoured during years with less snow days and more sunshine hours. Breeding success was better for the nests exposed to the south-east, the south and the south-west, and for the nests closer from the frequented areas. Incubation initiation was favoured by the absence of immature individuals in the breeding pair.

The hypothesis is therefore verified : nest's occupancy and the installed pair's breeding success during the year are conditioned by a combination of environmental, demographic and anthropic factors.

Remerciements

Merci à Hristo Hristov et Desislava Kostadinova de m'avoir permis de réaliser ce mémoire aux côtés de Rewilding Europe en Bulgarie, de m'avoir logé, prêté une voiture, fait rencontrer tant de monde et permis de participer au chantier de la volière.

Merci à Dobromir Dobrev pour m'avoir aidé à définir le sujet et la façon de le traiter. Merci pour tous ses conseils sur le terrain comme sur ordinateur, pour son énergie inépuisable, et pour m'avoir sauvé quand mon ordinateur m'a lâché.

Merci à Nicolas Magain pour les conseils, le suivi, les nombreuses corrections et le soutien à distance.

Merci à Tyty, Vihra, Pavel, Vladi et les autres bénévoles pour votre bonne humeur, vos barbecues et vos playlists qui ont rythmé les journées chantier à la volière.

Merci à Ivo pour ses sorties ornithologiques guidées, pour sa gentillesse hors pair, et pour avoir soutenu mon travail. Merci à Nushka pour son accueil au Nature Conservation Center et pour le prêt de pièges photographiques.

Merci à Marie-Pia pour ses rôles de collocatrice, de co-pilote et de concurrente féroce au jeu du castor.

Merci à ma famille pour son soutien, et à mes parents pour les relectures et pour être venus me retrouver en Grèce sur mon trajet du retour.

Enfin, mes plus grands remerciements sont pour Léa : merci pour ton soutien sans faille, pour tes relectures et corrections, pour tes talents de joueuse de fléchette en ligne comme en vrai, et surtout pour être venue participer à l'aventure bulgare avec moi. À nos prochaines expéditions !

Liste des figures

Figure 1 : répartition géographique des vautours fauves (<i>Gyps fulvus</i>) (d'après BirdLife International, 2022b).	5
Figure 2 : vue panoramique à 180° de Kovan Kaya depuis le méandre formé par la rivière Arda.	7
Figure 3 : vue sur Patron Kaya (versant de droite) et la rivière Arda en aval de Kovan Kaya. Le promontoire rocheux à gauche sert aux observateurs pour le monitoring des vautours.	8
Figure 4 : cartographie de la région d'étude, des types de terrain présents et de l'emplacement des nids.	16
Figure 5 : cartographie des types de terrain et des nids répertoriés sur le versant nommé Kovan Kaya. Le site de nourrissage est visible au centre, et les lieux fréquentés sont visibles en jaune tacheté.	18
Figure 6 : cartographie des types de terrain et des nids répertoriés sur le versant nommé Patron Kaya. Les lieux fréquentés sont visibles en jaune tacheté.	18
Figure 7 : évolution du nombre total de nids occupés (à gauche) et du nombre total de succès et d'échecs dans la reproduction des couples (à droite) de 2012 à 2022. L'occupation est donnée en nombre de nids occupés durant au moins un des trois passages du monitoring annuel. Le succès reproducteur est donné en nombre de juvéniles encore en vie au troisième passage, et l'échec reproducteur en nombre de nids où il n'y a plus de jeune en vie au troisième passage, ou lorsque le couple ne s'est pas reproduit.	24
Figure 8 : résultats des corrélations de Spearman calculées entre les variables topographiques et anthropiques. Le graphique de droite reprend les variables retenues car modérément corrélées (corrélations < 0.8).	26
Figure 9 : résultats des corrélations de Spearman calculées entre les variables météorologiques annuelles. Le graphique de droite reprend les variables retenues car modérément corrélées (corrélations < 0.8) et pour éviter une redondance des conditions météorologiques testées.	26
Figure 10 : résultats des corrélations de Spearman calculées entre les variables météorologiques des sept premiers mois. Le graphique de droite reprend les variables retenues car modérément corrélées (corrélations < 0.8) et pour éviter une redondance des conditions météorologiques testées.	27
Figure 11 : effet de la structure d'âge du couple sur la reproduction. Le diagramme de gauche compare les nombres de succès et échecs reproducteurs, donc si un juvénile était observé au troisième passage, de 2012 à 2021, pour les différentes catégories d'âge de couples. Le diagramme de droite reprend les nombres d'incubations et d'absences d'incubations relevés pour les nids occupés de 2012 à 2021 selon la structure d'âge du couple.	30

Figure 12 : diagramme à gauche pour comparer les succès et échecs reproducteurs, donc si un juvénile était observé au troisième passage, de 2012 à 2021, selon les deux types de nids. Le graphique de droite permet de suivre l'évolution de l'occupation des nids selon leur type de 2012 à 2021.	31
Figure 13 : graphiques montrant l'évolution du nombre de succès et d'échecs reproducteurs, donc si un juvénile était observé au troisième passage, pour les deux types de nids durant la période étudiée (2012 à 2021).	31
Tableau 1 : récapitulatif des données topographiques et de monitoring fournies par le BSPB après tri. Les données topographiques sont propres à chaque nid, les données de relevés sont propres à chaque nid pour les trois passages.	15
Tableau 2 : récapitulatif des données topographiques extraites depuis QGIS. Les valeurs sont propres à chaque nid.	17
Tableau 3 : récapitulatif des données météorologiques extraites depuis le site WeatherOnline. Pour chaque variable, une valeur est relevée par année.	19
Tableau 4 : récapitulatif des modèles de régressions linéaires effectués. Les modèles servent à expliquer la proportion totale de nids occupés par an et la proportion totale de succès reproducteurs par an, en utilisant les données météorologiques annuelles puis des sept premiers mois.	20
Tableau 5 : récapitulatif des tests de corrélations de Spearman effectués entre les données topographiques et anthropiques, puis les variables météorologiques annuelles, et enfin les variables météorologiques des sept premiers mois.	21
Tableau 6 : récapitulatif de l'ensemble des variables retenues et de leur récurrence.	21
Tableau 7 : récapitulatif des GLMM effectués pour expliquer l'occupation et le succès reproducteur. ...	22
Tableau 8 : récapitulatif des tests du chi-carré effectués dans l'analyse complémentaire.	23
Tableau 9 : résultats des modèles de régressions linéaires effectués pour expliquer la proportion totale de nids occupés par an. Le modèle A reprend les données météorologiques annuelles. Le modèle B utilise les données météorologiques des sept premiers mois. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.	24
Tableau 10 : résultats des modèles de régressions linéaires effectués pour expliquer la proportion totale de succès reproducteurs par an. Le modèle C reprend les données météorologiques annuelles. Le modèle D utilise les données météorologiques des sept premiers mois. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.	25
Tableau 11 : résultats des GLMM pour l'occupation des nids selon la méthode ANOVA ou la méthode bestglm. Le modèle 1 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables	

météorologiques annuelles. Le modèle 2 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables météorologiques des sept premiers mois. Les niveaux de significativité sont les suivants : * = <0.05, ** = <0.01, *** = <0.001.28

Tableau 12 : résultats des GLMM pour le succès reproducteur des nids selon la méthode ANOVA ou la méthode bestglm. Le modèle 3 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables météorologiques annuelles. Le modèle 4 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables météorologiques des sept premiers mois. Les niveaux de significativité sont les suivants : * = <0.05, ** = <0.01, *** = <0.001.29

Tableau 13 : résultats des tests du chi-carré. Les groupes sont utilisés pour voir s'ils conditionnent les valeurs des variables testées. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.....29

Données

Les données de monitoring utilisées dans ce mémoire ont été collectées par la Société Bulgare de Protection des Oiseaux (BSPB) de manière indépendante de 1980 à 2015, puis dans le cadre du projet LIFE Re-Vultures (LIFE14NAT/NL/901) de 2016 à 2021. Les données ont été mises à disposition pour ce travail de mémoire en accord avec la BSPB. Sont définis comme associés scientifiques les collecteurs de données suivants : Dobromir Dobrev, Volen Arkumarev, Anton Stamenov, Atanas Delchev, Stoycho Stoychev, Hristo Hristov, Dimitar Demerdzhiev et Vladimir Dobrev.

Ces données ont été complétées lors de la phase terrain de ce mémoire : l'occupation pour 2022 a été relevée en participant au monitoring de mai avec la BSPB, et les zones fréquentées ont été identifiées par observations directes de mi-février à fin mai 2022.

Table des matières

INTRODUCTION	1
a) État global de la biodiversité	1
b) Déclin des oiseaux	2
c) La situation des charognards	2
d) Les vautours : sujets d'étude	3
e) Les Rhodopes orientales bulgares : région d'étude	6
f) Les menaces qui pèsent sur les vautours	8
g) Les mesures de protection	11
h) Une nouvelle approche conservatoire : le Rewilding	13
i) Objectifs du mémoire	14
MATÉRIEL & MÉTHODE	14
1. Description des données	14
a) Données fournies par la BSPB	14
b) Données topographiques et anthropiques calculées	16
c) Données météorologiques	19
2. Sélection des données pour les modèles	20
3. Modèles testés	22
4. Analyses complémentaires	23
RÉSULTATS	23
1. Graphiques exploratoires	23
2. Sélection des données pour les modèles	24
3. Modèles linéaires généralisés	27
4. Analyses complémentaires	29
DISCUSSION	32
1. Influence des variables topographiques	32

2. Influence des variables anthropiques	33
3. Influence des variables météorologiques	35
4. Influence de la structure d'âge du couple	39
5. État de la population et incertitudes futures	39
CONCLUSION	42
BIBLIOGRAPHIE	44
ANNEXES	58

INTRODUCTION

a) État global de la biodiversité

Au cœur d'une crise majeure pour la biodiversité, la question de la coexistence entre les humains et la nature se pose. Durant la seconde moitié du XXème siècle, les activités humaines ont entraîné les changements les plus rapides qu'elles aient jamais imposé à la biodiversité, causant un net déclin : celui-ci a été principalement dirigé par les changements d'habitats, l'introduction d'espèces invasives, la surexploitation des écosystèmes, mais aussi par les changements climatiques résultant principalement d'une utilisation toujours plus importante des énergies fossiles (Millenium Ecosystem Assessment, 2005a). La première décennie du XXIème siècle, pourtant inspirée par la Convention pour la Diversité Biologique signée par 150 gouvernements au Sommet de la Terre à Rio en 1992, ne parvient pas à renverser la tendance : tandis que l'état de la biodiversité continue à se dégrader, les pressions sur la biodiversité pourtant déjà bien identifiées s'intensifient (Butchart *et al.*, 2010). La Liste Rouge des espèces menacées tenue par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) permet d'obtenir un aperçu global : 142 577 espèces y sont enregistrées, et 28% d'entre elles sont aujourd'hui en danger critique d'extinction, menacées ou vulnérables (IUCN, 2022). Ce sont donc un tiers des espèces répertoriées qui subissent un déclin plus ou moins rapide, ce qui fragilise le fonctionnement des écosystèmes, et donc leur capacité à fournir les services écosystémiques, bases pourtant essentielles à la survie de l'humanité sur Terre. Ce concept clé regroupe les différentes facettes des bénéfiques que les écosystèmes apportent : cela comprend des services d'approvisionnement en ressources, des services de régulation notamment de phénomènes climatiques, des services socio-culturels, le tout étant assuré par les services de support (Millenium Ecosystem Assessment, 2005b). La capacité de la biodiversité et de ces services écosystémiques à s'adapter au réchauffement climatique est cependant limitée, et décroît plus les scénarios prédisent une augmentation importante de température globale (IPCC, 2022). Dans ce contexte si délicat pour la biodiversité, la recherche en biologie de la conservation tient une place clé : en étudiant les espèces et les écosystèmes dans les plus fins détails, elle permet la prise des décisions les plus pertinentes pour maintenir la nature dans ses limites de résilience, et donc maintenir les services qu'elle offre.

b) Déclin des oiseaux

Les réponses des taxons aux changements globaux sont variées et liées à leurs caractéristiques, qu'elles soient écologiques, physiologiques, phénologiques ou encore éthologiques. Parmi les 11 162 espèces d'oiseaux répertoriées par l'IUCN, 1 145 sont aujourd'hui en danger critique d'extinction, menacées ou vulnérables, soit 13% d'entre elles (IUCN, 2022). Leurs importantes aires de répartition et leur mobilité pourraient expliquer pourquoi ce pourcentage d'espèces en danger est moins élevé que pour d'autres taxons comme les amphibiens (IUCN, 2022). Leur meilleure adaptabilité a cependant des limites que les changements climatiques vont mettre à l'épreuve : en étudiant l'évolution des populations de 8750 espèces d'oiseaux dans une moyenne des différents scénarios du Millenium Ecosystem Assessment, Jetz *et al.* (2007) ont prédit une contraction d'aire moyenne par espèce de 21 à 26% pour 2050, et de 29 à 35% pour 2100. Selon leur étude, les changements d'utilisation des terres et les déplacements d'écosystèmes liés aux changements climatiques vont augmenter le nombre d'espèces qui rempliront les critères de l'IUCN pour être considérées comme en danger : seront alors concernées 19 à 30% des espèces d'oiseaux en 2050, et 29 à 52% en 2100. D'importantes redistributions d'aires sont à prévoir pour ces organismes, avec notamment l'occupation d'écosystèmes plus en altitude pour contrer le coût métabolique lié au réchauffement climatique (McNab, 2003 ; Sekercioglu *et al.*, 2008). Bien que les oiseaux semblent être dans une situation moins critique que d'autres taxons, des changements démographiques majeurs semblent déjà avoir eu lieu : dans une étude, Gaston *et al.* (2003) estiment que les populations reproductrices d'oiseaux ont été amputées d'un cinquième à un quart de leurs effectifs depuis que les humains ont commencé l'agriculture. Ces considérations globales sont inquiétantes, mais ne mettent pas en lumière les variations qui existent dans les relations entre l'humain et des groupes spécifiques.

c) La situation des charognards

La guildes des charognards regroupe les espèces qui se nourrissent de carcasses : c'est un rôle écologique majeur, permettant l'élimination d'animaux morts non-prédatsés, ou les charognes d'animaux tués laissées par les prédateurs (DeVault *et al.*, 2003). Les carcasses sont une source de nourriture très imprévisible, que ce soit dans le temps ou dans l'espace, et certains taxons sont plus adaptés pour les localiser et les exploiter (Buechley & Şekercioglu, 2016). Il existe un continuum de charognards plus ou moins facultatifs, pour qui les carcasses occupent une part variable du régime alimentaire (DeVault *et al.*, 2003). Les vautours représentent la guildes fonctionnelle la plus menacée parmi les oiseaux, et 77% des

espèces de vautours sont en déclin (Buechley & Şekercioğlu, 2016 ; Şekercioğlu *et al.*, 2004). Si la plupart des espèces de vautours consomment surtout des charognes de taille importante, comme des grands mammifères, certains comme le vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*) se nourrissent de proies plus petites qu'ils peuvent chasser eux-mêmes, et sont parfois détritivores ou coprophages (Génsbøl, 2009). Le régime alimentaire si spécifique du charognard est un service écosystémique pourtant essentiel : les cadavres, en se décomposant, sont attaqués par une grande diversité de micro-organismes d'origine bactérienne, virale ou fongique, dont certains sont pathogènes et peuvent transmettre des maladies dans les écosystèmes (Markandya *et al.*, 2008 ; Plaza *et al.*, 2020). Dans certains écosystèmes, les vautours permettent l'élimination de 90% des carcasses disponibles dans l'environnement (Houston, 1986). Pourtant, malgré un rôle écologique considérable et bénéfique pour les humains, la méconnaissance à leur sujet leur a souvent porté préjudice.

d) Les vautours : sujets d'étude

Le nom vernaculaire "vautour" décrit un groupe polyphylétique, incluant des espèces venant de deux lignées indépendantes : des vautours se trouvent d'une part dans l'ordre des Cathartiformes, et d'autre part dans l'ordre des Accipitriformes, les deux ordres s'étant séparés il y a 58 millions d'années (Prum *et al.*, 2015). L'ordre des Cathartiformes comprend uniquement la famille des Cathartidae, qui regroupe cinq genres et sept espèces de vautours du Nouveau-Monde, vivants donc sur le continent américain (Mindell *et al.*, 2018). L'ordre des Accipitriformes comprend trois familles dont les Accipitridae, incluant notamment les huit genres et 15 espèces de vautours de l'Ancien-Monde, habitants donc sur les continents africain, asiatique et européen (Mindell *et al.*, 2018).

Le rôle fonctionnel de charognard implique la présence d'adaptations morphologiques et physiologiques, qui sont liées au régime alimentaire précis de chaque espèce. Les espèces spécialisées dans la consommation de la chair des grosses carcasses ont des becs puissants, et la tête et le cou dénudés de plumes, car le duvet absorbe moins de sang que les plumes : cela se retrouve par exemple chez le vautour fauve (*Gyps fulvus*), et permet aussi de faire une thermorégulation par temps chaud, mais nécessite de replier la tête dans les plumes par temps froid (Génsbøl, 2009 ; Wink, 1995). Les espèces comme le gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*), spécialisées dans la consommation des os et vivant plus en altitude, ont un bec robuste et un cou plumeux (Génsbøl, 2009 ; Forsman, 2017). Les vautours percnoptères (*Neophron percnopterus*) sont eux spécialisés dans la consommation de petites espèces et de déchets organiques, leur bec est bien plus fin, et seule la partie antérieure de la tête, donc le front et la gorge, sont dénudés (Génsbøl, 2009). Afin de digérer les cadavres et d'éviter de tomber malade face aux pathogènes présents dans les carcasses en décomposition, les

vautours ont un pH particulièrement acide (jusqu'à un) dans leur estomac (Houston, 1975). Les vautours ont aussi une acuité visuelle pouvant être jusqu'à deux fois supérieure à celle d'un humain, leur permettant de repérer des carcasses en vol à bonne distance (Cronin *et al.*, 2014 ; Fischer 1969).

Des espèces migratrices sont présentes dans les deux familles de vautours : cette stratégie apparaît dès lors qu'il y a des cycles annuels de disponibilité en nourriture dans l'environnement, et que quitter les zones de reproduction ou les quartiers d'été une partie de l'année confère un avantage aux individus migrants (Lack, 1954 ; Newton, 2010). Les vautours sont des grands planeurs, utilisant les courants d'air ascendants lorsque le vent est dévié par une pente ou une falaise, et les ascendances thermiques qui sont des colonnes d'air chaud formées par le réchauffement du sol par le soleil (Forsman, 2017). Ce vol représente un très faible coût énergétique permis par une grande surface alaire conférant une meilleure portance, mais est donc particulièrement dépendant des conditions météorologiques (Forsman, 2017 ; Newton, 2008 ; Ruxton & Houston, 2004). Il contraint les migrations à s'effectuer par les détroits pour éviter les masses d'eau, et par les chaînes rocheuses pour profiter au maximum des courants aériens (Génsbøl, 2009). Toutes les espèces ne sont cependant pas migratrices, et toutes les populations et individus non plus. L'Europe abrite quatre espèces de vautours, les vautours fauves (*Gyps fulvus*), les vautours percnoptères (*Neophron percnopterus*), les vautours moines (*Aegypius monachus*) et les gypaètes barbus (*Gypaetus barbatus*), dont seule la dernière n'est pas migratrice (Génsbøl, 2009). Dans le cadre de ce mémoire, seule la première espèce est étudiée dans les Rhodopes orientales en Bulgarie :

- **Le vautour fauve (*Gyps fulvus*) :**

Membre de la famille des Accipitridae, ou vautours de l'Ancien Monde, l'espèce a été décrite en 1783 par Carl Ludwig Habbitz. Deux sous-espèces sont distinguées : *Gyps fulvus fulvus* vivant dans le Sud de l'Europe, en Afrique au nord de l'équateur, au Moyen-Orient et jusqu'à la Mongolie, et *Gyps fulvus fulvescens* en Inde, au Pakistan et au Népal (BirdLife International, 2022b ; Forsman, 2017).

Ce vautour a une envergure de 240 à 280 cm, une longueur de 95 à 105 cm et un poids de 9 à 12 kg (Gangoso *et al.*, 2021 ; Génsbøl, 2009 ; Mundy *et al.*, 1992). Il tient son nom de la couleur café-au-lait de son plumage, bien que celle-ci contraste particulièrement avec le brun sombre des rémiges (Forsman, 2017). Sa tête et son cou sont entièrement couverts d'un duvet blanc-gris et son oeil est sombre chez les juvéniles, et devient clair chez les adultes (Génsbøl, 2009). La collerette de plumes qu'il possède à la base du cou, d'une couleur similaire au corps chez les juvéniles, devient blanche chez l'adulte (Forsman, 2017).

Selon les sources, il y aurait 80 000 à 120 000 individus dans le monde, dont environ 65 000 individus en Europe, et 50 000 rien qu'en Espagne : avec autant d'individus, l'espèce est classée en "préoccupation mineure" par IUCN (BirdLife International, 2022b ; Botha *et al.*, 2017). L'espèce a une distribution large et la première source mentionne le fait que la population globale est possiblement sous-estimée.



Figure 1 : répartition géographique des vautours fauves (*Gyps fulvus*) (d'après BirdLife International, 2022b).

Particulièrement dépendants des courants aériens pour leurs ascensions en cercles, les vautours fauves (*Gyps fulvus*) nichent et se reposent sur des falaises, à proximité de milieux suffisamment ouverts pour pouvoir y repérer des cadavres (Botha *et al.*, 2017). Les individus installent leurs nids à proximité des autres membres de la colonie, et se retrouvent parfois à plus de 100 couples sur une falaise (Mihoub *et al.*, 2009). Ils préfèrent les régions plus chaudes avec des précipitations faibles et de grandes densités en bétail (Dobrev & Popgeorgiev, 2020).

Des mouvements migratoires sont observés principalement chez les populations les plus au nord qui rejoignent alors des quartiers hivernaux plus au sud, le phénomène est aussi courant chez les juvéniles, ces derniers effectuant des déplacements pour relier les différentes populations (Botha *et al.*, 2017 ; Dobrev *et al.*, 2021 ; Génsbøl, 2009). Pour les populations migratrices, une importante fidélité au site de naissance est observée, et les individus y retournent à chaque printemps (Pirastru *et al.*, 2021). Dans les Rhodopes orientales, les colonies sont composées d'adultes sédentaires (Poirazidis *et al.*, 2011).

Abondante au XIX^{ème} siècle dans les Balkans, l'espèce vivait dans les différentes montagnes bulgares : Rila, Pirin, Vitosha, Stara Planina ("Grand Balkan" en français) et les Rhodopes, mais se trouvait aussi sur le plateau Provadiya-Royak, le long du Danube, et même au Cap Kaliakra au bord de la Mer Noire (Cramp & Simmons, 1980 ; Demerdzhiev *et al.*, 2007 ; Demerdzhiev *et al.*, 2014 ; Dobrev & Stoychev, 2013). Impactées par les campagnes d'empoisonnements et la chasse, les populations bulgares disparaissent et il ne reste dans les années 60 que quelques individus mais probablement aucun couple reproducteur (Hudson, 1975 ; Stoyanov, 2010). A la fin des années 70, une petite population comprenant un couple se reconstitue dans les Rhodopes orientales, et une trentaine d'individus sont observés, amorçant le grand retour de l'espèce dans le Sud-Est de la Bulgarie (Demerdzhiev *et al.*, 2014 ; Michev *et al.*, 1980). A partir de 1988, deux sites de nourrissages sont créés dans la région pour soutenir les vautours, et au cours du temps deux autres sites seront créés (Dobrev & Stoychev, 2013). La population augmente alors et en 2019, plus de 500 couples sont installés dans les Balkans (Bulgarie, Croatie, Grèce, Macédoine du Nord et Serbie), et 106 sont répertoriés dans les Rhodopes orientales en 2020 (BSPB, 2022 ; Dobrev *et al.*, 2021). Les effectifs se reconstituent aussi à Stara Planina et à Pirin grâce à d'intenses programmes de réintroduction à partir de 2003, et les colonies se multiplient, s'installant dans de nouvelles localités (Dobrev & Stoychev, 2013 ; Dobrev *et al.*, 2021 ; Stoev *et al.*, 2015 ; Stoyanov *et al.*, 2015 ; Stoyanov *et* Bonchev, 2012).

e) Les Rhodopes orientales bulgares : région d'étude

La chaîne des Rhodopes est un massif montagneux de 14 735 km² qui s'étend au sud de la Bulgarie (80%) et au nord-est de la Grèce (20%) avec une altitude moyenne de 785 m, et un pic à 2191 m nommé Golyam Perelik (Danchev, 1998 ; Perry, 1995).

L'étude réalisée dans le cadre de ce mémoire se focalise sur les falaises Kovan Kaya et Patron Kaya à proximité de la ville de Madzharovo, dans les Rhodopes orientales, qui se trouvent dans un contexte géologique volcanique (Caracciolo *et al.*, 2012). La ville de Madzharovo était peuplée par 576 habitants en 2020, mais beaucoup d'infrastructures et d'habitations sont abandonnées, ou occupées uniquement durant la saison estivale (NSI, 2020). Le mode de vie rural a été transformé par l'industrie minière qui était florissante pendant l'ère soviétique jusque dans les années 90, mais aujourd'hui ce sont surtout des élevages et des cultures de petite taille qui font vivre la région, et la densité de population y est très faible (Demerdzhiev *et al.*, 2014 ; LIFE Neophron, 2022). L'agro-pastoralisme est très présent dans les alentours, et tous les jours des bergers accompagnés d'un troupeau et de chiens peuvent être rencontrés.



Figure 2 : vue panoramique à 180° de Kovan Kaya depuis le méandre formé par la rivière Arda (Clément Ganier, 2022).

La partie bulgare des Rhodopes orientales est à la transition entre les climats méditerranéens et continentaux, définis ici comme des conditions climatiques subméditerranéennes, qui se traduisent par des hivers doux et humides, des étés chauds et secs, et une période automnale prolongée (Giorgi & Lionello, 2008 ; Nedkov & Gikov, 2009 ; Shishkov & Kolev, 2014a). Les températures moyennes annuelles y sont de 12,2 à 12,8 °C, et les précipitations moyennes annuelles de 609 à 761 mm (Shishkov & Kolev, 2014a). La région est particulièrement vallonnée et constituée de l'alternance d'écosystèmes chauds subhumides avec des chênaies et chênaies-charmaies, et d'écosystèmes chauds à semi-arides avec des chênaies et des maquis (Nedkov & Gikov, 2009). La typologie pédologique développée en Bulgarie met en évidence la présence importante de "cinnamonic forest soils" assez pauvres et avec une teinte orangée, sur lesquels poussent des végétations xériques, mésophytiques et mésothermiques : les espèces de chênes sont très présentes comme le chêne pubescent (*Quercus pubescens*), le chêne chevelu (*Quercus cerris*), le chêne de Hongrie (*Quercus frainetto*), le chêne des Apennins (*Quercus pubescens virgiliana*), mais aussi d'autres arbres comme l'orne (*Fraxinus ornus*), l'érable de Montpellier (*Acer monspessulanum*) ou le genévrier de Grèce (*Juniperus excelsa*), et pour les strates inférieures ce sont surtout des arbrisseaux épineux comme l'épine du Christ (*Paliurus spina-christi*), le genêt de Lydie (*Genista lydia*), ou encore des plantes buissonnantes comme les astragales *Astragalus angustifolius* et *Astragalus thracicus* (Shishkov & Kolev, 2014b). Les Rhodopes orientales sont aussi parcourues par des "serpentine soils", obtenus par l'altération de roches magmatiques assez pauvres en nutriments mais riches en métaux lourds, sur lesquelles vit une végétation steppique parsemée de conifères comme les pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) (Rajakaruna & Boyd, 2014 ; Whittaker, 1954).



Figure 3 : vue sur Patron Kaya (versant de droite) et la rivière Arda en aval de Kovan Kaya. Le promontoire rocheux à gauche sert aux observateurs pour le monitoring des vautours (Clément Ganier, 2022).

Grâce à la présence d'importantes falaises, de milieux ouverts semi-arides et de bétail, la région a été propice au retour des vautours. Le pays abrite aujourd'hui des vautours fauves (*Gyps fulvus*), des vautours percnoptères (*Neophron percnopterus*) et des vautours moines (*Aegypius monachus*) (Dobrev & Stoychev, 2013). Certaines zones sont pâturées par des bisons d'Europe (*Bison bonasus*), des chevaux (*Equus caballus*) de race Karakachan et Konik, des daims européens (*Dama dama*) et des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*), dont les carcasses permettent de nourrir les vautours, mais aussi les loups (*Canis lupus*) et les chacals dorés (*Canis aureus moreoticus*) (Allen *et al.*, 2021). D'importantes populations de tortues de Hermann (*Testudo hermanni*) et de tortues grecques (*Testudo graeca*) vivent dans la région, ainsi qu'une petite population de sousliks d'Europe (*Spermophilus citellus*) : ces espèces sont occasionnellement chassées par les vautours percnoptères (*Neophron percnopterus*) (Allen *et al.*, 2021 ; Petrov, 2004).

f) Les menaces qui pèsent sur les vautours

Jusqu'à la seconde moitié du XX^{ème} siècle, l'éradication des prédateurs et des charognards sans distinction entre eux était courante, et parfois même encouragée dans le cadre de campagnes d'extermination (Génsbøl, 2009). Les carnivores européens entraînent en conflit avec les éleveurs en attaquant leur bétail, et par extension, la haine envers eux s'est étendue aux oiseaux qui rôdaient autour de leurs proies, et notamment aux rapaces (Génsbøl,

2009 ; Tavares, 2013). Beaucoup de fermiers pensent que les vautours s'attaquent à leurs bêtes, alors que le phénomène reste particulièrement occasionnel (Ballejo *et al.*, 2020). Les persécutions qui touchent encore les vautours sont de natures variées et il est nécessaire de les identifier pour mieux appréhender la conservation de ces espèces (Tavares, 2013).

L'empoisonnement délibéré des carcasses ou l'utilisation d'appâts empoisonnés est la menace majeure qui touche les vautours (Dobrev & Stoychev, 2013). Cette pratique est intimement liée aux pratiques agricoles et était déployée surtout là où le bétail était en pâturage libre, à la merci des prédateurs (Mateo-Tomás *et al.*, 2012). Employée surtout afin d'éradiquer les carnivores, cette méthode est non-sélective et a activement participé au déclin des vautours européens dans le Sud-Est de l'Europe dans les années 50 et 60, et à certaines extinctions locales, alors que ces espèces y étaient encore courantes au XIX^{ème} siècle (Dobrev & Stoychev, 2013 ; Stoyanov, 2010). Le principal composé utilisé pour ces empoisonnements était la strychnine, un alcaloïde synthétisé depuis les années 50, particulièrement toxique et à effet rapide (Génsbøl, 2009 ; Sarrazin, 2013). La strychnine a été interdite dans la plupart des pays européens, mais l'utilisation d'appâts empoisonnés a été interdite plus tardivement : en Espagne la pratique était encore légale jusqu'en 1983 par exemple (Génsbøl, 2009 ; Tavares, 2013). Le projet LIFE+ VeneNo (LIFE08 NAT/E/000062) mené en Espagne a montré que de 2005 à 2010, plus de 70 substances toxiques ont pu être identifiées dans des appâts et cadavres d'animaux empoisonnés, mais les produits les plus utilisés sont le carbofuran dans 22% des cas, et l'aldicarbe dans 50% des cas : bien que ces deux produits soient interdits à la vente depuis 2007, les stocks ont continué d'être utilisés par des particuliers (De la Bodega, 2012). En réalité beaucoup de pesticides légaux utilisés en agriculture sont détournés de leur usage pour devenir des poisons, ce qui rend la régulation de ces pratiques particulièrement complexe (Tavares, 2013). Ces empoisonnements illégaux seraient notamment responsables du déclin des vautours en Afrique de l'Est (Virani *et al.*, 2011).

Il existe aussi un "empoisonnement fantôme" (Tavares, 2013) que peuvent subir ces vautours de différentes manières. Par le phénomène de bioaccumulation, les prédateurs accumulent les substances toxiques rémanentes stockées dans chacune de leurs proies et se retrouvent donc empoisonnés : qu'ils soient insecticides, herbicides ou rodenticides, ces produits parviennent finalement à tuer des vautours (Buechley & Şekercioğlu, 2016 ; Génsbøl, 2009 ; Streit, 1992). Les médicaments utilisés pour le bétail peuvent aussi constituer une source d'empoisonnement importante pour les vautours (Mateo-Tomás, 2013 ; Tavares, 2013). Parmi les traitements vétérinaires les plus utilisés, le diclofénac est un anti-inflammatoire qui a eu des conséquences désastreuses pour certaines populations de vautours : il génère chez les vautours une défaillance rénale rapidement mortelle (Green *et al.*, 2004 ; Oaks *et al.*, 2004). Dans le sous-continent indien, le diclofénac est responsable de

la quasi-extinction de plusieurs espèces de vautours (Green *et al.*, 2004 ; Prakash *et al.*, 2007). Un autre empoisonnement involontaire arrive couramment avec les plombs utilisés pour la chasse, qui deviennent un danger lorsque les carcasses ne sont pas récupérées. Au Botswana, Garbett *et al.* (2018) ont montré que les fragments de munitions sont ingérés par les vautours à dos blanc (*Gyps africanus*), et qu'ils possèdent des doses de plomb dans le sang plus élevées dans les aires de chasse et pendant la saison où elle est ouverte. À long terme, le plomb accumulé dans les tissus osseux peut affecter leur minéralisation, et donc augmenter le risque de fractures (Gangoso *et al.*, 2009).

La chasse peut aussi directement cibler les vautours, et cette persécution est un phénomène séculaire reposant principalement sur des superstitions et un manque de connaissances (Boshoff & Vernon, 1980). Considérés comme des créatures démoniaques répandant la peste ou d'autres maladies, les vautours ont été longtemps chassés et la pratique était parfois même encouragée par l'Etat (Campbell, 2009 ; Génsbøl, 2009). Après les années 50, la pratique de la chasse dans les campagnes en Europe s'est intensifiée avec des fusils modernes plus précis, et de nombreux rapaces en ont fait les frais (Papadopoulos, 2013). Désormais illégaux, les tirs sur les vautours sont encore observés mais constituent une cause de mortalité d'une ampleur plus limitée que les empoisonnements (Demerdzhiev *et al.*, 2014 ; Dobrev & Stoychev, 2013 ; Hatzofe, 2013).

Certaines menaces, plus passives, contribuent aussi au déclin des vautours. Les collisions avec des éoliennes et des fils électriques, ainsi que l'électrocution avec des pylônes électriques non-sécurisés sont aussi à l'origine de nombreuses morts (Angelov *et al.*, 2012 ; Dobrev & Stoychev, 2013). Les collisions seraient responsables de 18% des pertes chez les gypaètes barbus (*Gypaetus barbatus*) en Europe depuis les années 50 (Margalida *et al.*, 2008). Une étude publiée par Vasilakis *et al.* (2016) estime que 5 à 11% des vautours moines (*Aegypius monachus*) de la population des Rhodopes orientales meurent chaque année à cause des fermes éoliennes situées sur la partie grecque du massif, alors même que d'autres projets sont prévus dans la région.

Les importantes transformations du paysage et des pratiques agricoles constituent des difficultés supplémentaires pour les populations de vautours, notamment en Europe. Dans un continent fortement dépeuplé de ses ongulés sauvages, notamment dans les écosystèmes méditerranéens, les vautours sont devenus particulièrement dépendants du bétail domestique pour se nourrir (Margalida *et al.*, 2011a ; Mateo-Tomás, 2013). L'élevage extensif en particulier, et les systèmes agro-pastoraux permettant la libre circulation du bétail et le broutage des écosystèmes sont très favorables aux populations de vautours (Bernúes *et al.*, 2011 ; Mateo-Tomás, 2011). Ces systèmes tendent cependant à être abandonnés, ou transformés en élevages plus intensifs, ce qui génère de nombreux problèmes : les écosystèmes se referment et se transforment en forêts, l'accès aux carcasses devient

compliqué pour des oiseaux de grande taille, et les quantités de cadavres domestiques très limitées (Mateo-Tomás, 2013 ; Steinfeld *et al.*, 2010). Avec l'intensification des élevages, les vautours auraient pu bénéficier d'une source d'alimentation plus conséquente, mais l'augmentation de la densité de bétail crée les conditions idéales pour la propagation de maladies : l'intensification se fait donc aussi dans l'utilisation des traitements vétérinaires, avec des médicaments parfois toxiques pour les vautours (Reid *et al.*, 2010). Des régulations sanitaires ont aussi été adoptées quand l'encéphalopathie spongiforme bovine (BSE) ou "maladie de la vache folle" a commencé à se répandre en Europe (Donázar *et al.*, 2009 ; Tella, 2001). La libre disposition en milieu naturel des cadavres issus d'élevage est désormais fortement limitée, ce qui a diminué la quantité de nourriture disponible (Camiña, 2004 ; Donázar *et al.*, 2009). Ces lois ont eu des conséquences limitées en Espagne, le pays contenant les populations les plus importantes de vautours européens, notamment grâce à la subsistance illégale de la pratique, mais elles ajoutent une difficulté supplémentaire pour la survie des vautours et participent à l'augmentation des conflits avec les éleveurs à cause de comportements plus agressifs (Camiña, 2004 ; Donázar *et al.*, 2009 ; Margalida & Colomer, 2012 ; Zuberogoitia *et al.*, 2010). Aujourd'hui encadrés par des régulations européennes plus récentes, les sites de nourrissages sont une pratique essentielle pour la conservation de ces charognards (Christofi, 2013). L'utilisation de ces sites est encore plus importante quand la disponibilité en carcasses naturelles est faible, ou quand les conditions météorologiques rendent la recherche de nourriture trop complexe (Arkumarev *et al.*, 2021a). L'anthropisation du milieu est un facteur de stress vérifiable au niveau physiologique, qui peut avoir des conséquences délétères pour la santé des individus et donc leur fitness (Gangoso *et al.*, 2021).

Enfin, différentes pratiques minoritaires constituent des menaces plus ou moins fortes selon les régions. Le projet LIFE Re-Vultures (LIFE14NAT/NL/901) qui s'est déroulé de 2016 à 2021 dans les Rhodopes orientales grecques et bulgares a mis en évidence que 30% des nids sont situés sur des falaises à proximité immédiate des humains, et les nuisances causées par les touristes, campeurs, collecteurs d'œufs et sportifs de plein air sont non-négligeables (Arkumarev *et al.*, 2020).

La conservation des vautours est donc un sujet complexe : leur déclin s'explique par une grande diversité de pressions subies à des échelles très variables, les mesures de protection doivent donc être adaptées en conséquence.

g) Les mesures de protection

Au niveau international, la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES) est signée en 1973 et ratifiée par

l'Union Européenne : toutes les espèces de vautours sont reprises en Annexe I, les espèces européennes sont reprises en Annexe A et leur transfert ou leur maintien en captivité doivent répondre à diverses conditions (CITES, 2022 ; Papazoglou, 2013).

Au niveau européen, les vautours sont protégés par une série de mesures légales. Les quatre espèces sont reprises en Annexe I de la Directive Oiseaux 2009/147/EC adoptée en 1979 et amendée en 2009 : les Etats membres de l'Union Européenne doivent prévoir des mesures de conservation et définir des zones de protection spéciale (ZPS) pour ces espèces (European Commission, 2022a ; Papazoglou, 2013). Ces ZPS seront reprises aux côtés des zones spéciales de conservation (ZSC) définies par la Directive Habitats 92/43/EEC afin de former le réseau Natura 2000, outil majeur de la conservation en Europe (European Commission, 2022b et 2022c). Le réseau Natura 2000 comprend aujourd'hui 720 sites protégés pour les vautours fauves (*Gyps fulvus*) et 592 pour les vautours percnoptères (*Neophron percnopterus*) en Europe, et la Bulgarie a établi 23 sites Natura 2000 dédiés spécifiquement aux vautours (Natura 2000 Viewer, 2022).

Les quatre espèces de vautours européens sont aussi reprises en Annexe II de la Convention de Berne adoptée en 1979 : les 51 signataires européens et africains doivent protéger les individus, les œufs, les nids et les sites où ces espèces sont présentes (EUR-Lex 2022 ; Papazoglou, 2013).

La Convention de Bonn ou Convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant la faune sauvage (CMS) adoptée en 1979 reprend les espèces les plus menacées comme le vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*) en Annexe I, et les trois autres vautours européens en Annexe II, dont le gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*), bien qu'il ne soit pas migrateur (Papazoglou, 2013). Avec 133 pays signataires, ce texte vise à protéger les espèces tout au long de leurs trajets migratoires, et prône donc des coopérations internationales (CMS, 2022).

Dans la lignée de la CMS, un mémorandum a été signé en 2008 par 61 pays et cinq organisations partenaires, dédié spécifiquement à la protection des rapaces : le Mémorandum d'Entente sur la Conservation des Oiseaux de Proie Migrateurs d'Afrique et d'Eurasie (Raptors MoU, 2022). Les espèces européennes migratrices, excluant donc le gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*), sont reprises en Annexe I de ce texte : les signataires doivent élaborer des stratégies nationales de conservation pour ces espèces (Papazoglou, 2013).

De ces mesures internationales découlent donc des plans nationaux établissant des stratégies de conservation adaptées à leur territoire, et encadrées par des lois nationales. Dans les années 70, BirdLife International commence à identifier des zones importantes pour la conservation des oiseaux (ZICO ou IBA pour *Important Bird Areas* en anglais), selon des critères comme la rareté des espèces ou des écosystèmes présents : avec une avifaune particulièrement riche, ce sont 114 zones qui ont pu être classées ZICO en Bulgarie, dont

beaucoup bénéficient aux espèces de vautours présentes dans le pays (BirdLife International, 2022a). Des programmes de conservation sont entrepris par la BSPB, le Fund for Wild Flora and Fauna, Green Balkans, la Vulture Conservation Foundation, la Hellenic Ornithological Society, Rewilding Europe et d'autres organisations partenaires, débouchant sur la construction et l'entretien de sites de nourrissage, des actions de sensibilisation des locaux, et la réintroduction des trois espèces de vautours (Arkumarev *et al.*, 2020 ; Dobrev & Stoychev, 2013 ; Dobrev *et al.*, 2021 ; Stoev *et al.*, 2015 ; Stoyanov *et al.*, 2015 ; Stoyanov *et Bonchev*, 2012).

h) Une nouvelle approche conservatoire : le Rewilding

Ce mémoire a été réalisé aux côtés de *Rewilding Europe*, une organisation à but non-lucratif fondée en 2011 aux Pays-Bas par Frans Schepers, Staffan Widstrand, Neil Birnie et Wouter Helmer. Inscrite dans le courant du "rewilding" ou "réensauvagement", l'ONG opère dans neuf régions d'action en Europe, et suit un schéma selon cinq axes (Allen *et al.*, 2021) :

- 1) Rétablir des conditions naturelles et reconnecter les écosystèmes entre eux.
- 2) Les conditions créées permettent le retour naturel ou par réintroduction des chaînons du réseau trophique, comme les grands herbivores, les grands carnivores ou les charognards.
- 3) Développer des opportunités financières locales autour de cette biodiversité, notamment via le tourisme.
- 4) La nature permet de faire des bénéfices, l'intérêt des communautés locales s'intensifie, et la biodiversité locale devient une fierté
- 5) Les changements de mentalité permettent la propagation de cette approche et profitent à la nature à une échelle grandissante.

Ce mode opératoire permet d'éviter l'aggravation des conflits entre les humains et la biodiversité qui apparaissent lorsque cette dernière est mise sous cloche : l'intégration des communautés locales et de leur économie dans le processus est mise en avant pour créer un système qui se veut plus durable (Blanc, 2020). Les équipes de l'organisation bulgare *Rewilding Rhodopes* ont rejoint l'ONG européenne en 2014, et veillent sur un territoire de 250 000 hectares dans les Rhodopes orientales, dans lequel ont été réintroduits des bisons d'Europe (*Bison bonasus*), des chevaux (*Equus caballus*) de race Konik, des daims européens (*Dama dama*) et des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) (Allen *et al.*, 2021). En mai 2022, des vautours moines (*Aegypius monachus*) sont arrivés d'Espagne dans une volière d'acclimatation avant réintroduction, dans l'objectif d'implanter de manière durable une colonie reproductrice dans les Rhodopes, connectée à celles de Grèce.

i) Objectifs du mémoire

Les Rhodopes ont une densité de population faible, mais la proximité entre les humains et les vautours est importante, ce qui peut poser des problèmes de cohabitation. Alors que les populations bulgares de vautours fauves (*Gyps fulvus*) se reconstituent progressivement, l'étude des conditions et contraintes à cette recolonisation peut permettre de déterminer quelles seront son ampleur et ses limites.

L'objectif de ce mémoire est **d'identifier les facteurs qui influencent l'occupation des nids et le succès reproducteur des couples installés dans la colonie de vautours fauves (*Gyps fulvus*) dans les falaises autour de la ville de Madzharovo**, en Bulgarie. Une série de facteurs topographiques, anthropiques et météorologiques a été utilisée dans des modèles linéaires généralisés pour comprendre l'influence respective de chaque variable. Une analyse complémentaire a été faite pour comprendre l'effet de la structure d'âge du couple sur sa reproduction. Le terrain effectué durant ce mémoire permet de compléter les paramètres relatifs à chaque nid, les données d'occupation et de succès reproducteur étant issues d'un monitoring annuel à long terme effectué par la Société Bulgare pour la Protection des Oiseaux (abrégée BSPB par la suite).

L'hypothèse formulée est que l'occupation d'un nid et le succès reproducteur du couple qui y est installé au cours d'une année sont conditionnés par une combinaison de facteurs environnementaux, démographiques et anthropiques.

Matériels & méthodes

1. Description des données :

a) Données fournies par la BSPB :

Le monitoring des vautours fauves (*Gyps fulvus*) dans les Rhodopes orientales est réalisé par les équipes de la BSPB. Trois passages sont effectués chaque année : en février, en avril-mai et en juillet. Grâce à un accord passé avec la BSPB, les données de monitoring de 2012 à 2021 ont pu être utilisées dans cette étude, ainsi qu'un jeu de données reprenant les positions et caractéristiques de chaque nid. Certaines variables de distances ont été calculées pour des études passées avec des cartographies datant de 2005, elles ont donc été retirées pour être recalculées. Des variables météorologiques et topographiques

approximatives ont aussi été éliminées. Les jeux de données du BSPB après tri sont structurés de la manière suivante :

Tableau 1 : récapitulatif des données topographiques et de monitoring fournies par le BSPB après tri. Les données topographiques sont propres à chaque nid, les données de relevés sont propres à chaque nid pour les trois passages.

Données	Variables	Récurrance
Données topographiques	Coordonnée X Coordonnée Y Falaise Longueur de la falaise (en m) Altitude du sommet de la falaise (en m) Altitude du bas de la falaise (en m) Type de nid	Une valeur par nid
Données des relevés	Année du relevé Age du partenaire n°1 Age du partenaire n°2 Statut au passage n°1 Statut au passage n°2 Statut au passage n°3	Une valeur par relevé par nid

La classification de la forme des nids est issue des données de monitoring de la BSPB : l'appellation "niche" correspond à des nid enclavés dans une structure rocheuse, bénéficiant donc d'un toit et d'une certaine isolation par rapport aux aléas climatiques, alors que l'appellation "ledge" (pour balcon) correspond à des nids présents sur des rebords rocheux plus larges, sans toit ou avec un toit trop haut pour réellement abriter le nid, ce dernier est donc plus vulnérable face aux conditions météorologiques. Cette distinction est subjective mais les nids ont été catégorisés par un seul observateur à partir de photos et d'observations de terrain afin de garder les mêmes critères visuels. Des exemples caractéristiques des deux types de nids sont présents dans des photos en Annexe 1. Une classification basée sur des critères topologiques aurait été préférable bien que plus complexe, mais des mesures précises *in situ* sont irréalisables en période de reproduction et d'élevage des jeunes. La variable "type de nid" est utilisée car elle permet de donner une approximation de la vulnérabilité des nids, ce qui peut affecter la survie des œufs et des juvéniles, et donc le succès reproducteur.

A partir des informations des statuts relevés lors de chaque monitoring, les colonnes "occupation" et "succès reproducteur" ont pu être créées avec une valeur pour chaque relevé pour chaque nid. Pour la colonne "occupation" : la valeur "0" correspond à un nid inoccupé aux trois passages, la valeur "1" correspond à un nid occupé à au moins un des trois passages. Pour la colonne "succès" : la valeur "0" correspond à un nid où il y a eu un échec dans la reproduction ou bien il n'y a pas eu de reproduction, la valeur "1" correspond à un nid où un juvénile était encore en vie au troisième passage, et la valeur "NA" correspond aux nids

qui étaient inoccupés. Pour l'ensemble des analyses sur le succès reproducteur, les nids avec "NA" encodé ne sont pas utilisés, car ce groupe catégorise une absence d'occupation.

Durant le terrain de ce mémoire, les données d'occupation et des données partielles de succès reproducteur (premier et second passages) ont été collectées. Les données d'occupation de 2022 ne sont utilisées que dans les graphiques préliminaires, mais ne sont pas incluses dans les modèles comme les données météorologiques de 2022 ne peuvent pas encore être obtenues. Le succès reproducteur n'est définitif qu'après le troisième passage, ces données pour 2022 ne sont donc pas utilisées dans les modèles.

b) Données topographiques et anthropiques calculées :

Une cartographie de la zone d'étude a été réalisée à l'aide du logiciel QGIS Desktop en version 3.16.12 (Beaverton, Oregon, États-Unis) afin de pouvoir extraire des variables supplémentaires. Cette carte contient en partie des données issues de l'Agence de Géodésie, Cartographie et des Cadastres de la République de Bulgarie (<https://kais.cadastre.bg/en>), comme le parcellaire cadastral ou la topographie de la ville de Madzharovo. La topographie de la zone d'étude, les différents types de terrains et certains éléments représentés sur la carte ont été obtenus via Google Earth Pro en version 7.3.4.8642 (Mountain View, Californie, États-Unis), avec une vue satellite d'avril 2016.

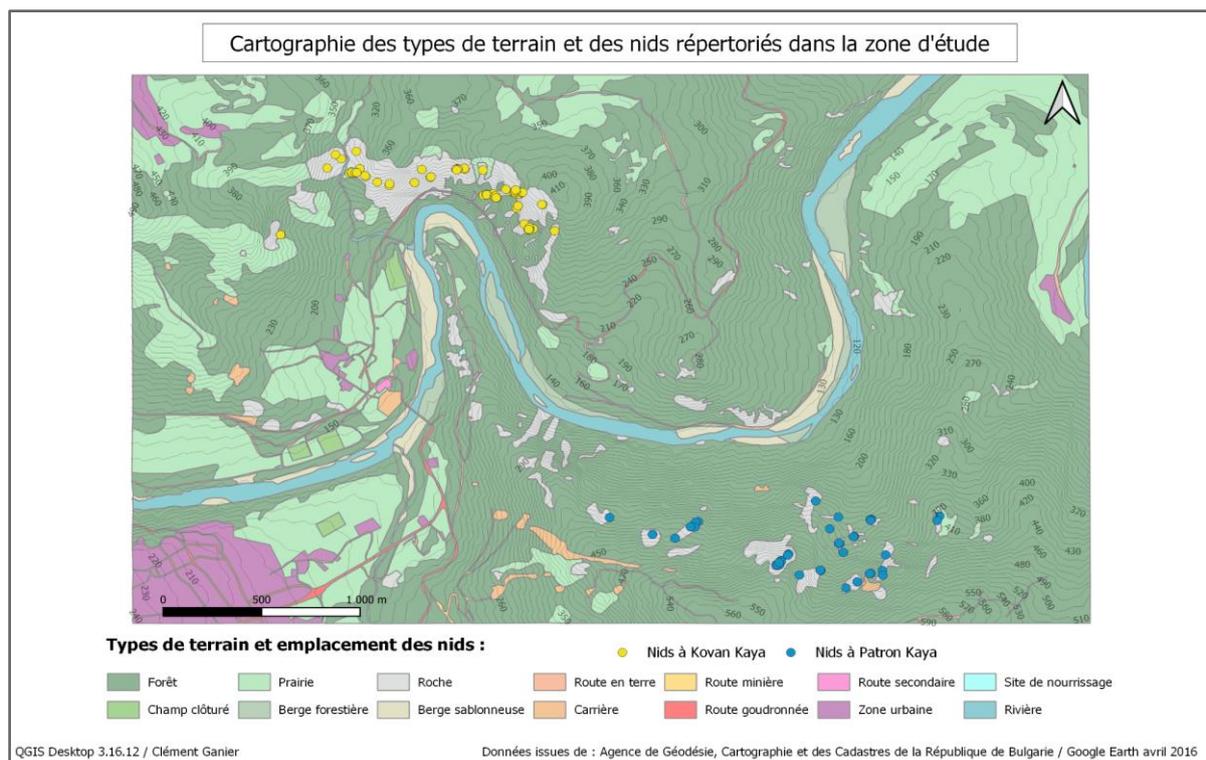


Figure 4 : cartographie de la région d'étude, des types de terrain présents et de l'emplacement des nids.

L'identification des différents types de zones a permis l'extraction des variables suivantes, calculées pour chaque nid à l'aide des fonctions "pente" et "exposition" de GDAL (GDAL/OGR contributors, 2022) et "v.distance" de l'extension GRASS (GRASS Development Team, 2020). La pente et l'exposition du terrain dans la zone d'étude ont une résolution de 25m*25m. Les valeurs d'exposition ont été classées selon huit points cardinaux en fonction de leur valeur : Nord (337.5° à 22.4°), Nord-Est (22.5° à 67.4°), Est (67.5° à 112.4°), Sud-Est (112.5° à 157.4°), Sud (157.5° à 202.4°), Sud-Ouest (202.5° à 247.4°), Ouest (247.5° à 292.4°) et Nord-Ouest (292.5° à 337.4°).

Tableau 2 : récapitulatif des données topographiques extraites depuis QGIS. Les valeurs sont propres à chaque nid.

Données	Variables	Réurrence
Données topographiques	Altitude du nid (en m)	Une valeur par nid
	Exposition de la falaise	
	Pente de la falaise (en degrés)	
	Distance à la route la plus proche (en m)	
	Distance à la zone urbaine la plus proche (en m)	
	Distance au site de nourrissage (en m)	
	Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m)	

Certaines zones ont été classées comme "lieu fréquenté" afin de pouvoir calculer la distance qui les sépare des nids : ces lieux sont des sources de nuisances variées, et ont été identifiés comme tel par des observations personnelles réalisées sur le terrain de février à mai, ou suite à des discussions avec des locaux. Les figures 5 et 6 reprennent la cartographie focalisée sur les falaises Kovan Kaya et Patron Kaya : les lieux fréquentés sont représentés en jaune tacheté. Le site de nourrissage est visible en bleu turquoise dans la convexité du méandre au pied de Kovan Kaya, et à proximité de ce site sont positionnées deux cabanes en bois servant pour les affûts photographiques : ces cabanes étant peu utilisées, elles ne sont pas classées comme lieux fréquentés.

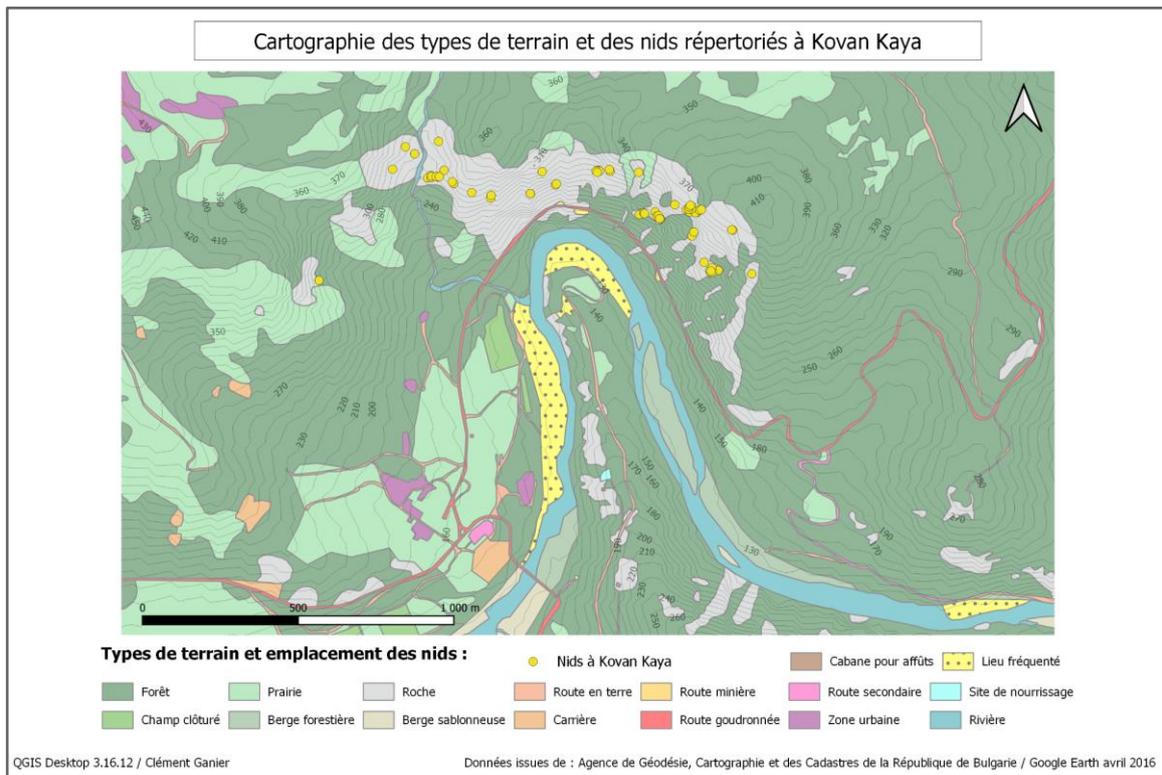


Figure 5 : cartographie des types de terrain et des nids répertoriés sur le versant nommé Kovan Kaya. Le site de nourrissage est visible au centre, et les lieux fréquentés sont visibles en jaune tacheté.

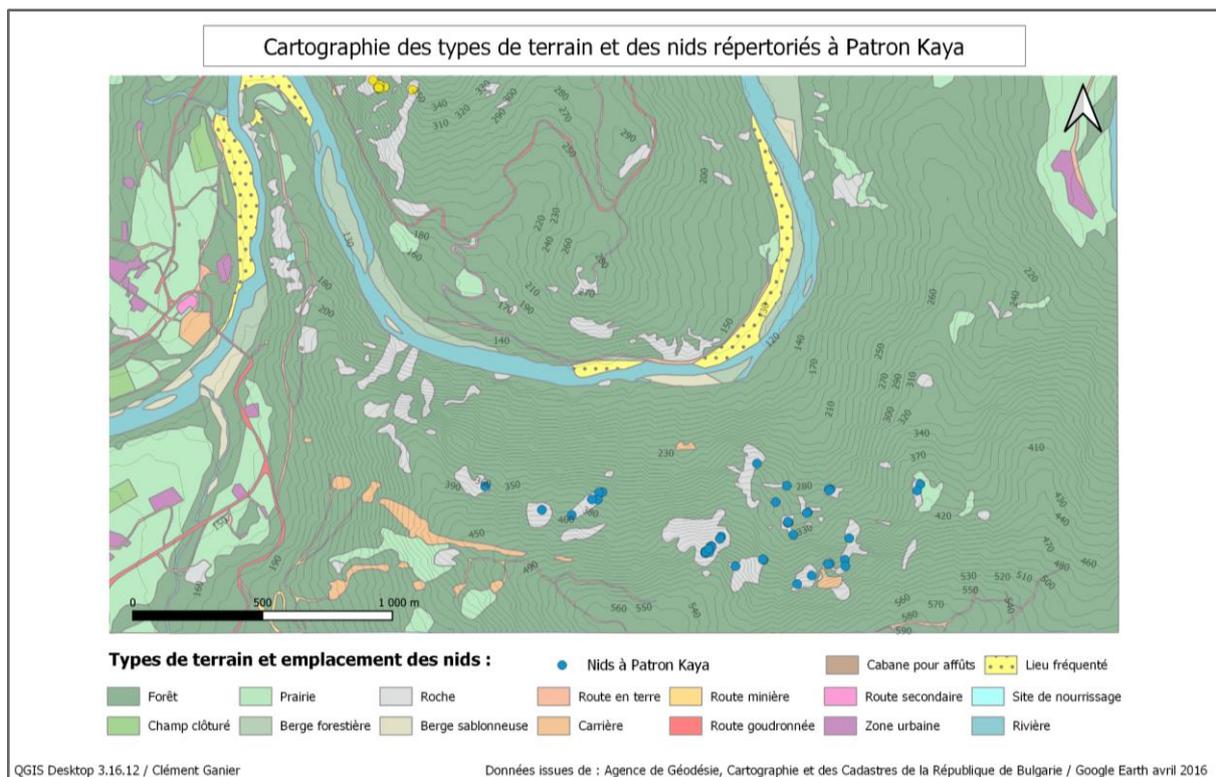


Figure 6 : cartographie des types de terrain et des nids répertoriés sur le versant nommé Patron Kaya. Les lieux fréquentés sont visibles en jaune tacheté.

c) Données météorologiques :

Pour chaque année, des variables météorologiques ont aussi été utilisées afin d'analyser leur effet sur les phénomènes étudiés. Les données météorologiques des stations les plus proches de Madzharovo ne sont pas accessibles, ce sont donc des données issues de la station de Kardzhali qui ont été utilisées : la ville étant située à 40 km de Madzharovo, les données manquent de précision mais ont permis d'obtenir une approximation de l'évolution de la météo régionale sur la période étudiée. Il convient de rester prudent lors de leur interprétation.

Dans son ouvrage sur les rapaces diurnes, Génsbøl (2009) explique que la ponte a lieu de fin décembre à début mars, puis que l'incubation dure 48 à 84 jours, que le jeune reste au nid de 110 à 115 jours, et une fois sorti du nid il reste quelques semaines proche de ses parents. Pour cette étude, en plus des données météorologiques annuelles, les valeurs correspondant aux données météorologiques du 1er janvier au 31 juillet (les sept premiers mois) ont été utilisées car elles couvrent la quasi-totalité de la période critique pour les jeunes, ce qui peut donner des informations plus précises notamment sur le succès reproducteur. Toutes les valeurs ont été extraites à partir du site WeatherOnline (<https://www.weatheronline.co.uk/Bulgaria/Kardzhali.htm>) :

Tableau 3 : récapitulatif des données météorologiques extraites depuis le site WeatherOnline. Pour chaque variable, une valeur est relevée par année.

Données	Variabes	Réccurrence
Données météorologiques annuelles	Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles (en °C) Pluviométrie annuelle totale (en mm) Jours de pluie cumulés sur un an Neige annuelle totale (en mm) Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)	Une valeur par année
Données météorologiques des 7 premiers mois	Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures minimales des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures maximales des sept premiers mois (en °C) Pluviométrie totale des sept premiers mois (en mm) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Neige totale des sept premiers mois (en mm) Jours de neige cumulés des sept premiers mois Ensoleillement total des sept premiers mois (en heures)	Une valeur par année

Pour démontrer l'intérêt de tester les effets des données météorologiques des deux périodes, des régressions linéaires ont été faites avec la fonction "lm()" du package "stats" en version 3.6.3 (Vienne, Autriche). Les régressions des modèles A et B essayent de comprendre l'influence des variables météorologiques pour la proportion totale de nids occupés par an, et les modèles C et D pour la proportion totale de succès dans la reproduction par année

(Tableau 4). Le succès reproducteur est donc représenté chaque année par la proportion de nids dans lesquels un juvénile encore en vie a été observé au troisième passage. Ces modèles et les analyses qui suivent ont été réalisées à l'aide du logiciel Rstudio en version 3.6.3 (Vienne, Autriche).

Tableau 4 : récapitulatif des modèles de régressions linéaires effectués. Les modèles servent à expliquer la proportion totale de nids occupés par an et la proportion totale de succès reproducteurs par an, en utilisant les données météorologiques annuelles puis des sept premiers mois.

Modèle	Variable dépendante testée	Variabes explicatives testées
Modèle A (données météorologiques annuelles)	Proportion totale de nids occupés par an ~	Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles (en °C) Pluviométrie annuelle totale (en mm) Jours de pluie cumulés sur un an Neige annuelle totale (en mm) Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)
Modèle B (données météorologiques des sept premiers mois)	Proportion totale de nids occupés par an ~	Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures minimales des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures maximales des sept premiers mois (en °C) Pluviométrie totale des sept premiers mois (en mm) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Neige totale des sept premiers mois (en mm) Jours de neige cumulés des sept premiers mois Ensoleillement total des sept premiers mois (en heures)
Modèle C (données météorologiques annuelles)	Proportion totale de succès reproducteurs par an ~	Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles (en °C) Pluviométrie annuelle totale (en mm) Jours de pluie cumulés sur un an Neige annuelle totale (en mm) Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)
Modèle D (données météorologiques des sept premiers mois)	Proportion totale de succès reproducteurs par an ~	Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures minimales des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures maximales des sept premiers mois (en °C) Pluviométrie totale des sept premiers mois (en mm) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Neige totale des sept premiers mois (en mm) Jours de neige cumulés des sept premiers mois Ensoleillement total des sept premiers mois (en heures)

2. Sélection des données pour les modèles :

Afin de s'affranchir de tout problème de multicollinéarité des variables ou de sur-paramétrisation des modèles, une étape de tri a été nécessaire. Des tests de corrélations de Spearman ont été réalisés sur des jeux de données reprenant les variables topographiques et anthropiques d'une part, et météorologiques d'autre part (Spearman, 1904). Seules les variables ne possédant pas entre elles une corrélation supérieure à 0.8 ont été conservées. Pour les données météorologiques, une seule variable a été conservée pour chaque condition

météorologique (température, pluie, neige) afin de limiter le nombre de paramètres utilisés dans les modèles. Le tableau 5 détaille les variables testées et les variables retenues :

Tableau 5 : récapitulatif des tests de corrélations de Spearman effectués entre les données topographiques et anthropiques, puis les variables météorologiques annuelles, et enfin les variables météorologiques des sept premiers mois.

Tests	Variables testées	Réurrence	Variables retenues
Test 1 (Données topographiques + données anthropiques)	Altitude du nid (en m) Pente de la falaise (en degrés) Distance à la route la plus proche (en m) Distance à la zone urbaine la plus proche (en m) Distance au site de nourrissage (en m) Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m)	Une valeur par nid	Pente de la falaise (en degrés) Distance à la zone urbaine la plus proche (en m) Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m)
Test 2 (Données météorologiques annuelles)	Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles (en °C) Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles (en °C) Pluviométrie annuelle totale (en mm) Jours de pluie cumulés sur un an Neige annuelle totale (en mm) Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)	Une valeur par an	Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Jours de pluie cumulés sur un an Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)
Test 3 (Données météorologiques des sept premiers mois)	Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures minimales des sept premiers mois (en °C) Moyenne des températures maximales des sept premiers mois (en °C) Pluviométrie totale des sept premiers mois (en mm) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Neige totale des sept premiers mois (en mm) Jours de neige cumulés des sept premiers mois Ensoleillement total des sept premiers mois (en heures)	Une valeur par an	Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Jours de neige cumulés des sept premiers mois

Après cette étape de tri, les données sélectionnées pour être utilisées dans les modèles sont les suivantes :

Tableau 6 : récapitulatif de l'ensemble des variables retenues et de leur récurrence.

Données	Variables	Réurrence
Données testées	Occupation du nid Succès reproducteur	Une valeur par nid par an
Données topographiques retenues	Falaise Type de nid Exposition de la falaise Pente de la falaise (en degrés)	Une valeur par nid
Données anthropiques retenues	Distance à la zone urbaine la plus proche (en m) Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m)	Une valeur par nid
Données météorologiques annuelles retenues	Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Jours de pluie cumulés sur un an Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)	Une valeur par année
Données météorologiques des 7 premiers mois retenues	Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Jours de neige cumulés des sept premiers mois	Une valeur par année

3. Modèles testés :

Dans le jeu de données étudié et qui a servi pour les modèles linéaires généralisés (GLM), chaque nid est présent dix fois (une fois par an de 2012 à 2021) avec des variables topographiques et anthropiques qui ne varient pas au fil des ans, mais des variables météorologiques différentes chaque année. Comme les données ne sont pas indépendantes entre elles, il a été nécessaire d'utiliser des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM), applicables avec la fonction "glmer()" du package "lme4" (Bates *et al.*, 2015), et permettant d'utiliser comme effet aléatoire l'année et le code du nid. Pour l'ensemble des modèles, comme les variables dépendantes testées sont binaires, la loi de distribution utilisée est une binomiale avec une fonction logit.

Tableau 7 : récapitulatif des GLMM effectués pour expliquer l'occupation et le succès reproducteur.

Modèle	Variable dépendante testée	Variables explicatives testées	Effet aléatoire
Modèle 1 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques annuelles)	Occupation du nid ~	Falaise Type de nid Exposition de la falaise Pente de la falaise (en degrés) Distance à la zone urbaine la plus proche (en m) Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m) Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Jours de pluie cumulés sur un an Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)	(1 Année) (1 Code)
Modèle 2 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques des sept premiers mois)	Occupation du nid ~	Falaise Type de nid Exposition de la falaise Pente de la falaise (en degrés) Distance à la zone urbaine la plus proche (en m) Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m) Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Jours de neige cumulés des sept premiers mois	(1 Année) (1 Code)
Modèle 3 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques annuelles)	Succès reproducteur du nid ~	Falaise Type de nid Exposition de la falaise Pente de la falaise (en degrés) Distance à la zone urbaine la plus proche (en m) Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m) Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles (en °C) Jours de pluie cumulés sur un an Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel (en heures)	(1 Année) (1 Code)
Modèle 4 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques des sept premiers mois)	Succès reproducteur du nid ~	Falaise Type de nid Exposition de la falaise Pente de la falaise (en degrés) Distance à la zone urbaine la plus proche (en m) Distance au lieu fréquenté le plus proche (en m) Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois (en °C) Jours de pluie cumulés des sept premiers mois Jours de neige cumulés des sept premiers mois	(1 Année) (1 Code)

Deux approches ont été réalisées et comparées : dans la première, les variables significatives obtenues dans un modèle sont incluses dans un second modèle, lui-même comparé par ANOVA à un modèle nul ne contenant que les effets aléatoires. Dans la seconde approche, la fonction “bestglm” du package “bestglm” (McLeod *et al.*, 2020) a été utilisée pour générer automatiquement des modèles et les classer selon leurs critères d’information d’Akaike (AIC). Les similarités et différences dans les variables obtenues par ces deux approches sont détaillées dans la partie Résultats.

4. Analyses complémentaires :

Des tests du chi-carré ont été réalisés pour comprendre plus précisément l’influence de certaines variables dans la reproduction des vautours (Pearson, 1900). Ces variables ont été testées pour voir si leurs valeurs étaient conditionnées par une autre variable catégorielle. La catégorie d’âge reprend la structure du couple : elle permet de comparer les couples composés de deux adultes, de deux immatures, ou les couples mixtes composés d’un adulte et d’un immature. Le détail de ces tests est présent dans le tableau 8 :

Tableau 8 : récapitulatif des tests du chi-carré effectués dans l’analyse complémentaire.

Test du Chi ²	Variable testée	Groupe testée
Test 1	Somme des succès et échecs reproducteurs	Catégorie d’âge
Test 2	Somme des nids occupés avec ou sans incubation	Catégorie d’âge
Test 3	Somme des succès et échecs reproducteurs	Type de nid

Résultats

1. Graphiques exploratoires :

Le nombre de nids occupés pendant la période étudiée est passé de 20 en 2012 à 32 en 2022, et a subi un pic avec 39 couples installés en 2021 (Figure 7, graphique de gauche). Le nombre de succès dans la reproduction, donc de juvéniles encore en vie au troisième passage, est passé de 11 en 2012 à 26 en 2021 (Figure 7, graphique de droite). Le nombre d’échecs reproducteurs, donc de couples ne s’étant pas reproduits ou d’absence de juvéniles au troisième passage, est passé de 9 en 2012 à 13 en 2021 (Figure 7, graphique de droite).

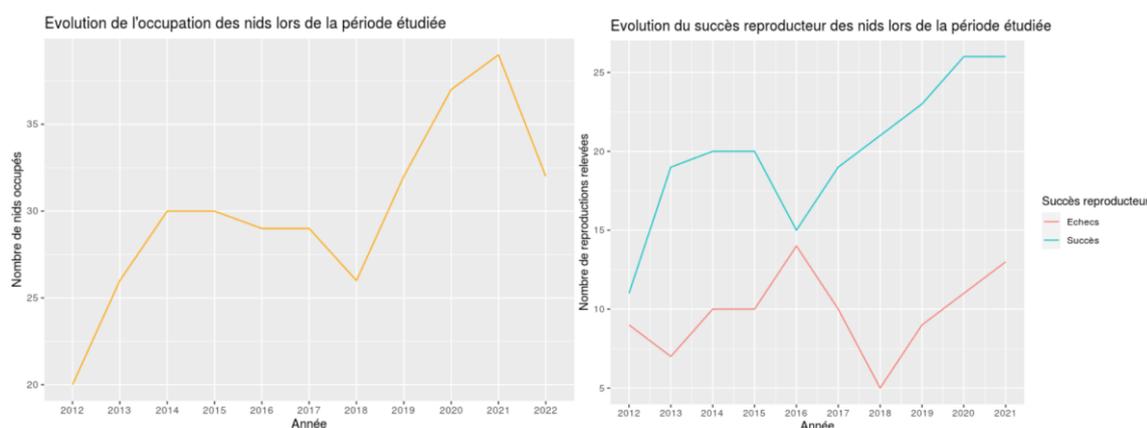


Figure 7 : évolution du nombre total de nids occupés (à gauche) et du nombre total de succès et d'échecs dans la reproduction des couples (à droite) de 2012 à 2022. L'occupation est donnée en nombre de nids occupés durant au moins un des trois passages du monitoring annuel. Le succès reproducteur est donné en nombre de juvéniles encore en vie au troisième passage, et l'échec reproducteur en nombre de nids où il n'y a plus de jeune en vie au troisième passage, ou lorsque le couple ne s'est pas reproduit.

2. Sélection des données pour les modèles

Dans les modèles de régressions linéaires A et B, la proportion de nids occupés par an dépend de la moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles et de la pluviométrie annuelle totale (Tableau 9).

Tableau 9 : résultats des modèles de régressions linéaires effectués pour expliquer la proportion totale de nids occupés par an. Le modèle A reprend les données météorologiques annuelles. Le modèle B utilise les données météorologiques des sept premiers mois. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.

Modèle	Variable dépendante testée	Variables explicatives testées	Estimate	P-value de la variable	P-value du modèle
Modèle A (données météorologiques annuelles)	Proportion totale de nids occupés par an ~	(Intercept)	1.433e+00	0.0320 *	0.0196 *
		Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles	-2.677e-01	0.0497 *	
		Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles	1.129e-01	0.0579	
		Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles	4.327e-02	0.1890	
		Pluviométrie annuelle totale	2.502e-04	0.0219 *	
		Jours de pluie cumulés sur un an	-1.074e-03	0.0541	
		Neige annuelle totale	-6.377e-03	0.0696	
		Jours de neige cumulés sur un an	-8.543e-04	0.0769	
Ensoleillement total annuel	2.970e-04	0.0142			
Modèle B (données météorologiques des sept premiers mois)	Proportion totale de nids occupés par an ~	(Intercept)	0.0434412	0.915	0.2719
		Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois	-0.4694199	0.297	
		Moyenne des températures minimales des sept premiers mois	0.2383526	0.291	
		Moyenne des températures maximales des sept premiers mois	0.1739947	0.391	
		Pluviométrie totale des sept premiers mois	0.0001226	0.582	
		Jours de pluie cumulés des sept premiers mois	0.0111089	0.159	
		Neige totale des sept premiers mois	-0.0350018	0.170	
		Jours de neige cumulés des sept premiers mois	0.0048818	0.314	
		Ensoleillement total des sept premiers mois	0.0003683	0.187	

D'après les modèles de régressions linéaires C et D, la proportion totale de succès reproducteur par an, donc le nombre de juvéniles encore en vie au troisième passage chaque

année, dépend de la pluviométrie totale des sept premiers mois, de l'enneigement total des sept premiers mois et de nombre de jours de neige cumulés des sept premiers mois (Tableau 10).

Tableau 10 : résultats des modèles de régressions linéaires effectués pour expliquer la proportion totale de succès reproducteurs par an. Le modèle C reprend les données météorologiques annuelles. Le modèle D utilise les données météorologiques des sept premiers mois. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.

Modèle	Variable dépendante testée	Variables explicatives testées	Estimate	P-value de la variable	P-value du modèle
Modèle C (données météorologiques annuelles)	Proportion totale de succès reproducteurs par an ~	(Intercept)	-2.3307072	0.764	0.7502
		Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles	0.0485714	0.982	
		Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles	-0.0201410	0.985	
		Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles	0.1371239	0.921	
		Pluviométrie annuelle totale	-0.0007420	0.490	
		Jours de pluie cumulés sur un an	0.0089284	0.450	
		Neige annuelle totale	0.0233301	0.757	
		Jours de neige cumulés sur un an	-0.0090273	0.486	
		Ensoleillement total annuel	-0.0002072	0.771	
Modèle D (données météorologiques des sept premiers mois)	Proportion totale de succès reproducteurs par an ~	(Intercept)	2.282e+00	0.0286 *	0.04733 *
		Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois	-1.561e-01	0.2864	
		Moyenne des températures minimales des sept premiers mois	5.836e-02	0.3624	
		Moyenne des températures maximales des sept premiers mois	7.702e-02	0.2991	
		Pluviométrie totale des sept premiers mois	-1.140e-03	0.0282 *	
		Jours de pluie cumulés des sept premiers mois	-8.056e-03	0.0709	
		Neige totale des sept premiers mois	7.378e-02	0.0262 *	
		Jours de neige cumulés des sept premiers mois	-2.459e-02	0.0216 *	
		Ensoleillement total des sept premiers mois	-1.766e-04	0.1261	

Comme cela était attendu, l'occupation des nids semble être mieux expliquée par les données météorologiques annuelles, tandis que le succès reproducteur est mieux expliqué par les données météorologiques des sept premiers mois. Ces deux périodes temporelles sont donc utilisées.

Les variables anthropiques étant des distances, et l'étude étant focalisée sur deux falaises proches l'une de l'autre, des corrélations fortes entre paires de variables ont été obtenues (Figure 8). Une sélection a donc été effectuée pour ne conserver que celles qui étaient modérément corrélées. Parmi les variables topographiques testées, seules la pente, la distance à la zone urbaine la plus proche et la distance à la zone fréquentée la plus proche ont été gardées. Les p-values des corrélations entre chaque paire de variables sont présentes en Annexe 2.

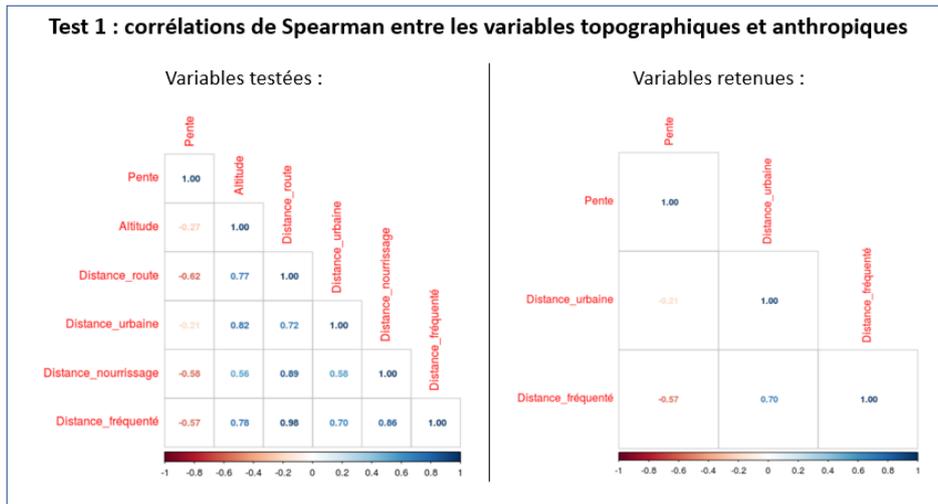


Figure 8 : résultats des corrélations de Spearman calculées entre les variables topographiques et anthropiques. Le graphique de droite reprend les variables retenues car modérément corrélées (corrélations < 0.8).

Les variables météorologiques annuelles étant nombreuses, souvent corrélées entre elles et afin d'éviter les éventuelles colinéarités qui peuvent exister, un tri important a été fait (Figure 9). Les moyennes des températures moyennes mensuelles sur l'année ont été choisies pour caractériser les variations de températures, tandis que la pluviométrie et l'enneigement sont décrits par les nombres totaux de jours de pluie et de neige par an. L'ensoleillement total annuel a aussi été conservé. Les p-values des corrélations entre chaque paire de variables sont présentes en Annexe 3.

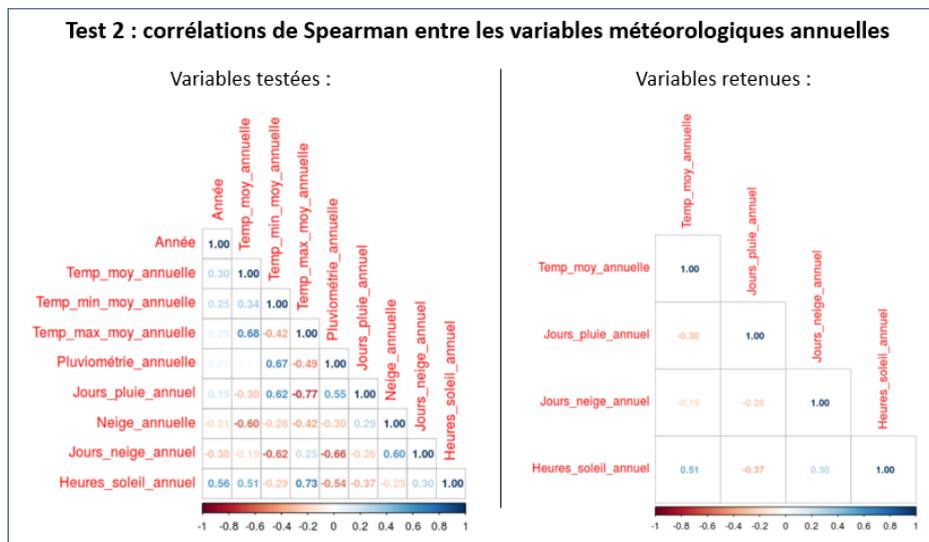


Figure 9 : résultats des corrélations de Spearman calculées entre les variables météorologiques annuelles. Le graphique de droite reprend les variables retenues car modérément corrélées (corrélations < 0.8) et pour éviter une redondance des conditions météorologiques testées.

Des corrélations trop importantes ont été obtenues entre les variables des sept premiers mois, elles sont éliminées en ne retenant que trois variables : les moyennes des températures moyennes mensuelles des sept premiers mois, le nombre total de jours de pluie pendant les sept premiers mois et le nombre total de jours de neige sur les sept premiers mois (Figure 10). Les p-values des corrélations entre chaque paire de variables sont présentes en Annexe 4.

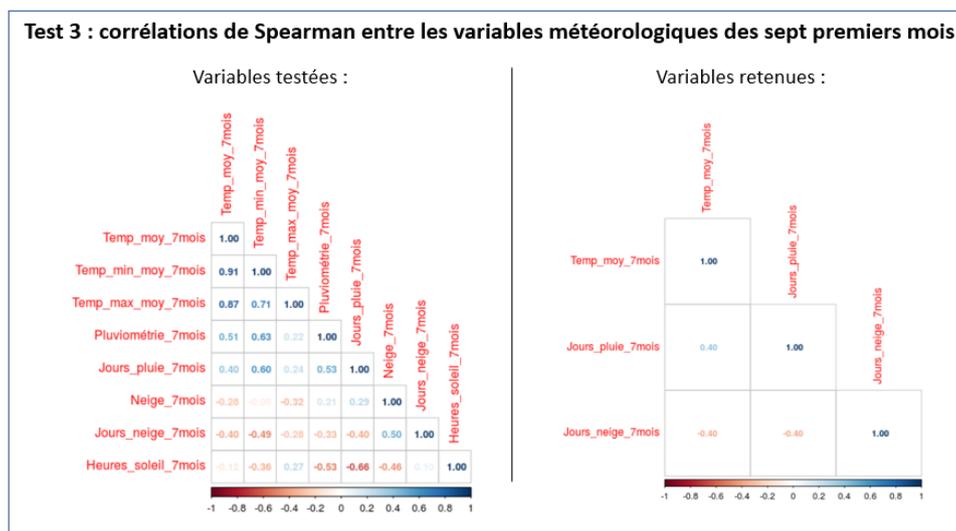


Figure 10 : résultats des corrélations de Spearman calculées entre les variables météorologiques des sept premiers mois. Le graphique de droite reprend les variables retenues car modérément corrélées (corrélation < 0.8) et pour éviter une redondance des conditions météorologiques testées.

3. Modèles linéaires généralisés

L'étape précédente a permis de réaliser la sélection des variables utilisables dans les GLMM selon les deux méthodes, en utilisant l'ANOVA ou le bestglm.

Le modèle 1 incluant les données météorologiques annuelles met en évidence les mêmes variables significatives pour la méthode ANOVA que pour la méthode bestglm, à l'exception de la variable catégorisant la falaise qui n'est pas détectée par bestglm (Tableau 11).

Le modèle 2 utilisant les données météorologiques des sept premiers mois met en évidence les mêmes variables pour les deux méthodes, à l'exception de la variable falaise présente dans la méthode ANOVA uniquement, et la moyenne des températures moyennes des sept premiers mois qui n'est présente que dans la méthode bestglm (Tableau 11).

Tableau 11 : résultats des GLMM pour l'occupation des nids selon la méthode ANOVA ou la méthode bestglm. Le modèle 1 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables météorologiques annuelles. Le modèle 2 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables météorologiques des sept premiers mois. Les niveaux de significativité sont les suivants : * = <0.05, ** = <0.01, *** = <0.001.

Modèle	Variable dépendante testée	Variables explicatives retenues par la méthode ANOVA	Estimate	P-value	Variables explicatives retenues par la méthode bestglm	AIC du meilleur modèle
Modèle 1 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques annuelles)	Occupation du nid ~	(Intercept)	-4.0867673	0.390401	Type de nid Exposition de la falaise Pente de la falaise Distance à la zone urbaine la plus proche Distance au lieu fréquenté le plus proche Jours de neige cumulés sur un an Ensoleillement total annuel	1266.641
		Falaise : Patron Kaya	2.5226447	0.008922 **		
		Type de nid : niche	-0.3759825	0.070683		
		Exposition : Nord	0.7063430	0.058569		
		Exposition : Nord-Est	0.6954929	0.160286		
		Exposition : S	3.1070920	0.000112 ***		
		Exposition : Sud-Est	3.7262835	1.04e-05 ***		
		Exposition : Ouest	2.5232986	0.005105 ***		
		Exposition : Sud-Ouest	3.0588771	1.17e-05 ***		
		Pente de la falaise	0.0679603	0.000872 ***		
		Distance à la zone urbaine la plus proche	-0.0029343	1.08e-05 ***		
		Distance au lieu fréquenté le plus proche	0.0062282	1.32e-09 ***		
		Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles	-0.3440463	0.311032		
		Jours de pluie cumulés sur un an	0.0083656	0.325756		
		Jours de neige cumulés sur un an	-0.0188097	0.020856 *		
		Ensoleillement total annuel	0.0011291	0.016351 *		
Modèle 2 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques des sept premiers mois)	Occupation du nid ~	(Intercept)	-2.0643524	0.404085	Type de nid Exposition de la falaise Pente de la falaise Distance à la zone urbaine la plus proche Distance au lieu fréquenté le plus proche Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois Jours de neige cumulés des sept premiers mois	1268.154
		Falaise : Patron Kaya	2.4027194	0.020174 *		
		Type de nid : niche	-0.3771539	0.069933 *		
		Exposition : Nord	0.7147457	0.128549		
		Exposition : Nord-Est	0.6887518	0.225250		
		Exposition : Sud	3.1272439	0.000825 ***		
		Exposition : Sud-Est	3.7208427	0.000425 ***		
		Exposition : Ouest	2.5273450	0.019725 *		
		Exposition : Sud-Ouest	3.0321818	0.000920 ***		
		Pente de la falaise	0.0595040	0.015959 *		
		Distance à la zone urbaine la plus proche	-0.0028264	0.001944 **		
		Distance au lieu fréquenté le plus proche	0.0061891	0.000238 ***		
		Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois	-0.1724236	0.314076		
		Jours de pluie cumulés des sept premiers mois	-0.0097403	0.472229		
		Jours de neige cumulés des sept premiers mois	-0.0251794	0.006201 **		

Pour le succès reproducteur, le modèle 3 avec les données météorologiques annuelles et le modèle 4 avec les données météorologiques des sept premiers mois mettent en évidence les mêmes variables significatives : les expositions sud, sud-est et sud-ouest, ainsi que la distance au lieu fréquenté le plus proche (Tableau 12). Les variables significatives obtenues par la méthode ANOVA et par la méthode bestglm sont identiques.

Tableau 12 : résultats des GLMM pour le succès reproducteur des nids selon la méthode ANOVA ou la méthode bestglm. Le modèle 3 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables météorologiques annuelles. Le modèle 4 utilise les données topographiques, anthropiques et les variables météorologiques des sept premiers mois. Les niveaux de significativité sont les suivants : * = <0.05, ** = <0.01, *** = <0.001.

Modèle	Variable dépendante testée	Variables explicatives retenues par la méthode ANOVA		Estimate	P-value	Variables explicatives retenues par la méthode bestglm		AIC du meilleur modèle
Modèle 3 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques annuelles)	Succès reproducteur du nid ~	(Intercept)		2.1940543	0.7643			672.9363
		Falaise : Patron Kaya		0.2503239	0.8514			
		Type de nid : niche		0.1633599	0.5070			
		Exposition : Nord		-1.0782222	0.0880			
		Exposition : Nord-Est		-0.7358751	0.3197			
		Exposition : S		-2.4470976	0.0234 *			
		Exposition : Sud-Est		-2.6784374	0.0165 *			
		Exposition : Ouest		-0.7166206	0.6160			
		Exposition : Sud-Ouest		-2.1005006	0.0319 *			
		Pente de la falaise		-0.0241226	0.2850			
		Distance à la zone urbaine la plus proche		0.0005650	0.4978			
		Distance au lieu fréquenté le plus proche		-0.0037649	0.0116 *			
		Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles		0.2938531	0.5598			
		Jours de pluie cumulés sur un an		0.0042993	0.8119			
Jours de neige cumulés sur un an		0.0042426	0.7114					
Ensoleillement total annuel		-0.0004627	0.6950					
Modèle 4 (données topographiques + données anthropiques + données météorologiques des sept premiers mois)	Succès reproducteur du nid ~	(Intercept)		4.9702683	0.132404			672.9363
		Falaise : Patron Kaya		0.2405284	0.857058			
		Type de nid : niche		0.1649448	0.503150			
		Exposition : Nord		-1.0895697	0.079305			
		Exposition : Nord-Est		-0.7472886	0.299627			
		Exposition : Sud		-2.4480038	0.015786 *			
		Exposition : Sud-Est		-2.6840325	0.009254 **			
		Exposition : Ouest		-0.7203899	0.601848			
		Exposition : Sud-Ouest		-2.1045410	0.021278 *			
		Pente de la falaise		-0.0244701	0.250233			
		Distance à la zone urbaine la plus proche		0.0005797	0.480990			
		Distance au lieu fréquenté le plus proche		-0.0037655	0.000651 ***			
		Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois		-0.0945128	0.706639			
		Jours de pluie cumulés des sept premiers mois		0.0247831	0.211941			
Jours de neige cumulés des sept premiers mois		0.0021096	0.871529					

4. Analyses complémentaires

Les tests du chi-carré 1 et 2 ont été effectués pour étudier plus en détail l'effet de la catégorie d'âge sur la reproduction : les couples composés de deux adultes ont été comparés aux couples composés de deux immatures, et aux couples mixtes composés d'un adulte et d'un immature (Tableau 13). Alors que les catégories d'âges ne conditionnaient pas le succès reproducteur des couples, elles conditionnaient le fait qu'un couple installé commence une incubation ou non. Le type de nid n'était lui pas un facteur conditionnant le succès reproducteur.

Tableau 13 : résultats des tests du chi-carré. Les groupes sont utilisés pour voir s'ils conditionnent les valeurs des variables testées. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.

Test du Chi ²	Variable testée	Groupe testée	P-value
Test 1	Somme des succès et échecs reproducteurs	Catégorie d'âge	0.1293
Test 2	Somme des nids occupés avec ou sans incubation	Catégorie d'âge	0.0002003 *
Test 3	Somme des succès et échecs reproducteurs	Type de nid	0.6253

Il est important de noter que ces tests sont réalisés sur des effectifs assez réduits, notamment pour les nids occupés par les couples mixtes : les données étant peu nombreuses, les résultats de ces tests sont à prendre avec du recul. Parmi les nids occupés, les effectifs de succès reproducteurs au troisième passage et de tentatives d'incubation sont très variés selon la structure d'âge du couple (Figure 11). Les couples composés de deux adultes ont été les plus nombreux en termes de succès reproducteurs et de nombres d'incubation. Les couples composés de deux immatures ont eu presque autant de succès reproducteurs (= 18) que d'échecs reproducteurs (= 19), et parmi les nids qu'ils ont occupé, les nombres d'incubations (= 5) et d'absences d'incubations (= 9) sont restés proches. Enfin, les couples mixtes ont réalisé moins de reproductions que les autres structures d'âge, mais autant de succès (= 9) que d'échecs (= 9) : ils ont cependant été quatre fois plus nombreux à incuber un œuf (= 22) qu'à ne pas en incuber (= 5).

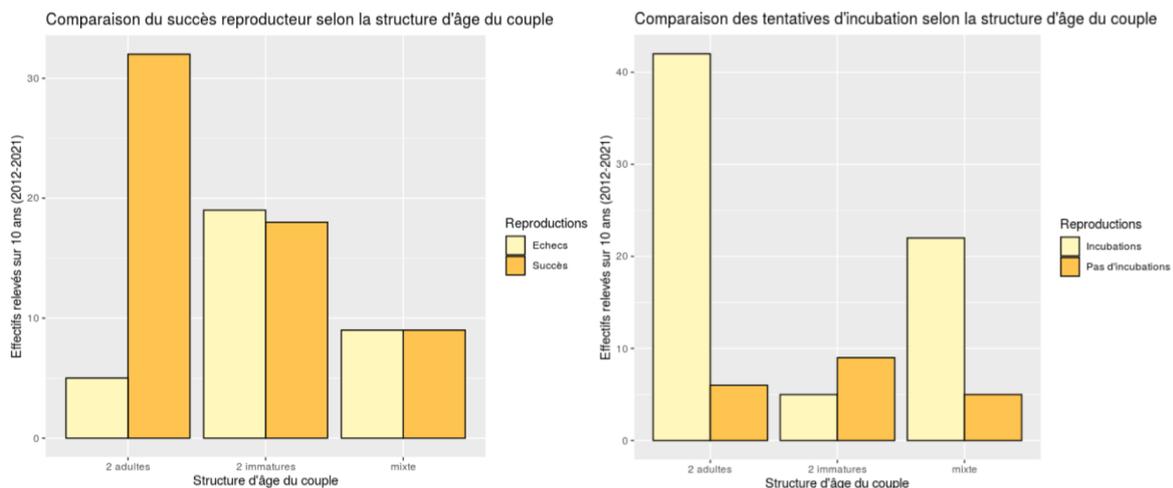


Figure 11 : effet de la structure d'âge du couple sur la reproduction. Le diagramme de gauche compare les nombres de succès et échecs reproducteurs, donc si un juvénile était observé au troisième passage, de 2012 à 2021, pour les différentes catégories d'âge de couples. Le diagramme de droite reprend les nombres d'incubations et d'absences d'incubations relevés pour les nids occupés de 2012 à 2021 selon la structure d'âge du couple.

Le nombre de succès dans les nids dans des niches (= 115) a été quasiment le double du nombre d'échecs dans les niches (= 60), tandis que le nombre de succès dans les nids situés sur des rebords (= 85) a dépassé le double du nombre d'échecs sur des rebords (= 38) (Figure 12, diagramme de gauche). Si le type de nid n'a donc pas semblé avoir une influence sur la proportion de succès et d'échecs, il semble avoir un impact sur le nombre de reproductions totales enregistrées. Les nids situés dans des niches ont eu une augmentation d'occupation irrégulière, mais ils sont la majeure partie du temps plus nombreux que les nids situés sur des rebords (Figure 12, graphique de droite).

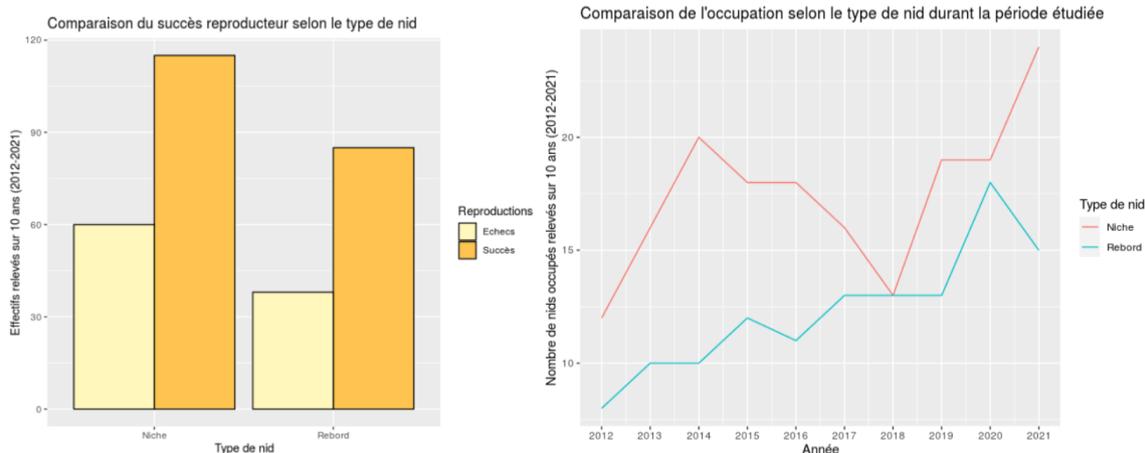


Figure 12 : diagramme à gauche pour comparer les succès et échecs reproducteurs, donc si un juvénile était observé au troisième passage, de 2012 à 2021, selon les deux types de nids. Le graphique de droite permet de suivre l'évolution de l'occupation des nids selon leur type de 2012 à 2021.

L'évolution des succès et échecs reproducteurs pendant la période étudiée selon le type de nid occupé permet de se rendre compte des fluctuations importantes dans la reproduction de la colonie (Figure 13). L'écart entre le nombre de succès et d'échecs a été plus marqué en fin de période d'étude pour les niches que pour les rebords.

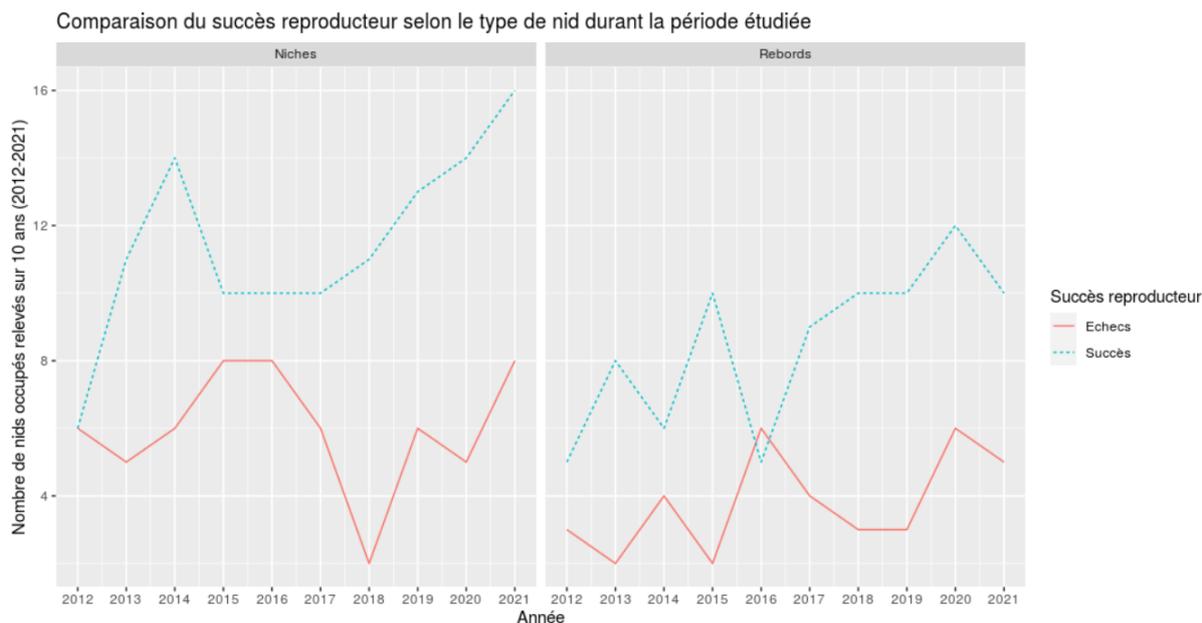


Figure 13 : graphiques montrant l'évolution du nombre de succès et d'échecs reproducteurs, donc si un juvénile était observé au troisième passage, pour les deux types de nids durant la période étudiée (2012-2021).

Discussion

1. Influence des variables topographiques

Nidificateurs dans des falaises et paysages rocheux abrupts, les vautours fauves (*Gyps fulvus*) sont particulièrement dépendants de ces reliefs qui leur assurent une mobilité grâce aux courants ascendants et aux ascendances thermiques (Forsman, 2017). La topographie du milieu semble donc avoir une certaine importance pour l'espèce, mais quelle influence a-t-elle sur l'occupation et le succès reproducteur des nids ?

Deux falaises ont été étudiées, surplombant la rivière Arda à l'Est de la ville : Kovan Kaya et Patron Kaya. Dans les GLMM effectués, la variable qui distingue ces deux falaises n'est ressortie significative que dans les modèles 1 et 2 expliquant l'occupation à partir des données topographiques, anthropiques et météorologiques des deux périodes considérées. La probabilité de trouver un nid occupé est plus forte dans le modèle à Patron Kaya qu'à Kovan Kaya, et ce alors que la première falaise est plus étendue et contient 70 nids répertoriés, contre 50 pour la seconde. Ce résultat peut s'expliquer par le nombre important de nids non occupés à Kovan Kaya pendant toute ou au moins une partie de la période étudiée. L'impact du choix de falaise par un couple sur sa reproduction n'est pas explicable dans ces modèles.

Les versants de ces deux falaises sont orientés différemment : Kovan Kaya forme un arc tourné vers le sud et le sud-ouest, alors que Patron Kaya forme une ligne tournée vers le nord. En réalité, ces deux falaises sont constituées de multiples formations rocheuses aux formes variées, dans lesquelles les vautours peuvent trouver des anfractuosités pour s'y installer, et les nids se retrouvent donc avec des expositions différentes du versant. Dans les modèles 1 et 2, l'occupation est expliquée significativement dans les deux méthodes par les expositions sud-est, sud, sud-ouest et ouest. Dans les modèles 3 et 4, le succès reproducteur est expliqué significativement dans les deux méthodes par les expositions sud-est, sud et sud-ouest. Le choix du nid pour la colonie de vautours de Madzharovo peut donc être expliqué par son exposition. Pourtant, plusieurs articles scientifiques entrent en contradiction avec ce résultat : dans leur article publié en 2014, Demerdzhiev *et al.* ont montré que dans les Rhodopes orientales, l'exposition n'avait pas eu d'impact sur le succès reproducteur de 1987 à 2011. De même, Gavashelishvili et McGrady (2006) n'ont pas trouvé d'effet significatif de l'exposition pour expliquer l'occupation des nids dans le Caucase. Selon Donazar (1993), il semblerait que l'exposition du nid ne dépende pas d'un choix réalisé par les individus, mais soit simplement imposée par l'orientation du versant utilisé par la colonie. Puisque l'étude menée ici porte sur des versants orientés de manière différente, la présence de résultats

significatifs semble pertinente et illustre l'influence de l'exposition à Madzharovo. Des mesures de l'exposition des nids *in situ* permettraient de caractériser plus précisément l'impact de cette variable.

La pente du versant a montré un effet significatif pour l'occupation, mais pas pour le succès reproducteur, et ce de manière similaire entre la méthode ANOVA et la méthode bestglm. Une préférence apparaît pour occuper des nids sur des versants plus escarpés. Alors que les résultats d'Aresu *et al.* (2022) pour le succès reproducteur concordent, Gavashelishvili et McGrady (2006) n'ont quant à eux pas relevé d'effet significatif pour l'occupation. En modélisant l'habitat préférentiel de l'espèce en Bulgarie, Dobrev et Popgeorgiev (2020) ont aussi conclu qu'une pente supérieure à 40° était plus favorable à l'établissement d'un nid. La pente est donc une variable qui permet de décrire, au moins en Bulgarie, l'occupation des nids de vautours fauves (*Gyps fulvus*). Elle est aussi utile pour comprendre à quel point le relief est favorable à la formation de courants aériens ascendants (Forsman, 2017).

Le type de nid a été utilisé comme variable topographique : en effet, la configuration du nid dans une niche ou sur un rebord, caractérise une protection très différente contre les intempéries. Le type de nid ne montre aucun effet significatif dans les modèles avec la méthode ANOVA, mais ressort comme variable significative dans les modèles 1 et 2 expliquant l'occupation du nid avec la méthode bestglm. Sur toute la durée de l'étude à l'exception de 2018, le nombre de niches occupées (76) était cependant presque deux fois supérieur au nombre de rebords occupés (46). La significativité relevée ici semble donc soumise à la méthode d'analyse utilisée. Le test du chi-carré supplémentaire réalisé pour cette variable montre qu'elle n'a effectivement pas d'influence sur le succès reproducteur : les proportions de succès par rapport aux échecs sont similaires pour les deux configurations de nid, et ces deux modalités évoluent de façon aussi irrégulière pour les deux configurations de nid sur la période étudiée. La conclusion obtenue pour le succès reproducteur par Demerdzhiev *et al.* (2014) dans l'ensemble des Rhodopes orientales était similaire.

La topographie du relief peut donc être utilisée pour comprendre la façon dont les vautours fauves (*Gyps fulvus*) choisissent leur nid, mais ne suffit pas à expliquer les variations de succès dans leur reproduction. Etant donné la situation géographique de ces falaises dans un milieu rural à la démographie humaine changeante, il convient de se pencher par la suite sur les incidences de cette cohabitation.

2. Influence des variables anthropiques

Avec une zone d'étude aussi focalisée, les données anthropiques mesurées ont dû être sélectionnées avec soin pour éviter les erreurs statistiques liées à la multicollinéarité. Par

conséquent, seules deux variables de distance ont été conservées : celles-ci permettent d'analyser la proximité humains-vautours en détail.

La distance à la zone urbaine la plus proche impacte significativement l'occupation dans les modèles 1 et 2, pour les deux méthodes utilisées : la probabilité qu'un nid ait été choisi durant la période étudiée était un peu plus forte pour les nids plus proches des habitations et espaces urbanisés aux alentours de la ville. Dans leur étude menée dans le Caucase, Gavashelishvili & McGrady (2006) n'ont pas vu d'influence significative de la distance à la zone peuplée la plus proche sur l'occupation. Dans une étude réalisée pour toute une province espagnole, García-Ripollés *et al.* (2005) ont aussi montré que la distance au centre urbain le plus proche n'avait pas d'incidence sur l'occupation des nids, mais ont noté que la densité humaine était corrélée négativement avec la présence de nids occupés. La significativité de cette distance à Madzharovo est donc probablement liée à un autre paramètre, et il aurait été intéressant d'utiliser la densité humaine ou la densité de bétail pour voir si un effet était observable sur différentes colonies. Cette distance n'influence néanmoins pas le succès reproducteur des nids, ce qui semble logique étant donné que les zones urbaines ont ici une définition large regroupant des fermes, des immeubles ou encore des installations abandonnées comme une station d'épuration : elle ne permet pas de comprendre comment ces lieux sont utilisés par les humains, et donc d'identifier les sources de nuisances possibles.

La distance au lieu fréquenté le plus proche retranscrit de manière plus réaliste la cohabitation entre les vautours et les humains. Ces lieux ont été identifiés pendant plusieurs mois de terrain : cette approche est difficilement généralisable à grande échelle parce qu'elle nécessite une présence régulière sur une longue période et à des horaires variés, mais elle présente l'avantage de mieux distinguer les zones d'où apparaissent les nuisances. Dans le cadre du projet LIFE RE-Vultures (LIFE14NAT/NL/901), Arkumarev *et al.* (2020) avaient constaté qu'un tiers des nids dans les Rhodopes orientales étaient soumis à des perturbations d'origines humaines. Il est donc intéressant de vérifier ce qu'il en est pour les nids de Madzharovo. La distance au lieu fréquenté le plus proche a une influence significative dans l'ensemble des modèles, que ce soit pour expliquer l'occupation ou le succès reproducteur. Une influence positive a été obtenue pour l'occupation, mais négative pour le succès reproducteur : la probabilité qu'un nid soit occupé est donc plus forte si celui-ci est loin des zones fréquentées, mais la probabilité d'avoir une reproduction réussie diminue pour les nids plus éloignés des zones fréquentées. Ce résultat peut sembler étonnant comme les juvéniles et les processus d'incubation et d'élevage semblent plus susceptibles d'être impactés par les perturbations anthropiques que les adultes. Dérangés par un drone, des personnes qui font un pique-nique avec de la musique forte ou par des touristes escaladant le bas des falaises, les adultes peuvent s'envoler et regagner le nid une fois la nuisance terminée, mais l'œuf ou

le jeune ne sera alors plus protégé pendant un laps de temps plus ou moins long et dangereux. Ce résultat pourrait être lié à une tolérance variable des individus aux nuisances : ceux qui sont capables d'y faire face vont pouvoir utiliser des nids exposés à ces perturbations, et élever leur progéniture sans problèmes, alors que ceux qui les tolèrent moins vont essayer de se reproduire plus loin, mais leur reproduction sera tout de même affectée. Si cette hypothèse s'avère vraie, la tolérance aux nuisances d'origine anthropiques pourrait constituer un avantage reproductif chez les vautours fauves (*Gyps fulvus*), et il serait intéressant de vérifier si ce compromis existe pour d'autres colonies.

L'utilisation de ces deux variables pour discriminer les différentes influences anthropiques est donc pertinente et illustre bien la relation complexe que partagent les humains avec les vautours. La présence d'un site de nourrissage à mi-chemin entre les falaises et la ville pourrait aussi expliquer cette distribution des nids occupés. Un compromis apparaît dans la nécessité des vautours de vivre près des humains, notamment pour pouvoir se nourrir, mais de garder suffisamment de distances pour pouvoir assurer la pérennité des colonies.

3. Influence des variables météorologiques

Les Rhodopes orientales sont soumises à un climat subméditerranéen, avec des hivers doux et humides, des étés chauds et secs, et une période automnale prolongée (Giorgi & Lionello, 2008 ; Nedkov & Gikov, 2009 ; Shishkov & Kolev, 2014). Le cycle reproducteur des vautours fauves (*Gyps fulvus*) est rythmé par les saisons, et l'espèce tend à avoir un poids plus important et une éclosion un mois plus tard dans les Balkans par rapport aux colonies soumises à un climat méditerranéen (Davidović *et al.*, 2020 ; Houston, 1989). Il convient donc de s'interroger sur l'influence des caractéristiques météorologiques et de leur variation au cours du temps. Les données météorologiques ont été sélectionnées de 2012 à 2021 pour couvrir chaque année complète d'une part, et les sept premiers mois de chaque année d'autre part. Comme le cycle reproducteur commence avec la ponte entre décembre et mars, puis que l'incubation dure 48 à 84 jours, et que le jeune reste au nid de 110 à 115 jours, la seconde période qui ne couvre que les sept premiers mois permet de cibler les conditions météorologiques critiques pour la reproduction (Donázar, 1993 ; Génsbøl, 2009).

Avec une aire de distribution couvrant une large gamme de latitudes, et le fait qu'elle y soit le plus souvent sédentaire, l'espèce est soumise à des conditions climatiques variées, notamment en termes de températures (Bahat *et al.*, 1998). Sur les deux périodes temporelles testées ici, seule la moyenne annuelle des températures moyennes des sept premiers mois explique significativement l'occupation des nids dans le modèle 2 et uniquement avec la méthode bestglm. Les tendances des modélisations dans la littérature scientifique sont

variées : en Crète, il a été observé que le succès reproducteur diminuait plus la ponte avait lieu tard dans l'année, donc dans des conditions plus chaudes, tandis que dans le Nord-Est de l'Espagne une étude a montré que les habitats préférentiels de l'espèce se situaient dans les aires plus froides (García-Ripollés *et al.*, 2005 ; Xirouchakis, 2010). Dans un article sur la population en Sardaigne, Aresu *et al.* (2022) n'ont pas vu d'influence de la température sur son succès reproducteur, tandis que Dobrev et Popgeorgiev (2020) ont trouvé une préférence pour les aires plus chaudes pour l'occupation de leur habitat reproducteur en Bulgarie. L'influence de la température semble donc dépendre de la région considérée : les individus sont autant capables de maintenir une température suffisamment élevée pour l'incubation par temps froids, que de laisser l'œuf refroidir par temps chauds, mais choisissent des aires avec des conditions plus douces dans les régions où ils sont implantés (García-Ripollés *et al.*, 2005 ; Xirouchakis, 2010). D'autres facteurs climatiques interviennent en parallèle de la température, et pourraient générer une combinaison d'influences.

La pluviométrie est testée ici dans les modèles avec les variables reprenant le nombre de jours de pluie cumulés sur un an, et le nombre de jours de pluie cumulés sur les sept premiers mois. Que ce soit pour l'occupation ou pour le succès reproducteur, aucun GLMM ne montre d'effet significatif d'une année à l'autre pour les variables de pluviométrie. Si l'effet de la pluie sur l'occupation des nids n'est pas démontré ici, l'influence de cette variable sur l'occupation d'un habitat ou d'une falaise a été montrée dans plusieurs études, aux tendances parfois opposées. Dans le Nord-Est de l'Espagne, il a été montré que les vautours fauves (*Gyps fulvus*) choisissaient des habitats plus humides, alors que dans le Caucase, l'occupation des falaises était négativement corrélée avec les précipitations annuelles, et en Bulgarie, les habitats préférentiels étaient dans les aires avec le moins de précipitations (Dobrev & Popgeorgiev, 2020 ; García-Ripollés *et al.*, 2005 ; Gavashelishvili & McGrady, 2006). Les articles comparant le succès reproducteur de l'espèce selon la pluviométrie ont en revanche des conclusions qui se rejoignent : en Sardaigne, le succès reproducteur était meilleur dans les aires avec moins de pluie, et en Crète, le succès reproducteur diminuait avec la durée des pluies au printemps (Aresu *et al.*, 2022 ; Xirouchakis, 2010). L'occupation des nids est donc influencée par la pluviométrie de façon différente selon la région où est installée la population, mais le succès reproducteur est quant à lui toujours négativement corrélé avec la quantité de pluie dans les différentes régions étudiées. Cela peut s'expliquer par la dépendance forte qu'ont les vautours avec les ascendances thermiques : l'intensité de ce phénomène est corrélée négativement avec l'humidité du sol, le coût énergétique des déplacements des individus augmente alors lorsqu'il pleut puisqu'ils sont obligés de compenser l'absence de ces courants (Pennycuick, 1973 ; Stull, 1988). L'absence de significativité pour les variables liées à la pluviométrie pourrait être causée par la méthodologie de l'étude menée ici : l'ensemble des nids des deux falaises se voient attribuer une même

valeur par an pour chaque variable météorologique considérée. Par conséquent, la façon dont chaque nid est soumis à ces conditions n'est pas représentée, et il n'est pas possible de discriminer les différentes influences qu'elles peuvent avoir.

En hiver, lorsqu'il neige, les conditions météorologiques plus rudes forment une contrainte pour les colonies qui sont sédentaires : les ascendances thermiques sont réduites par l'humidité, le vol coûte donc plus d'énergie à l'oiseau, et les carcasses recouvertes sont difficilement repérables (Génsbøl, 2009 ; Pennycuik, 1973 ; Stull, 1988). Il a été montré par suivi GPS que l'aire utilisée pour la recherche de nourriture était plus réduite pendant cette période, et que la dépendance envers les sites de nourrissage était accentuée, signes que l'enneigement modifie le comportement des vautours fauves (*Gyps fulvus*) (Arkumarev *et al.*, 2021a ; Hribsek *et al.*, 2021). Les modèles 1 et 2 montrent effectivement une influence du nombre de jours de neige cumulés sur un an ou sur les sept premiers mois pour l'occupation des nids à Madzharovo, tandis que les modèles 3 et 4 ne montrent pas d'influence de ces variables pour leur succès reproducteur. Le nombre de nids occupés par année pendant la période étudiée dépendait donc de la durée pendant laquelle les falaises étaient enneigées : la probabilité qu'un nid soit occupé diminuait plus l'enneigement était prolongé. L'espèce étant sédentaire dans les Rhodopes, les migrations sont peu nombreuses et essentiellement le fait de juvéniles, les fluctuations observées dans le nombre de nids occupés devraient alors surtout être issues de l'évolution de la natalité et de la mortalité de la population : pourtant, le succès reproducteur n'a pas été impacté significativement par l'enneigement dans les modèles testés (Génsbøl, 2009 ; Poirazidis *et al.*, 2011). Il aurait donc été intéressant de compléter l'étude avec des données démographiques : si le nombre d'individus qui meurent ou de juvéniles qui migrent est plus élevé une année, alors le nombre de nids occupés l'année suivante pourra être plus faible sans que cela ne soit lié à une variation du succès reproducteur. Cela expliquerait pourquoi un résultat significatif est obtenu pour expliquer l'occupation des nids, alors que les fluctuations dans le nombre total de jours de neige annuel (allant de 10 à 47 jours) ne sont pas calquées sur les fluctuations dans le nombre de nids occupés annuellement (allant de 20 à 39).

L'incapacité à prédire où se situeront les carcasses et l'irrégularité de leur disponibilité constituent des défis physiologiques auxquels les vautours sont adaptés (Buechley & Şekercioğlu, 2016). Les individus sont capables de rester pendant des périodes prolongées sans se nourrir, le maximum jamais enregistré étant de 36 jours consécutifs pour un mâle contraint d'incuber seul un œuf (Arkumarev *et al.*, 2021b). Pour pouvoir tenir aussi longtemps, l'espèce repose sur des déplacements aériens peu coûteux en énergie grâce aux courants aériens et ascendances thermiques, et régule au quotidien sa température corporelle pour diminuer l'écart avec son environnement de jour comme de nuit (Bahat *et al.*, 1998 ; Forsman, 2017). Les vautours fauves (*Gyps fulvus*) sont capables d'entrer en torpeur en réduisant leur

température corporelle pour économiser leur énergie lors des périodes de jeûne prolongé (Bahat *et al.*, 1998 ; Kronfeld-Schor & Dayan, 2013). Pour sortir de torpeur ou pour se réchauffer le matin, ils peuvent compter sur le soleil : des individus peuvent être observés les ailes grandes ouvertes dans leur nid, attendant que leur température interne monte, et que le sol se réchauffe pour que des ascendances thermiques leur permettent de prendre de l'altitude (Bahat, 1995 ; Forsman, 2017). L'ensoleillement total annuel a été testé ici dans les modèles 1 et 3 : la variable a un effet significatif pour expliquer l'occupation des nids, mais n'est pas significative pour expliquer le succès reproducteur des nids. L'ensoleillement total des sept premiers mois a été utilisé dans les modèles 2 et 4, mais n'a pas permis d'expliquer significativement l'occupation et le succès reproducteur. Peu d'articles dans la littérature scientifique utilisent l'ensoleillement annuel pour modéliser la niche ou comprendre la reproduction des vautours. Dans l'étude menée par García-Ripollés *et al.* (2005) dans le Nord-Est de l'Espagne, une région où la ponte a lieu dès décembre, c'est l'ensoleillement de ce mois qui a été utilisé : l'occupation des habitats dans la région est corrélée significativement à cette variable, avec un choix allant vers des aires moins ensoleillées. Avec ses capacités de thermorégulation du corps et de l'œuf, il n'est pas certain qu'une tendance globale puisse être observée pour expliquer l'impact de l'ensoleillement annuel sur la distribution et la reproduction des vautours fauves (*Gyps fulvus*). De même chez les gypaètes barbus (*Gypaetus barbatus*), aucune corrélation n'a été trouvée entre le nombre annuel de poussins et l'ensoleillement annuel (Donázar *et al.*, 1993). Des modèles étalés dans le temps et regroupant plusieurs populations permettraient certainement de mieux cerner l'influence de cette variable.

Les variables météorologiques permettent de mieux comprendre les contraintes auxquelles les différentes populations de vautours fauves (*Gyps fulvus*) sont soumises, mais leur significativité dans des modèles est très dépendante de la méthodologie utilisée. L'espèce n'est pas dépourvue de moyens physiologiques et comportementaux pour répondre à ces contraintes, ce qui accentue la difficulté à percevoir leurs différentes influences. L'utilisation de deux périodes différentes dans l'étude menée ici permet cependant de distinguer plus en détail l'influence de ces variables sur l'occupation et sur le succès reproducteur.

L'utilisation de modèles linéaires généralisés est particulièrement pertinente pour identifier les limites de la niche écologique d'une espèce, mais les risques de sur-paramétrisation, de multicolinéarité des variables et les problèmes d'échelles différentes pénalisent cette approche.

4. Influence de la structure d'âge du couple

Parmi les paires de vautours fauves (*Gyps fulvus*) qui se reproduisent, il est fréquent d'observer des individus immatures, formant alors des couples mixtes avec un adulte, ou des couples de deux immatures. L'analyse complémentaire réalisée ici a eu pour but de comprendre si cette structure d'âge du couple pouvait avoir une influence sur la reproduction.

Le premier test du Chi-carré a montré que l'appartenance à une catégorie d'âge ne conditionnait pas le succès reproducteur. Comme le montre la figure 11 (diagramme de gauche), des différences particulièrement importantes existent pourtant dans le nombre de succès et d'échecs des différents groupes, avec des ratios égaux de succès/échecs reproducteurs dans les couples avec un ou deux immatures. Cependant, le test réalisé ici classe les couples ayant échoué dans leur reproduction avec ceux ne s'étant pas reproduits, ce qui peut fausser l'interprétation des résultats. Ce test montre donc que l'appartenance à une catégorie d'âge ne conditionne pas le fait qu'une paire produise un jeune ou non.

Un second test du Chi-carré a été fait : celui-ci montre que l'appartenance à une catégorie d'âge conditionne significativement le fait de débiter, ou non, une incubation. Les tentatives d'incubation sont deux fois plus nombreuses pour les couples constitués de deux adultes que pour les couples mixtes, et huit fois plus nombreuses que pour les couples constitués de deux immatures. Les individus immatures semblent alors moins se reproduire que les adultes. La structure d'âge peut jouer un rôle dans la reproduction des couples : l'inexpérience des immatures peut être la cause d'une absence de reproduction ou d'un échec dans l'incubation (Blanco *et al.*, 1997). En Crète par exemple, Xirouchakis (2010) a montré que le succès reproducteur était meilleur chez les paires adultes que chez les paires mixtes. La participation d'individus immatures dans la reproduction d'une colonie peut aussi être un signe d'une population en difficulté : les individus avec un plumage juvénile sont aptes à se reproduire, mais ne le font que si les adultes n'occupent pas déjà tous les nids et n'accaparent pas toutes les ressources (Ferrer *et al.*, 2003). L'augmentation du nombre d'immatures parmi les couples reproducteurs serait donc liée soit à une augmentation de la mortalité dans la colonie, laissant des nids inoccupés, soit à une augmentation de la disponibilité en nourriture, permettant aux jeunes de se nourrir autant que les adultes, et donc de pouvoir assurer une descendance (Balbontin *et al.*, 2003). Dans le cas de la colonie de Madzharovo, l'espèce recolonise progressivement des falaises qui étaient partiellement voire totalement inoccupées il y a quelques décennies, et sur les 120 nids répertoriés, beaucoup sont inoccupés chaque année : la présence d'immatures reproducteurs serait ici plutôt le signe que la population est en croissance dans un environnement avec suffisamment de nourriture disponible et de nids vides. Une fois le milieu arrivé à saturation de sa capacité d'accueil, cette catégorie d'âge devrait laisser place aux adultes.

5. État de la population et incertitudes futures

Après une quasi-disparition en Bulgarie dans les années 60, une population de vautours fauves (*Gyps fulvus*) se reconstitue dans les Rhodopes orientales : en 1978, un couple reproducteur est redécouvert et une trentaine d'oiseaux sont observés dans la région (Demerdzhiev *et al.*, 2014 ; Michev *et al.*, 1980 ; Stoyanov, 2010). De 1987 à 2011, aidées par l'arrêt des exploitations minières, l'implantation de sites de nourrissage, et probablement l'immigration d'individus de colonies des régions limitrophes, les populations le long de la rivière Arda passent de dix paires dans deux colonies, à 56 paires dans sept colonies (Demerdzhiev *et al.*, 2014 ; Dobrev & Stoychev, 2013 ; LIFE Neophron, 2022). La population des falaises de Kovan Kaya et Patron Kaya est passée de 20 couples en 2012, à 32 en 2022 (Figure 7, graphique de gauche). Dans une dynamique de croissance progressive, l'espèce occupe de plus en plus de nids dans les falaises de la région, et en 2020, 106 couples ont été répertoriés dans les Rhodopes orientales (BSPB, 2022). Le retour de l'espèce dans le sud-est de la Bulgarie, permis par un changement des pratiques industrielles et un dépeuplement de la région, pourrait pourtant être ralenti par l'évolution en cours des pratiques agricoles (LIFE Neophron, 2022).

Les densités en ongulés sauvages, dans un système méditerranéen agro-pastoral avec une libre circulation du bétail comme les Rhodopes orientales, sont assez faibles : en 2006, 28 chevreuils (*Capreolus capreolus*), 17 sangliers (*Sus scrofa*) et 0.1 cerf élaphe (*Cervus elaphus*) étaient comptabilisés pour 10 km² (à titre de comparaison, pour la même année les chiffres en Wallonie étaient de : 23 chevreuils, 40 sangliers et 20 cerfs élaphe) (Casaer & Licoppe, 2010 ; Genov *et al.*, 2008, Margalida *et al.*, 2011b). Les vautours sont ici très dépendants du bétail pour s'alimenter, et notamment des sites de nourrissage, alimentés en collaboration avec les éleveurs locaux (Christofi, 2013 ; Mateo-Tomás, 2013). Les pratiques agro-pastorales extensives sont abandonnées, ou parfois remplacées par des pratiques agricoles et d'élevage plus intensives, ce qui conduit à des modifications majeures des écosystèmes, et à une augmentation de l'utilisation de médicaments et pesticides potentiellement dangereux pour les vautours (Génsbøl, 2009 ; Reid *et al.*, 2010 ; Steinfeld *et al.*, 2006). Le changement d'utilisation des terres est une des causes qui va affecter prioritairement la distribution future de l'espèce en Europe, et serait déjà responsable d'une contraction de moitié de l'aire de distribution de l'espèce dans les Balkans (Dobrev *et al.*, 2021 ; Mazaris *et al.*, 2013). À Madzharovo et aux alentours, des troupeaux de vaches et de chèvres de races rustiques locales sont encore en pâturage libre, mais les densités de bétail diminuent et les milieux ouverts se referment : le nombre de carcasses disponibles grâce à l'élevage diminue, et l'accessibilité des carcasses d'élevage et sauvages devient plus complexe pour les vautours (LIFE Neophron, 2022 ; Mateo-Tomás, 2013). La réintroduction d'ongulés

sauvages effectuées par Rewilding Europe vise à contrer ce phénomène en rétablissant un pâturage efficace et une source de nourriture suffisante pour les vautours (Allen *et al.*, 2021).

L'économie locale se tourne vers le tourisme ornithologique à l'aide d'un centre de conservation de la nature, de guides et de cabanes d'affûts photographiques. Ces nouvelles activités, et l'attractivité croissante de la région pour le tourisme risquent cependant d'accentuer les nuisances déjà significatives relevées au niveau des lieux fréquentés. La diversification des activités proposées, l'intensification du tourisme local et la modernisation progressive des infrastructures routières pourraient accélérer ces changements. Si aucune influence sur l'occupation des nids ou le succès reproducteur n'a pu être montrée pour la distance aux zones urbaines les plus proches, le contexte pourrait évoluer avec l'abandon ou la reconversion des bâtiments existants. De nouvelles constructions pourraient aussi être proposées pour répondre à la demande touristique, créant une pression anthropique potentiellement plus forte sur les nids à proximité. Le rôle des organisations locales de protection de la nature et du gouvernement dans l'implantation d'un tourisme durable pour l'environnement est donc crucial. Le nourrissage des vautours étant prisé des touristes et photographes, l'intensification de cette activité pourrait bénéficier aux vautours.

La région méditerranéenne va subir des changements climatiques profonds, dont les conséquences, couplées aux changements d'utilisation des terres, seront importantes pour la biodiversité (Giorgi & Lionello, 2008 ; Newbold *et al.*, 2020). Les conditions météorologiques des régions au nord de la mer Égée vont être modifiées : les températures vont augmenter, les précipitations diminuer, et la période de transition entre l'été et l'hiver va subir des variations plus irrégulières (Giorgi & Lionello, 2008). Alors que les vautours fauves (*Gyps fulvus*) semblent préférer des aires plus chaudes en Bulgarie, l'augmentation future des températures risque de les pousser à s'installer dans des aires plus froides comme cela a été observé dans les colonies du Nord-Est de l'Espagne (Dobrev et Popgeorgiev, 2020 ; García-Ripollés *et al.*, 2005). La préférence d'habitat pour des aires avec moins de précipitations, comme dans le Caucase et en Bulgarie, pourrait aussi s'inverser et suivre la tendance observée dans le Nord-Est de l'Espagne (Dobrev & Popgeorgiev, 2020 ; García-Ripollés *et al.*, 2005 ; Gavashelishvili & McGrady, 2006). La durée d'enneigement devrait être réduite avec des hivers plus doux et secs, tandis que l'ensoleillement sera plus important dans les années à venir, ce qui semble être assez propice à l'occupation par les vautours. Les habitats choisis sont dans les limites de tolérances physiologiques de l'espèce, qui s'adapte selon les régions pour choisir des aires qui lui sont plus favorables : avec les changements climatiques en cours et à venir, la fenêtre des conditions optimales pourrait se réduire, poussant les populations à changer leurs préférences d'habitat ou à migrer. Une pression supplémentaire s'ajoute à ces changements globaux : l'intensification des phénomènes climatiques extrêmes agit comme une épée de Damoclès, pouvant conduire une population à l'extinction en un

temps réduit. Le réchauffement climatique génère notamment des vagues de chaleur plus fréquentes, facilitant le départ d'incendies (Schar *et al.*, 2004). Fin juillet 2022 par exemple, un feu d'une ampleur considérable a ravagé 4500 hectares de forêts dans le Dadia National Park, berceau des vautours fauves (*Gyps fulvus*), vautours moines (*Aegypius monachus*) et vautours percnoptères (*Neophron percnopterus*) dans le Nord-Est de la Grèce, à seulement une soixantaine de kilomètres de Madzharovo (Ekathimerini, 2022 ; Greekreporter, 2022).

CONCLUSION

L'objectif de ce mémoire a été d'identifier les facteurs qui influencent l'occupation des nids et le succès reproducteur des couples installés dans la colonie de vautours fauves (*Gyps fulvus*) dans les falaises autour de la ville de Madzharovo, en Bulgarie. Grâce à des données de monitoring de la BSPB de 2012 à 2021, une cartographie détaillée de la zone d'étude et des données météorologiques, différents facteurs ont pu être testés. L'hypothèse formulée était que l'occupation d'un nid et le succès reproducteur du couple qui y est installé au cours d'une année étaient conditionnés par une combinaison de facteurs environnementaux, démographiques et anthropiques.

L'occupation des nids a été déterminée par une préférence pour la falaise Patron Kaya, pour des nids exposés au Sud-Est, Sud, Sud-Ouest et Ouest, pour des falaises plus pentues, ainsi que pour des nids plus proches des zones urbaines mais plus éloignés des zones fréquentées. L'occupation des nids a aussi été favorisée par les années avec moins de jours de neige, mais un ensoleillement plus fort. Le type de nid, les températures et la pluviométrie n'ont pas eu d'influence sur le choix des nids. Des tendances contraires ont été observées dans la littérature scientifique pour l'exposition, la pente, la distance à la zone urbaine la plus proche, la température, la pluviométrie et l'ensoleillement. Des analyses approfondies sur des populations plus larges permettraient certainement d'éclaircir ces divergences.

Le succès reproducteur, donc la probabilité de trouver un juvénile en vie au troisième passage du monitoring (en juillet), a été favorisé pour les nids exposés au sud-est, sud et sud-ouest, et pour les nids plus proches des zones fréquentées. Aucune influence n'a été trouvée sur le succès reproducteur pour le choix de falaise, le type de nid, la pente de la falaise, la distance à la zone urbaine la plus proche, la température, la pluviométrie, l'enneigement et l'ensoleillement. Des tendances contraires ont été observées dans la littérature scientifique pour l'exposition, la pluviométrie et la structure d'âge du couple, qui pourraient être expliquées par des analyses poussées sur plus de colonies.

L'initiation de l'incubation est apparue comme favorisée par l'absence d'immatures dans le couple.

L'hypothèse proposée est donc vérifiée : l'occupation d'un nid et le succès reproducteur du couple qui y est installé au cours d'une année sont bien conditionnés par une combinaison de facteurs environnementaux, démographiques et anthropiques. Les facteurs identifiés comme ayant une influence sont variés, mais cela n'est pas systématiquement soutenu par la littérature scientifique : les conclusions liées à ce mémoire sont donc relatives à la colonie de Madzharovo, et il convient de rester prudent avant d'en faire une généralité pour l'espèce. Des études avec des méthodologies similaires ou perfectionnées, à des échelles géographiques supérieures, en regroupant donc plus de colonies, permettraient de vérifier les résultats de ce mémoire.

Les importants efforts de conservation menés au travers de l'Europe, et plus spécifiquement en Bulgarie, semblent avoir payé pour les vautours fauves (*Gyps fulvus*) : les populations se reforment, se reconnectent et l'avenir de l'espèce semble sécurisé, à l'aide notamment d'un changement de mentalités et du développement d'un tourisme durable pour l'environnement. La colonie installée à Madzharovo, fierté locale et importante source de revenus, devrait continuer à prospérer durablement. Des incertitudes planent cependant au loin, avec l'évolution des pratiques agricoles et du changement climatique.

BIBLIOGRAPHIE

- Allen, D., Schepers, F., Eaglesham, G., Nolens, W. & Holtjer, L. (2021). *Annual Review 2020*, Rewilding Europe.
- Angelov, I., Hashim, I., & Oppel, S. (2013). Persistent electrocution mortality of Egyptian Vultures *Neophron percnopterus* over 28 years in East Africa. *Bird Conservation International*, 23(1), 1-6.
- Aresu, M., Pennino, M.G., De Rosa, D., Rotta, A., & Berlinguer, F. (2022). Modelling the effect of environmental variables on the reproductive success of Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) in Sardinia, Italy. *Ibis*, 164(1), 255-266.
- Arkumarev, V., Dobrev, D., Stamenov, A. (2020). *Griffon Vulture nests vulnerability risk assessment. Technical report under action C5 of the Re-Vultures project (LIFE14 NAT/NL/901)*. BSPB, 39 pp.
- Arkumarev, V., Dobrev, D., Stamenov, A., Terziev, N., Delchev, A. & Stoychev, S. (2021a). Seasonal dynamics in the exploitation of natural carcasses and supplementary feeding stations by a top avian scavenger. *Journal of Ornithology*, 162, 723–735. <https://doi.org/10.1007/s10336-021-01865-1>
- Arkumarev, V.S., Kret, E. J., Stamenov, A., Skartsi, T.A., & Dobrev, D. (2021b). The Longest Food Deprivation Period of a Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) Recorded in the Wild and Exceptionally Long Nest Attendance. *Ecologia Balkanica*, 13(2).
- Bahat, O. (1995). Physiological adaptations and foraging ecology of an obligatory carrion eater-the Griffon Vulture (*Gyps fulvus*). Ph.D. diss., Tel-Aviv University, Tel-Aviv, Israel.
- Bahat, O., Choshniak, I., & Houston, D.C. (1998). Nocturnal variation in body temperature of Griffon Vultures. *The Condor*, 100(1), 168-171.
- Balbontin, J., Penteriani, V., & Ferrer, M. (2003). Variations in the age of mates as an early warning signal of changes in population trends? The case of Bonelli's eagle in Andalusia. *Biological Conservation*, 109(3), 417-423.
- Ballejo, F., Plaza, P.I. & Lambertucci, S.A. (2020). The conflict between scavenging birds and farmers: Field observations do not support people's perceptions. *Biological*

Conservation, Volume 248, 108627, ISSN 0006-3207.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108627>

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). "Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4." *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
[doi:10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01)
- Bernúes, A., Ruiz, R., Olaizola, A., Villalba, D. & Casasús, I. (2011). Sustainability of pasture-based livestock farming systems in the European Mediterranean context: synergies and trade-offs. *Livestock Science*, 139, 44-57.
- BirdLife International (2022a) Data Zone, <http://datazone.birdlife.org/site/results?thrlev1=&thrlev2=&kw=®=7&cty=33&snm=&fam=0&gen=0&spc=&cmn=>, consulté le 21/03/2022.
- BirdLife International (2022b) Species factsheet: *Gyps fulvus*, <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/griffon-vulture-gyps-fulvus>, consulté le 17/03/2022.
- Blanc, G. (2020). *L'invention du colonialisme vert. Pour en finir avec le mythe de l'Éden africain*. Flammarion, Paris.
- Blanco, G., Martínez, F. and Traverso, J.M. (1997). Pair bond and age distribution of breeding Griffon Vultures *Gyps fulvus* in relation to reproductive status and geographic area in Spain. *Ibis*, 139: 180–183.
- Boshoff, A.F., & Vernon, C.J. (1980). The past and present distribution and status of the Cape Vulture in the Cape Province. *Ostrich*, 51(4), 230-250.
- Botha, A.J., Andevski, J., Bowden, C.G.R., Gudka, M., Safford, R.J., Tavares, J., & Williams, N.P. (2017). Multi-species action plan to conserve African-Eurasian vultures. *CMS raptors MOU technical publication*, 5, 1-164.
- BSPB, Griffon vulture, <https://bspb.org/en/activities/conservation-of-species/griffon-vulture/>, consulté le 25/05/2022.
- Buechley, E.R., & Şekercioğlu, Ç.H. (2016). The avian scavenger crisis: Looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biological Conservation*, 198, 220-228.

- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C. & Watson, R. (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164– 1168.
- Camina, A. (2004). Consequences of Bovine Spongiform Encephalopathy (BSE) on breeding success and food availability in Spanish vulture populations. *Raptors Worldwide*, 27-44.
- Campbell, M. (2009). Factors for the presence of avian scavengers in Accra and Kumasi, Ghana. *Area*, 41(3), 341-349.
- Caracciolo, L., Von Eynatten, H., Tolosana-Delgado, R., Critelli, S., Manetti, P., & Marchev, P. (2012). Petrological, geochemical, and statistical analysis of Eocene–Oligocene sandstones of the Western Thrace Basin, Greece and Bulgaria. *Journal of Sedimentary Research*, 82(7), 482-498.
- Casaer, J. & Licoppe, A.M. (2010). Ungulates and their management in Belgium. In: Apollonio, M., Andersen, R., Putman, R. (eds) *European ungulates and their management in the 21st Century*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 184–200. ISBN 9780521760614.
- CITES, <https://cites.org/fra/disc/text.php>, consulté le 16/03/2022.
- CMS, <https://www.cms.int/fr/page/texte-de-la-convention>, consulté le 16/03/2022.
- Christofi, S. (2013). EU regulations for vulture feeding stations. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Cramp S. & Simmons, K. (1980). *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. 2. Oxford – London – New York, Oxford Univ. Press. 695 p.
- Cronin, T.W., Johnsen, S., Marshall, N.J., & Warrant, E.J. (2014). Visual ecology. In *Visual Ecology*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400853021>

- Danchev, J. (1998). Report of the Bulgarian Union for the conservation of the Rhodope Mountains. In: Meine, Curt, ed. *Bulgaria's biological diversity: conservation status and needs assessment*, vol. 1 and 2. Washington, DC: Biodiversity Support Program: 741–750.
- Davidović, S., Jelić, M., Marinković, S., Mihajlović, M., Tanasić, V., Hribšek, I., Sušić, G., Dragičević, M. & Stamenković-Radak, M. (2020). Genetic diversity of the Griffon vulture population in Serbia and its importance for conservation efforts in the Balkans. *Scientific reports*, 10(1), 1-12.
- De la Bodega, D. (2012). *Sustancias que provocan el envenenamiento de la fauna silvestre. Estudio técnico*. SEO/Birdlife.
- Demerdzhiev, D., Hristov, H., Dobrev, D., Angelov, I. & Kurtev, M. (2014). Long – term population status, breeding parameters and limiting factors of the griffon Vulture (*Gyps fulvus*) population in Eastern Rhodopes, Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica* 66(3): 373-384.
- Demerdzhiev, D., Stoyanov, E., Kurtev, M. & Yankov, P. (2007). Griffon Vulture (*Gyps fulvus*). – In: Yankov, P. (ed.). *Atlas of Breeding Birds in Bulgaria*. Bulgarian Society for the Protection of Birds, Conservation Series, Book 10. Sofia, BSPB, p 134-135.
- DeVault, T. L., Rhodes, Jr, O. E., & Shivik, J. A. (2003). Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102(2), 225-234.
- Dobrev, D. & Popgeorgiev, G. (2020). Modeling breeding habitat suitability of Griffon vultures (*Gyps fulvus*) in Bulgaria and conservation planning. *North-Western Journal of Zoology*, 17(2), article N°: e201602.
- Dobrev, D. & Stoychev, S. (2013). Vulture conservation in Bulgaria. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Dobrev, D., Tsiakiris, R., Skartsi, T., Dobrev, V., Arkumarev, V., Stara, K., Stamenov, A., Probonas, N., Kominos, T., Galanaki, A., Kret, E., Hallmann, B., Grubač, B., Sušić, G., Marinković, S., Hribšek, I., Skorić, S., Jerrentrup, H., Lucić, V., Kapelj, S., Stoyanov, G., Zakkak, S., Hristov, H., Stoychev, S., Sidiropoulos, L., Bino, T. & Demerdzhiev, D. (2021). Long-term size and range changes of the Griffon Vulture *Gyps fulvus* population in the Balkans: a review. *Bird Conservation International*, 1-16.

- Donázar, J. A. (1993). *Los buitres ibéricos: biología y conservación*. JM Reoyo.
- Donázar, J.A., Hiraldo, F., & Bustamante, J. (1993). Factors influencing nest site selection, breeding density and breeding success in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Applied Ecology*, 504-514.
- Donázar, J.A., Margalida, A., Carrete, M., & Sánchez-Zapata, J.A. (2009). Too sanitary for vultures. *Science*, 326(5953), 664-664.
- Ekathimerini. Dadia, taking stock of the damage. <https://www.ekathimerini.com/newsasset/1190740/dadia-taking-stock-of-the-damage/>, consulté le 16/08/2022.
- EUR-Lex Décision 82/72/CEE ou Convention de Berne, <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/?uri=LEGISSUM%3A128050>, consulté le 16/03/2022.
- European Commission, Directive Habitats 92/43/EEC, https://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/index_en.htm, consulté le 16/03/2022.
- European Commission, Directive Oiseaux 2009/147/EC, https://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/birdsdirective/index_en.htm, consulté le 16/03/2022.
- European Commission, Natura 2000, https://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/sites/index_en.htm, consulté le 16/03/2022.
- Ferrer, M., Penteriani, V., Balbontín, J., & Pandolfi, M. (2003). The proportion of immature breeders as a reliable early warning signal of population decline: evidence from the Spanish imperial eagle in Doñana. *Biological Conservation*, 114(3), 463-466.
- Fischer, A.B. (1969). Laboruntersuchungen und Freilandbeobachtungen zum Sehvermögen und Verhalten von Altweltgeiern. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 96, 81–132.
- Forsman, D. (2017). *Identifier les rapaces en vol*. Delachaux et Niestlé, Paris.

- Gangoso, L., Alvarez-Lloret, P., Rodríguez-Navarro, A.A., Mateo, R., Hiraldo, F., & Donazar, J.A. (2009). Long-term effects of lead poisoning on bone mineralization in vultures exposed to ammunition sources. *Environmental Pollution*, 157(2), 569-574.
- Gangoso, L., Cortés-Avizanda, A., Sergiel, A., Pudifoot, B., Miranda, F., Muñoz, J., Delgado-González, A., Moleón, M, Sánchez-Zapata, J.A., Arrondo, E. & Donazar, J.A. (2021). Avian scavengers living in anthropized landscapes have shorter telomeres and higher levels of glucocorticoid hormones, *Science of The Total Environment*, Volume 782, 146920, ISSN 0048-9697, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146920>.
- Garbett, R., Maude, G., Hancock, P., Kenny, D., Reading, R., & Amar, A. (2018). Association between hunting and elevated blood lead levels in the critically endangered African white-backed vulture *Gyps africanus*. *Science of the Total Environment*, 630, 1654-1665.
- García-Ripollés, C., López-López, P., García-López, F., Aguilar, J.M., & Verdejo, J. (2005). Modelling nesting habitat preferences of Eurasian Griffon vulture *Gyps fulvus* in eastern Iberian Peninsula. *Ardeola*, 52(2), 287-304.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., & Goldewijk, K.K. (2003). Habitat conversion and global avian biodiversity loss. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1521), 1293-1300.
- Gavashelishvili, A., & McGrady, M.J. (2006). Breeding site selection by bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) and Eurasian griffon (*Gyps fulvus*) in the Caucasus. *Animal Conservation*, 9(2), 159-170.
- GDAL/OGR contributors (2022). GDAL/OGR Geospatial Data Abstraction software Library. *Open Source Geospatial Foundation*, Beaverton, Oregon, États-Unis. <https://gdal.org>.
- Genov, P., Dutsov, A., Dimitrova, D., Stoyanova, N., Angelov, I., Zlatanova, D., Peshev, D., Arabadjiev, D., Georgiev, T., Serafimov, G. & Sariyski, S. (2008). The Role of Wolf (*Canis lupus* L.) in the Rhodope Mountains in the Beginning of the 21st Century. *Acta Zoologica Bulgarica*, 153-160.
- Génsbøl, B. (2009). *Guide des rapaces diurnes : Europe, Afrique du Nord et Moyen-Orient*, 4^{ème} édition. Delachaux et Niestlé, Paris.

- Giorgi, F., & Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and planetary change*, 63(2-3), 90-104.
- Google (2022). "Vue satellite de Madzharovo le 17/04/2016 : 41°38'50.88"N, 25°53'6.16"E ". Google Earth Pro, Version 7.3.4.8642. Google, Mountain View, Californie, États-Unis. <https://www.google.fr/earth/>
- GRASS Development Team (2020). Geographic Resources Analysis Support System Software, Version 7.8. *Open Source Geospatial Foundation*, Beaverton, Oregon, États-Unis. <https://grass.osgeo.org>
- Greekreporter, Wildfire burns National Park in Greece for Fifth Day. <https://greekreporter.com/2022/07/25/wildfire-national-park-greece-dadia/>, consulté le 29/07/2022.
- Green, R.E., Newton, I., Shultz, S., Cunningham, A.A., Gilbert, M., Pain, D.J. & Prakash, V. (2004). Diclofenac poisoning as a cause of vulture population declines across the Indian subcontinent. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), pp. 793-800. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00954.x>
- Hatzofe, O. (2013). Working with vultures in Israel: Conservation, mortality factors, survival, PVA model of the Griffon vultures in Israel & the Middle East. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Houston, D.C. (1975). The digestive tract of the whiteback griffon vulture and its role in disease transmission among wild ungulates. *Journal of wildlife diseases*, 11(3), 306-313.
- Houston, D.C. (1986). Scavenging efficiency of turkey vultures in tropical forest. *The Condor*, 88(3), 318-323.
- Houston, D.C. (1989). Factors influencing the timing of breeding in African vultures. *Raptors in the modern world*, 203-210.
- Hribsek, I., Plecas, M., Skorić, S., & Marinković, S. (2021). First description of movement and ranging behavior of the Griffon vulture (*Gyps fulvus*) from Serbia using GPS satellite tracking. *Archives of Biological Sciences*, 73(2), 185-195.
- Hudson R. (1975). *Threatened Birds of Europe*. London, Macmillan London Limited. 128 p.

- Jetz, W., Wilcove, D.S., & Dobson, A.P. (2007). Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS biology*, 5(6), e157. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050157>
- Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T. (2013). Thermal ecology, environments, communities, and global change: energy intake and expenditure in endotherms. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 44(1), 461-480.
- Lack, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- LIFE Neophron, SPA Madzharovo, <http://old.lifeneophron.eu/en/Madzharovo.html>, consulté le 19/03/2022.
- Margalida, A., Campión, D. & Donázar, J.A. (2011a). European vultures' altered behaviour. *Nature*, 480, 457.
- Margalida, A., Colomer, M. & Sanuy, D. (2011b). Can wild ungulate carcasses provide enough biomass to maintain avian scavenger populations? An empirical assessment using a bio-inspired computational model. *PloS one*, 6(5), e20248.
- Margalida, A. & Colomer, M. Modelling the effects of sanitary policies on European vulture conservation. *Sci Rep* 2, 753 (2012). <https://doi.org/10.1038/srep00753>
- Margalida, A., Heredia, R., Razin, M., & Hernández, M. (2008). Sources of variation in mortality of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Europe. *Bird Conservation International*, 18(1), 1-10.
- Markandya, A., Taylor, T., Longo, A., Murty, M.N., Murty, S. & Dhavala, K. (2008). Counting the cost of vulture decline - an appraisal of the human health and other benefits of vultures in India. *Ecological Economics*, 67(2), 194-204. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.04.020>
- Mateo-Tomás, P., Olea, P.P., Sánchez-Barbudo, I.S. & Mateo, R. (2012). Alleviating human-wildlife conflicts: identifying the causes and mapping the risk of illegal poisoning of wild fauna. *Journal of Applied Ecology*, 49, 376 - 385.
- Mateo-Tomás, P. (2013). The role of extensive pastoralism in vulture conservation. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Mazaris, A.D., Papanikolaou, A.D., Barbet-Massin, M., Kallimanis, A.S., Jiguet, F., Schmeller, D.S., & Pantis, J.D. (2013). Evaluating the connectivity of a protected areas'

network under the prism of global change: the efficiency of the European Natura 2000 network for four birds of prey. *PLoS One*, 8(3), e59640.

- McLeod, A.I., Xu, C. and Lai, Y. (2020). bestglm : Best Subset GLM and Regression Utilities, Version 0.37.3. <https://CRAN.R-project.org/package=bestglm>
- McNab , B.K. (2003) . Metabolism—ecology shapes bird bioenergetics. *Nature*, 426 : 620 – 621.
- Michev T., Pomakov, V., Stefanov, V. & Yankov, P. (1980). “Colony of the Griffon vultures” (*Gyps fulvus*) in Eastern Rhodopes. - *Ecology*, 6, pp. 74 -79. (In Bulgarian).
- Mihoub, J.B., Le Gouar, P., & Sarrazin, F. (2009). Breeding habitat selection behaviors in heterogeneous environments: implications for modeling reintroduction. *Oikos*, 118(5), 663-674.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005a). *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute. <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.354.aspx.pdf>
- Millennium Ecosystem Assessment, (2005b). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press. <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>
- Mindell, D.P., Fuchs, J., & Johnson, J.A. (2018). Phylogeny, taxonomy, and geographic diversity of diurnal raptors: Falconiformes, Accipitriformes, and Cathartiformes. In *Birds of prey* (pp. 3-32). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-73745-4_1
- Mundy, P.J., Butchart, D., Ledger, J. and Piper, S. 1992. *The Vultures of Africa*, Randburg, , South Africa: Acorn Books and Russel Friedman Books.
- National Statistical Institute, Population by towns and sex in 2020, <https://nsi.bg/en/content/6711/614-population-towns-and-sex>, consulté le 19/03/2022.
- Natura 2000 Viewer, <https://natura2000.eea.europa.eu/#>, consulté le 21/03/2022.
- Nedkov, S. and Gikov, A., 2009. Modeling landscape heterogeneity in mountain areas: a case study on Rhodope Mountains, Bulgaria. In: *Breuste J., Kozova, M. and Finka, M. (Eds.) European landscape in Transition Challenges for Landscape Ecology and Management, European IALE Conference*, Salzburg. 399-400.

- Newbold, T., Oppenheimer, P., Etard, A., & Williams, J.J. (2020). Tropical and Mediterranean biodiversity is disproportionately sensitive to land-use and climate change. *Nature Ecology & Evolution*, 4(12), 1630-1638.
- Newton, I. (2008). *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, London.
- Newton, I. (2010). *Bird Migration*. HarperCollins, London.
- Oaks, J.L., Gilbert, M., Virani, M.Z., Watson, R.T., Meteyer, C.U., Rideout, B., Shivaprasad, H.L., Ahmed, S., Chaudhry, M.J.I., Arshad, M., Mahmood, S., Ali, A. & Khan, A.A. (2004). Diclofenac residues as the cause of vulture population decline in Pakistan. *Nature*, 427, 630-633.
- IPCC, 2022: Summary for Policymakers [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Tignor, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem (eds.)]. In: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. *Cambridge University Press*. In Press.
- IUCN Red List, <https://www.iucnredlist.org/>, consulté le 10/03/2022.
- Papadopoulos, M. (2013). First efforts to save the Griffon vulture (*Gyps fulvus*) in Cyprus. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Papazoglou, C. (2013). Legal measures to protect vultures in Europe. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Pearson, K. (1900). X. On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 50(302), 157–175. <https://doi.org/10.1080/14786440009463897>
- Pennycuik, C.J. (1973). The soaring flight of vultures. *Scientific American*, 229(6), 102-109.
- Perry, J. (1995). *The mountains of Bulgaria: a walker's companion*. Leicester, UK: Cordee. 144 p.

- Petrov, B. (2004). The herpetofauna (Amphibia and Reptilia) of the eastern Rhodopes (Bulgaria and Greece). *Biodiversity of Bulgaria*, 2, 863-879.
- Pirastru, M., Mereu, P., Manca, L., Bebbere, D., Naitana, S., & Leoni, G.G. (2021). Anthropogenic drivers leading to population decline and genetic preservation of the Eurasian Griffon Vulture (*Gyps fulvus*). *Life*, 11(10), 1038.
- Plaza, P.I., Blanco, G., & Lambertucci, S.A. (2020). Implications of bacterial, viral and mycotic microorganisms in vultures for wildlife conservation, ecosystem services and public health. *Ibis*, 162(4), 1109-1124. <https://doi.org/10.1111/ibi.12865>
- Poirazidis, K., Schindler, S., Kakalis, E., Ruiz, C., Bakaloudis, D.E., Scandolara, C., Eastham, C., Hristov, H. & Catsadorakis, G. (2011). Population estimates for the diverse raptor assemblage of Dardia National Park, Greece. *Ardeola*, 58(1), 3-17.
- Prakash, V., Green, R.E., Pain, D.J., Ranade, S.P., Saravanan, S., Prakash, N., Venkitachalam, R., Cuthbert, R., Rahmani, A.R. & Cunningham, A.A. (2007). Recent changes in populations of resident *Gyps* vultures in India. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 104(2), 129-135.
- Prum, R.O., Berv, J.S., Dornburg, A., Field, D.J., Townsend, J.P., Lemmon, E.M., & Lemmon, A.R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569-573.
- QGIS Development Team (2021). QGIS Geographic Information System, Version Version 3.16.12. QGIS Association, *Open Source Geospatial Foundation*, Beaverton, Oregon, États-Unis. <https://www.qgis.org>
- Rajakaruna, N., & Boyd, R. S. (2014). Serpentine soils. *Oxford bibliographies in ecology*.
- Raptor MoU, <https://www.cms.int/raptors/en/page/agreement-text>, consulté le 16/03/2022.
- R Core Team (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.6.3. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna Austria. <https://www.R-project.org>

- R Core Team and contributors worldwide (2020). The R Stats Package, Version 3.6.3. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna Austria. <https://www.rdocumentation.org/packages/stats/versions/3.6.2>
- Reid, R.S., Bedelian, C., Said, M.Y., Kruska, R.L., Mauricio, R.M., Castel, V., Olson, J. & Thornton, P.K. (2010). Global livestock impacts on biodiversity. *Livestock in a changing landscape. Drivers, consequences, and responses*, 1, 111-138.
- Ruxton, G.D., Houston, D.C. (2004). Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of Theoretical Biology*, 228, 431–436.
- Sarrazin, F. (2013). History of Griffon Vulture reintroductions in France. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Schar, C., Vidale, P.L., Luthi, D., Frei, C., Haberli, C., Liniger, M.A., and Appenzeller, C. (2004). The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427.
- Şekerciöğlü, Ç.H., Daily, G.C., & Ehrlich, P.R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(52), 18042-18047.
- Sekercioglu, Ç.H., Schneider, S.H., Fay, J.P., & Loarie, S.R. (2008). Climate change, elevational range shifts, and bird extinctions. *Conservation Biology*, 22(1), 140-150.
- Shishkov, T., & Kolev, N. (2014a). *The soils of Bulgaria*. Dordrecht Heidelberg New York London: Springer Netherlands.
- Shishkov, T., & Kolev, N. (2014b). Cinnamonic Forest Soils. In *The Soils of Bulgaria* (pp. 103-113). Springer, Dordrecht.
- Steinfeld, H., Gerber, P., Wassenaar, T., Castel, V., Rosales, M. & de Haan, C. (2006). *Livestock's Long Shadow - Environmental Issues and Options*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Steinfeld, H., Mooney, H.A., Schneider, F. & Neville, L.E. (2010). *Livestock in a changing landscape. Drivers, consequences and responses*. Island Press, Washington.
- Stoev, I., Bonchev, L., Stoynov, E., Kmetova-Biro, E., Ivanov, I., Yankov, L., Iliev, Y., Nikolova, Z., Vangelova, N. & Grozdanov, A. (2015). Restoration of Griffon Vulture

(*Gyps fulvus*) in eastern Balkan Mountains, Bulgaria. In *First National Conference of Reintroduction of Conservation-reliant Species, Sofia*, pp. 116-129.

- Stoyanov G. (2010). Past and current distribution of the Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) in Western Bulgaria. *Ornithologische Mitteilungen*, 7-8/2010.
- Stoyanov, G., Stoyanov, E., Kmetova-Biro, E., Ivanov, I., Vangelova, N., Nikolova, Z. & Lazarova, T. (2015). Results of the reintroduction of griffon vulture (*Gyps fulvus*) in Vrachanski Balkan Nature Park, NW Bulgaria. In *First National Conference of Reintroduction of Conservation-reliant Species, Sofia*, pp. 19-20.
- Stoyanov, E. & Bonchev, L. (2012). *Reintroduction of Griffon Vulture Gyps fulvus in Kotel Mountain, Bulgaria. Overview 2007-2011*. Fund for Wild Flora and Fauna.
- Streit, B. (1992). Bioaccumulation processes in ecosystems. *Experientia*, 48(10), 955-970.
- Stull, R.B. (1988). *An introduction to boundary layer meteorology* (Vol. 13). Springer Science & Business Media.
- Spearman, C. (1904). The Proof and Measurement of Association between Two Things. *The American Journal of Psychology*, 15(1), 72–101. <https://doi.org/10.2307/1412159>
- Tavares, J. (2013). Overview of the main threats to vultures in Europe today. *Proceedings of the Griffon Vulture Conference*, 6-8 March 2013, Limassol.
- Tella, J.L. (2001). Action is needed now, or BSE crisis could wipe out endangered birds of prey. *Nature*, 410, 408.
- Vasilakis, D. P., Whitfield, D. P., Schindler, S., Poirazidis, K. S., & Kati, V. (2016). Reconciling endangered species conservation with wind farm development: Cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in south-eastern Europe. *Biological Conservation*, 196, 10-17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.014>
- Virani, M.Z., Kendall, C., Njoroge, P. & Thomsett, S. (2011). Major declines in the abundance of vultures and other scavenging raptors in and around the Masai Mara ecosystem, Kenya. *Biological Conservation*, 144, 746-752.
- Whittaker, R.H. (1954). The ecology of serpentine soils. *Ecology*, 35(2), 258-288.

- Wink, M. (1995). Phylogeny of Old and New World vultures (Aves: Accipitridae and Cathartidae) inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 50(11-12), 868-882.
- Xirouchakis S. (2010). Breeding biology and reproductive performance of Griffon Vultures *Gyps fulvus* on the island of Crete (Greece). – *Bird Study* 57, 213-235.
- Zuberogoitia, I., Martínez, J.E., Margalida, A., Gómez, I., Azkona, A. & Martínez, J.A. (2010). Reduced food availability induces behavioural changes in Griffon Vulture *Gyps fulvus*. *Ornis Fennica*, 87(2), 52.

ANNEXES

Annexe 1 : exemples caractéristiques des deux formes de nids. À gauche : le nid Pat_47, de type balcon, situé à Patron Kaya. À droite : le nid RGUR, de type niche, occupé ici par une vautour percnoptère (*Neophron percnopterus*) à Gjurgena, à quelques kilomètres du territoire étudié (Clément Ganier, 2022).



Annexe 2 : p-values obtenues par les tests de corrélation de Spearman entre chaque paire de variables topographiques et anthropiques. En orange sont notées les variables qui ont été retenues. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.

P-values du test de corrélation 1 (données topographiques + données anthropiques)						
	Pente	Altitude	Distance à la route la plus proche	Distance à la zone urbaine la plus proche	Distance au site de nourrissage	Distance au lieu fréquenté le plus proche
Pente	0.00000000*	2.622793e-02*	5.976932e-10*	6.052650e-03*	3.550608e-09*	5.177521e-11*
Altitude	2.622793e-02*	0.00000000*	4.516897e-22*	5.872777e-26*	2.050423e-15*	2.390596e-21*
Distance à la route la plus proche	5.976932e-10*	4.516897e-22*	0.00000000*	2.024586e-42*	9.754522e-79*	2.333169e-61*
Distance à la zone urbaine la plus proche	6.052650e-03*	5.872777e-26*	2.024586e-42*	0.00000000*	1.607537e-33*	1.438797e-24*
Distance au site de nourrissage	3.550608e-09*	2.050423e-15*	9.754522e-79*	1.607537e-33*	0.00000000*	2.886750e-53*
Distance au lieu fréquenté le plus proche	5.177521e-11*	2.390596e-21*	2.333169e-61*	1.438797e-24*	2.886750e-53*	0.00000000*

Annexe 3 : p-values obtenues par les tests de corrélation de Spearman entre chaque paire de variables météorologiques annuelles. En orange sont notées les variables qui ont été retenues. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.

P-values du test de corrélation 2 (données météorologiques annuelles)									
	Année	Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles	Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles	Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles	Pluviométrie annuelle totale	Jours de pluie cumulés sur un an	Neige annuelle totale	Jours de neige cumulés sur un an	Ensoleillement total annuel
Année	0.0000000*	0.54144073	0.79459823	0.421462819	0.91584539	0.714269128	0.201840644	0.266668101	0.052363811
Moyenne annuelle des températures moyennes mensuelles	0.54144073	0.0000000*	0.01594238*	0.150416227	0.98337435	0.485697510	0.163387007	0.299216575	0.354688877
Moyenne annuelle des températures minimales mensuelles	0.79459823	0.01594238*	0.0000000*	0.530397611	0.09272201	0.331250053	0.307882279	0.112553774	0.460311501
Moyenne annuelle des températures maximales mensuelles	0.42146282	0.15041623	0.53039761	0.00000000*	0.02239799*	0.006917122*	0.468014951	0.693542336	0.001685949*
Pluviométrie annuelle totale	0.91584539	0.98337435	0.09272201	0.022397990*	0.00000000*	0.012550481*	0.460509594	0.068592976	0.029371278*
Jours de pluie cumulés sur un an	0.71426913	0.48569751	0.33125005	0.006917122*	0.01255048*	0.00000000*	0.861943589	0.373275791	0.112414940
Neige annuelle totale	0.20184064	0.16338701	0.30788228	0.468014951	0.46050959	0.861943589	0.00000000*	0.002020429*	0.617689232
Jours de neige cumulés sur un an	0.26666810	0.29921658	0.11255377	0.693542336	0.06859298	0.373275791	0.002020429*	0.00000000*	0.611080322
Ensoleillement total annuel	0.05236381	0.35468888	0.46031150	0.001685949*	0.02937128*	0.112414940	0.617689232	0.611080322	0.00000000*

Annexe 4 : p-values obtenues par les tests de corrélation de Spearman entre chaque paire de variables météorologiques des sept premiers mois. En orange sont notées les variables qui ont été retenues. Le niveau de significativité est de 0.05 et est représenté par une astérisque.

P-values du test de corrélation 3 (données météorologiques des sept premiers mois)								
	Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois	Moyenne des températures minimales des sept premiers mois	Moyenne des températures maximales des sept premiers mois	Pluviométrie totale des sept premiers mois	Jours de pluie cumulés des sept premiers mois	Neige totale des sept premiers mois	Jours de neige cumulés des sept premiers mois	Ensoleillement total des sept premiers mois
Moyenne des températures moyennes des sept premiers mois	0.0000000*	2.498898e-05*	0.0009110785*	0.11083623	0.10444321	0.61286143	0.09093289	0.60692238
Moyenne des températures minimales des sept premiers mois	2.498898e-05*	0.00000000*	0.0275888378*	0.02872486*	0.06400203*	0.78043788	0.07377088	0.29705331
Moyenne des températures maximales des sept premiers mois	9.110785e-04*	2.758884e-02*	0.0000000000*	0.51630621	0.45246121	0.44203542	0.26339571	0.63345184
Pluviométrie totale des sept premiers mois	1.108362e-01*	2.872486e-02*	0.5163062081	0.00000000*	0.16566493	0.96440696	0.11487911	0.12427979
Jours de pluie cumulés des sept premiers mois	1.044432e-01*	6.400203e-02	0.4524612123	0.16566493	0.00000000*	0.41473114	0.26871423	0.05743715
Neige totale des sept premiers mois	6.128614e-01	7.804379e-01	0.4420354213	0.96440696	0.41473114	0.00000000*	0.02854101*	0.25624953
Jours de neige cumulés des sept premiers mois	9.093289e-02	7.377088e-02	0.2633957136	0.11487911	0.26871423	0.02854101*	0.00000000*	0.88595983
Ensoleillement total des sept premiers mois	6.069224e-01	2.970533e-01*	0.6334518408	0.12427979	0.05743715*	0.25624953	0.88595983	0.00000000*