ResearchGate

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: https://www.researchgate.net/publication/325450565

Étude de la dynamique des populations de puffins de Scopoli et yelkouan du Parc National des Calanques et du Parc National de Port-Cros

Research · May 2018

DOI: 10.13140/RG.2.2.28635.87845

CITATIONS
3

READS
877

3 authors:



Nicolas Courbin
French National Centre for Scientific Research
38 PUBLICATIONS **865** CITATIONS
SEE PROFILE



David Grémillet
French National Centre for Scientific Research
323 PUBLICATIONS **13,083** CITATIONS
SEE PROFILE



Aurélien Besnard
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive
323 PUBLICATIONS **4,542** CITATIONS
SEE PROFILE

All content following this page was uploaded by Nicolas Courbin on 30 May 2018.

The user has requested enhancement of the downloaded file.

Étude de la dynamique des populations de puffins de Scopoli et yelkouan du Parc National des Calanques et du Parc National de Port-Cros

Nicolas Courbin, David Grémillet et Aurélien Besnard

Montpellier, Mai 2018

Travail réalisé par le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CEFE), UMR 5175 Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Université de recherche Paris Sciences et Lettres (PSL), Ecole Pratiques des Hautes Etudes (EPHE), Université de Montpellier, SupAgro, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Campus du CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'ensemble du personnel du Parc National des Calanques (PNCal) et du Parc National de Port-Cros (PNPC) qui ont participé au programme de baguage et au suivi de la reproduction des puffins. Leur important travail de terrain a permis la collecte d'une importante quantité de données et suscité la réalisation des analyses de démographie présentées dans ce document. Nous remercions particulièrement, Alain Mante, Jean-Patrick Durand, Célia Pastorelli, Lorrain Anselme, Mathieu Imbert, Elodie Debize et Lidwine Lemire-Pecheux du PNCal, ainsi que David Geoffroy, Eric Vidal, Pascal Gillet, Karen Bourgeois et Peggy Fournial du PNPC pour la collecte et la mise à disposition des données et nos fructueux échanges. Un merci spécial à Elodie Debize pour la relecture du rapport.

SOMMAIRE

1. CONTEXTE DE L'ETUDE 6

2. BIOLOGIE DES PUFFINS 7

2.1 Le puffin de Scopoli 7
2.2 Le puffin yelkouan 8

3. SITES D'ÉTUDE 10

4. ÉTUDE DE LA REPRODUCTION DES PUFFINS 10

4.1 Suivi annuel de la reproduction 10
4.2 Méthode d'estimation des paramètres reproducteurs 12
4.3 Les paramètres reproducteurs 13
4.3.1 Bilan des paramètres reproducteurs des puffins 13
4.3.2 Reproduction du puffin de Scopoli des îles de Marseille, PNCal 13
4.3.3 Reproduction du puffin yelkouan des îles de Marseille, PNCal 15
4.3.4 Reproduction du puffin de Scopoli des îles d'Hyères, PNPC 16
4.3.5 Reproduction du puffin yelkouan des îles d'Hyères, PNPC 16

5. ÉTUDE DE LA SURVIE DES PUFFINS 17

5.1 Suivi individuel par capture-marquage-recapture 17
5.1.1 Histoires de capture des adultes du Parc National des Calanques 18
5.1.2 Histoires de capture des adultes du Parc National de Port-Cros 19
5.1.3 Histoires de capture des poussins des deux parcs 19
5.2 Analyses de survie adulte 19
5.2.1 Modèle de survie adulte multi-évènements pour les puffins de Scopoli du PNCal 21
5.2.2 Modèle de survie adulte multi-évènements pour les puffins yelkouan du PNCal et les deux espèces de puffins du PNPC 23
5.3 Analyses de survie juvénile 24
5.4 La survie adulte 25
5.4.1 Bilan des paramètres de survie adulte des puffins 25
5.4.2 Survie adulte du puffin de Scopoli des îles de Marseille, PNCal 25
5.4.3 Survie adulte du puffin yelkouan des îles de Marseille, PNCal 26
5.4.4 Survie adulte du puffin de Scopoli des îles d'Hyères, PNPC 27
5.4.5 Survie adulte du puffin yelkouan des îles d'Hyères, PNPC 28
5.5 La survie juvénile 28
5.5.1 Survie juvénile des puffins de Scopoli des îles de Marseille, PNCal 28
5.5.2 Survie juvénile des puffins yelkouan des îles d'Hyères, PNPC 29

6. MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE PUFFINS ... 29

6.1 Modèle matriciel pour le puffin de Scopoli 30
6.2 Modèle matriciel pour le puffin yelkouan 32
6.3 Projections déterministes et stochastiques des populations 35
6.4 Dynamique des populations de puffins de Scopoli 36
6.4.1 Population de Scopoli de l'archipel du Frioul (PNCal) 36
6.4.2 Population de Scopoli de l'archipel de Riou (PNCal) 38
6.4.3 Population de Scopoli de l'île de Porquerolles (PNPC) 40
6.5 Dynamique des populations de puffins yelkouan 42
6.5.1 Population de yelkouan de l'île de Riou (PNCal) 42

6.5.2 Population de yelkouan de l'île de Porquerolles (PNPC) 44
6.5.3 Population de yelkouan de l'île de Port-Cros (PNPC) 46

7. INFLUENCE DU RISQUE DE PREDATION ET DU DERANGEMENT SUR LA DEMOGRAPHIE DES PUFFINS DE SCOPOLI DU PARC NATIONAL DES CALANQUES 48

7.1 Incidence de la présence du rat noir sur la reproduction des puffins 48
7.2 Influence du dérangement (prédateur et humain) sur la fidélité adulte à la colonie 50
7.3 Effets de la présence de prédateurs sur la survie adulte 52

8. DISCUSSION 54

8.1 La reproduction des populations de puffins des deux Parcs Nationaux 54
8.2 Un déclin global des populations de puffins en France continentale 56
8.3 Améliorer la survie adulte : la clé de la conservation des populations de puffins 58
8.4 A propos du dérangement naturel et anthropique 60
8.5 Vers une amélioration du protocole de suivi 60

REFERENCES 62

Annexe 1. Données annuelles du suivi de reproduction et estimés des paramètres reproducteurs des populations de puffins des îles de Marseille et d'Hyères. I

Annexe 2. Modèle CMR multi-évènements multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins de Scopoli du Parc National des Calanques entre 1981 et 2016. VI

Annexe 3. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins yelkouan du Parc National des Calanques entre 2005 et 2016. XI

Annexe 4. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins de Scopoli du Parc National de Port-Cros entre 2004 et 2017. XIV

Annexe 5. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins yelkouan du Parc National de Port-Cros entre 2004 et 2017. XVIII

Annexe 6. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie juvénile de la population de puffins de Scopoli du Parc National des Calanques entre 1981 et 2016. XXII

Annexe 7. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie juvénile de la population de puffins yelkouan du Parc National de Port-Cros entre 2004 et 2017. XXV

Annexe 8. Modèle matriciel de population pour étudier la dynamique de population du puffin de Scopoli des îles de Marseille (PNCal) et des îles d'Hyères (PNPC). XXVIII

Annexe 9. Modèle matriciel de population pour étudier la dynamique de population du puffin yelkouan des îles de Marseille (PNCal) et des îles d'Hyères (PNPC). XXX

Annexe 10. Modèle de population déterministe du puffin de Scopoli de Frioul (PNCal). XXXII

Annexe 11. Modèle de population déterministe du puffin de Scopoli de Riou (PNCal). XXXIII

Annexe 12. Modèle de population déterministe du puffin de Scopoli de Porquerolles (PNPC). XXXIV

Annexe 13. Modèle de population déterministe du puffin yelkouan de Riou (PNCal). XXXV

Annexe 14. Modèle de population déterministe du puffin yelkouan de Porquerolles (PNPC).....XXXVI

Annexe 15. Modèle de population déterministe du puffin yelkouan de Port-Cros (PNPC)..... XXXVII

Annexe 16. Modèle CMR multi-évènements multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins de Scopoli du Parc National des Calanques entre 1981 et 2016 en fonction de la présence/absence de prédateur. XXXVIII

1. CONTEXTE DE L'ETUDE

Le Parc National des Calanques (PNCal) et le Parc National de Port-Cros (PNPC) abritent les seules populations nicheuses de puffins de Scopoli (*Calonectris diomedea*) et de puffin yelkouan (*Puffinus yelkouan*) le long des côtes continentales françaises. Ces espèces aujourd'hui restreintes aux îles de Marseille et d'Hyères étaient autrefois plus largement répandues y compris sur la frange côtière continentale. Les Parcs ont une importante responsabilité envers la conservation locale des populations de puffins, espèce emblématique et à forte valeur patrimoniale (BirdLife International 2018, Gaudard et al. 2018). Ces populations sont suivies depuis de nombreuses années grâce à un programme de baguage et à un suivi de la reproduction conduit en parallèle. Les aires de reproduction des populations de puffins sont aujourd'hui soumises à de fortes pressions d'origine anthropique (dérangement humain) et naturelle (prédation/dérangement par les rats noirs [*Rattus rattus*], les chats harets, les chiens), pouvant réduire la fécondité des populations de puffins (Baccetti et al. 2009, Baccetti et al. 2016, Gaudard et al. 2018) et potentiellement leur viabilité (Igual et al. 2006, Bonnaud et al. 2009). De plus, l'augmentation de la mortalité adulte des puffins en lien avec les activités anthropiques (notamment les prises accidentelles dans les engins de pêche) pourraient rapidement nuire au maintien local des populations de puffins (Oppel et al. 2011, Genovart et al. 2017, Cortés et al. 2018).

Récemment, les Parcs ont fait part de leur volonté de mieux connaître la dynamique de leurs populations de puffins, afin de mieux appréhender les changements de taille d'effectifs et de prendre les mesures de gestions et de conservation appropriées. C'est l'objet de ce présent rapport qui propose une étude complète de la démographie des populations de puffins de Scopoli et yelkouan des îles de Marseille et des îles d'Hyères, en s'appuyant sur les nombreuses données récoltées par les Parcs au cours des dernières décennies. Les objectifs de cette étude sont 1) de quantifier l'état de santé des populations locales de puffins, 2) de

quantifier et d'identifier les paramètres démographiques clés (reproduction, survie juvénile, survie adulte) dans l'optique d'actions de gestion et de conservation, 3) de prédire le devenir des populations de puffins au sein des Parcs, 4) de proposer des ajustements dans le protocole de suivis des populations. A la demande du PNCal, nous nous sommes également intéressés à l'impact de certains facteurs comme la prédation et le dérangement sur la reproduction et la dynamique de populations des puffins.

2. BIOLOGIE DES PUFFINS

2.1 Le puffin de Scopoli

Le puffin de Scopoli (*Calonectris diomedea*), ordre des Procellariiformes, famille des Procellariidae, a été reconnu comme une espèce à part entière en 2013 par le Congrès ornithologique international (Gill & Donsker 2018). Cette espèce a une très large aire de répartition recoupant la Méditerranée, et une partie de l'Atlantique Nord et de l'Atlantique Sud, mais se reproduit exclusivement en Méditerranée. La population mondiale de puffins de Scopoli est estimée entre 285000 et 446000 individus, dont la majorité se reproduit sur l'île de Zembra avec entre 179000 et 193000 couples reproducteurs (BirdLife International 2018). La population de puffin de Scopoli est actuellement en déclin (BirdLife International 2018). Des études récentes concernant la mortalité adulte, en lien avec les prises accidentelles de la pêche, alertent sur une potentielle augmentation du déclin des populations de l'espèce (García-Barcelona et al. 2010, Báez et al. 2014, Genovart et al. 2017, Cortés et al. 2018). De plus, la pression des prédateurs terrestres, tel le rat noir (*Rattus rattus*), sur le succès de reproduction pourrait être un facteur supplémentaire favorisant le déclin des populations (Igual et al. 2006). L'espèce est actuellement classée dans la catégorie « préoccupation mineure » d'après l'IUCN (BirdLife International 2018 IUCN Red List for birds), mais les

Parcs Nationaux ont une forte responsabilité vis-à-vis de la conservation locale des sites de nidifications des populations d'oiseaux marins qu'ils abritent.

Les adultes nichent uniquement dans le Bassin méditerranéen, des îles Chaffarines à la Grèce, et la limite sud de leur aire de distribution de reproduction se situe au niveau de Malte et de la Crête (BirdLife International 2018). Les puffins de Scopoli retournent sur leurs sites de reproduction entre fin février et mars (Fig. 1). L'accouplement a lieu dans des terriers vers la mi-avril et la ponte se déroule entre la mi-mai et début juin (Fig. 1). Les éclosions ont lieu la première quinzaine de juillet, après 52 jours d'incubation en moyenne (Fig. 1, Thibault et al. 1997). Le poussin connait une période de vulnérabilité à la prédation entre le moment où il se retrouve seul (quelques jours après l'éclosion) et le moment où il est assez fort pour se défendre contre les prédateurs (une bonne quinzaine de jours après éclosion, Thibault et al. 1997). L'envol des poussins se produit dans la première quinzaine d'octobre, 91 jours après les éclosions en moyenne (Fig. 1). Les puffins de Scopoli quittent ensuite la Méditerranée via le détroit de Gibraltar et migrent le long des côtes de l'Afrique jusqu'au Golfe du Benguela pour leur hivernage (Péron & Grémillet 2013).

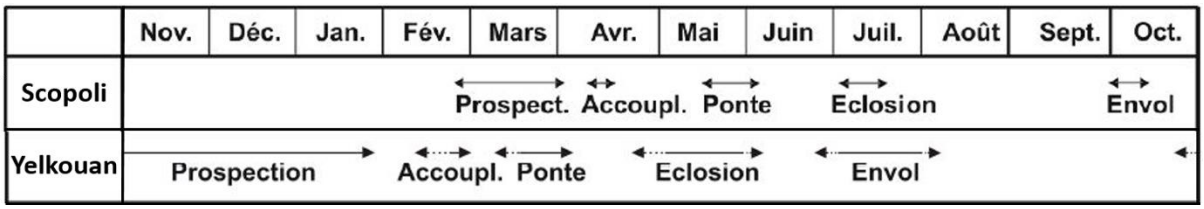

Figure 1. Cycles de reproduction du puffin de Scopoli (modifié à partir de Thibault et al. 1997) et du puffin yelkouan (modifié à partir de Bonnaud et al. 2009).

2.2 Le puffin yelkouan

Le puffin yelkouan (*Puffinus yelkouan*), ordre des Procellariiformes, famille des Procellariidae, est présent de l'ouest du Bassin méditerranéen à la Mer Noire, avec une limite sud de son aire de répartition de reproduction au niveau de Malte et de la Crête (BirdLife

International 2018). L'espèce est classée « espèce vulnérable » sur la liste rouge de l'IUCN (BirdLife International 2018 IUCN Red List for birds) avec une population totale estimée entre 46000 et 92000 individus, sachant que la population de reproducteurs doit se situer entre 15000 et 30000 couples (BirdLife International 2018). Les populations de puffins yelkouan semblent en déclin à cause d'un faible succès de reproduction suite à l'introduction de prédateurs comme les rats noirs sur les îles qu'elles occupent (Vidal 1985, mais voir Martin et al. 2000, Ruffino et al. 2009), et d'une faible survie adulte à cause de la prédation par les chats (Tranchant et al. 2003, Bonnaud et al. 2007, Bonnaud et al. 2009) et les prises accidentelles de la pêche (Cortés et al. 2018). Le puffin yelkouan présente également un fort enjeu de conservation de par son statut d'espèce endémique de Méditerranée (BirdLife International 2018).

La phénologie de la reproduction des puffins yelkouan est plus précoce d'environ 2 mois par rapport aux puffins de Scopoli. Les adultes retournent sur leurs sites de reproduction dès la fin du mois d'octobre (Fig. 1). L'accouplement a lieu dans des terriers en février et la ponte se déroule entre début mars et début avril (Fig. 1). Les éclosions ont lieu entre fin avril et fin mai, après 50 jours d'incubation en moyenne (Fig. 1). Les premiers jours, les parents alternent la garde du poussin quotidiennement puis ils laissent le poussin seul toute la journée. Le poussin est donc très vulnérable à la prédation entre le moment où il se retrouve seul (5 jours après l'éclosion) et le moment où il est assez fort pour se défendre contre les prédateurs (une bonne quinzaine de jours après éclosion). Les poussins s'envolent entre fin juin et début août, 66 jours après les éclosions en moyenne (Fig. 1). Le reste de l'année les puffins yelkouan restent proche de leur colonie ou ils migrent vers la Mer Noire.

3. SITES D'ÉTUDE

Les colonies de puffins étudiées ici sont situées sur deux sites distincts : les îles de Marseille dans le Parc National des Calanques (PNCal) formées de l'archipel du Frioul (îles suivies : Pomègues, Ratonneau et Tiboulen de Ratonneau) et de l'archipel de Riou (îles suivies : Riou, Grand Congloué, Petit Congloué, Plane, Jarre, Tiboulen de Maïre), et les îles d'Hyères (Porquerolles, Port-Cros et Levant) situées dans le Parc National de Port-Cros (PNPC) (Fig. 2). Chaque site abrite une population de deux espèces de puffins : le puffin de Scopoli et le puffin yelkouan. Le noyau de population nicheuse de puffins de Scopoli installé sur les îles de Marseille (environ 520 couples reproducteurs, données du Parc National des Calanques) représente une des plus importantes populations françaises, tandis qu'une plus petite population, actuellement en déclin, niche sur les îles d'Hyères, (182-367 couples reproducteurs, Bourgeois & Vidal 2009, Anselme & Durand 2012). En revanche, la population française de puffins yelkouan est située en grand majorité sur les îles d'Hyères (595-1003 couples reproducteurs, soit 95% de la population française, Bourgeois & Vidal 2009), et une petite population niche sur les îles de Marseille (50 couples reproducteurs, <8% de la population française).

4. ÉTUDE DE LA REPRODUCTION DES PUFFINS

4.1 Suivi annuel de la reproduction

Le suivi annuel de la reproduction consiste à visiter les terriers de puffins à différentes phases clés de la saison de reproduction afin de déterminer si le couple reproducteur est présent, si le poussin est vivant après la phase d'éclosion et si le poussin est toujours vivant juste avant la période d'envol. Un même terrier n'étant pas systématiquement visité aux trois périodes clés la même année, le nombre de terriers visités à chaque étape (occupation, post-éclosion et pré-envol) varie.

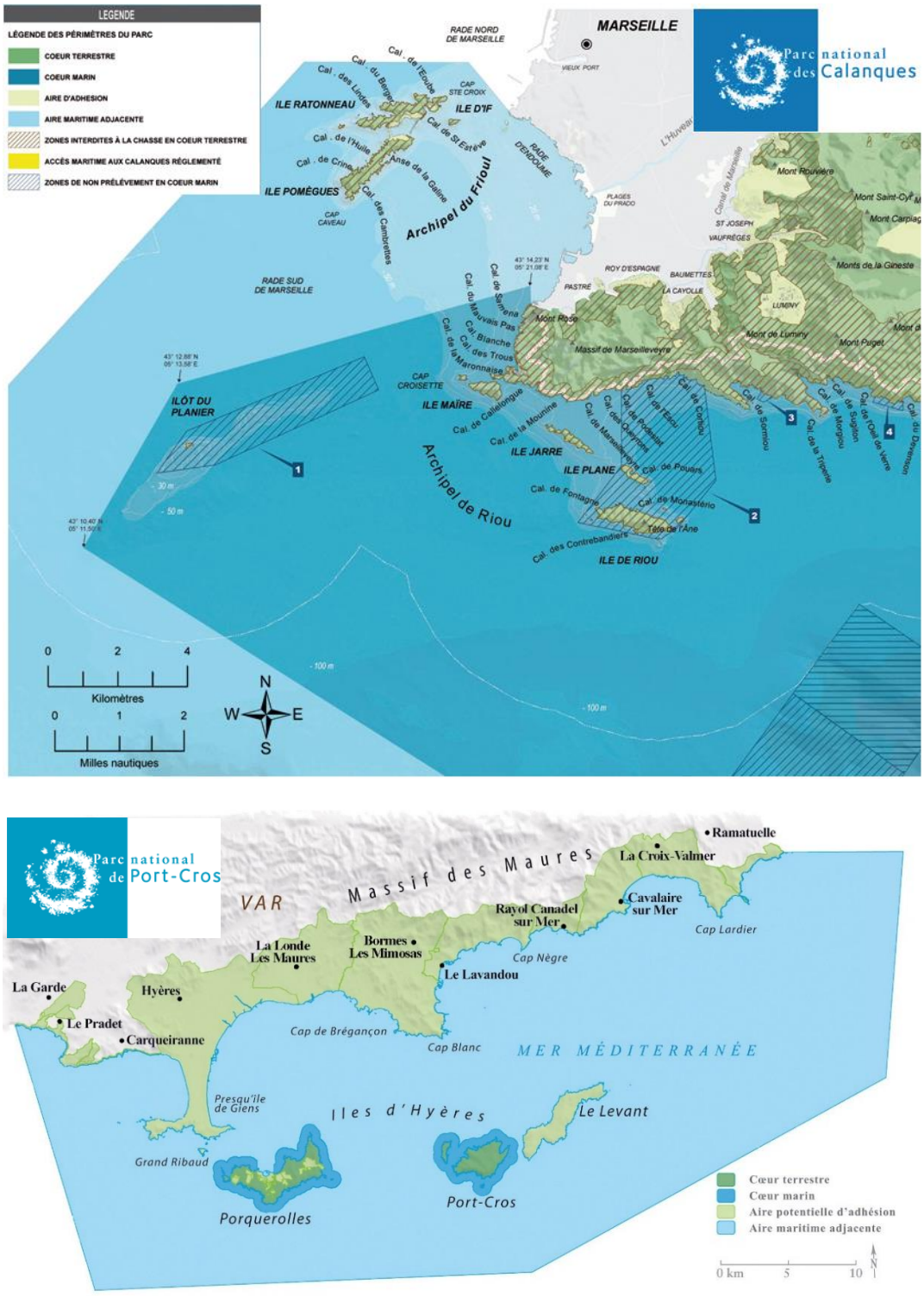

Figure 2. Situation géographique des populations de puffins de Scopoli (*Calonectris diomedea*) et de puffins yelkouan (*Puffinus yelkouan*) au niveau du Parc National des Calanques (archipels du Frioul et de Riou) et du Parc National de Port-Cros (îles de Porquerolles, Port-Cros et Levant).

Au PNCal, le suivi de la reproduction a débuté en 1981 pour le puffin de Scopoli et totalise 6812 terriers-années suivis jusqu'en 2016. Le suivi est cependant marqué par une augmentation très importante de l'effort à partir de 2003 suite à l'ajout de l'archipel de Riou dans le protocole de suivi (faible échantillonnage sur Riou en 2002). En moyenne 35 terriers ont été suivis par an entre 1981 et 2002, et 432 terriers ont été suivis par an entre 2003 et 2016 (Annexe 1, Tableau 1). Le suivi de la reproduction pour le puffin yelkouan au PNCal a été initié en 2003 sur Riou et a permis de suivre 825 terriers-années jusqu'en 2016, soit une moyenne de 59 terriers suivis par an (Annexe 1, Tableau 2). Au PNPC, 257 terriers de puffins de Scopoli et 1225 terriers de puffins yelkouan ont été suivis depuis 2003, soit une moyenne de 18 et 82 terriers suivis par an, respectivement (Annexe 1, Tableaux 3 et 4).

4.2 Méthode d'estimation des paramètres reproducteurs

Nous avons calculé quatre paramètres associés à la reproduction pour les deux espèces et les deux sites, et chaque année de suivi afin d'évaluer la dynamique temporelle des paramètres reproducteurs :

- le succès d'occupation = nombre de terriers occupés / nombre de terriers visités
- le succès à l'éclosion = nombre de terriers avec un poussin vivant après l'éclosion / nombre de terriers occupés
- le succès à l'envol = nombre de terriers avec un poussin vivant à l'envol / nombre de terriers avec un poussin vivant après l'éclosion
- le succès reproducteur = nombre de terriers avec un poussin vivant à l'envol / nombre de terriers occupés.

Nous avons ensuite estimé la moyenne des valeurs annuelles pour chaque paramètre.

4.3 Les paramètres reproducteurs

4.3.1 Bilan des paramètres reproducteurs des puffins

Tableau 1. Paramètres reproducteurs des puffins (moyenne ± SE)

Site	Espèce	Période de suivi	Succès d'occupation	Succès à l'éclosion	Succès à l'envol	Succès reproducteur
PNCal (Riou)	Scopoli	2003-2016	0.72 ± 0.02	0.76 ± 0.03	0.94 ± 0.01	0.70 ± 0.03
PNCal (Frioul)	Scopoli	2003-2016	0.68 ± 0.02	0.65 ± 0.03	0.92 ± 0.01	0.55 ± 0.03
PNCal (Frioul)	Scopoli	1981-2002	_	0.70 ± 0.04	_	0.68 ± 0.04
PNCal	Yelkouan	2003-2016	0.55 ± 0.03	0.55 ± 0.04	0.93 ± 0.03	0.50 ± 0.03
PNPC	Scopoli	2003-2016	0.99 ± 0.01	0.93 ± 0.03	0.88 ± 0.03	0.78 ± 0.05
PNPC	Yelkouan	2003-2017	0.78 ± 0.07	0.83 ± 0.03	0.79 ± 0.05	0.58 ± 0.05

4.3.2 Reproduction du puffin de Scopoli des îles de Marseille, PNCal

La période 1981-2002 concernant l'archipel du Frioul (phase avec un faible effort de suivi) nécessite quelques précautions dans l'interprétation des résultats, notamment concernant le très fort succès d'occupation (seuls les terriers occupés semblent avoir été notés, peut-être du fait d'une perte d'information du nombre total de terriers visités incluant ceux non occupés) et le succès à l'envol qui plafonne à 1, ceci probablement à cause de la faible taille d'échantillon chaque année au Frioul (Fig. 3). Durant cette même période, le succès à l'éclosion est de 0.704 ± 0.040 (moyenne ± SE) et le succès reproducteur est de 0.680 ± 0.043 (Tableau 1, Annexe 1, Tableau A1.1).

Entre 2003 et 2016 (phase avec un intense effort de suivi), le succès d'occupation est un peu moindre au Frioul 0.682 ± 0.015 qu'à Riou 0.716 ± 0.018, et le succès à l'envol est proche entre les deux archipels (0.918 ± 0.014 au Frioul et 0.936 ± 0.012 à Riou ; Tableau 1, Fig. 3, Annexe 1, Tableau A1.1). Le succès d'envol est très fort, indiquant une très faible mortalité des poussins une fois passé les deux premières semaines de vie. En revanche, on note une importante différence entre le succès à l'éclosion des deux archipels, 0.654 ± 0.028

au Frioul et 0.763 ± 0.032 à Riou. Ceci induit un plus faible succès reproducteur au Frioul (0.554 ± 0.034) qu'à Riou (0.704 ± 0.034 ; Tableau 1, Fig. 3, Annexe 1, Tableau A1.1). Il est important de noter que le succès reproducteur a également fortement diminué entre 1981-2002 et 2003-2016 au Frioul suite à une forte diminution du succès d'éclosion. La dynamique temporelle des paramètres reproducteurs semble relativement plus stable sur l'archipel de Riou qu'au Frioul au cours de ces dernières années, mise à part un crash du succès reproducteur et à l'éclosion en 2003 (Fig. 3), probablement en relation avec l'épisode de canicule qui coïncidait alors avec la période de vulnérabilité des poussins (1ère quinzaine d'août).

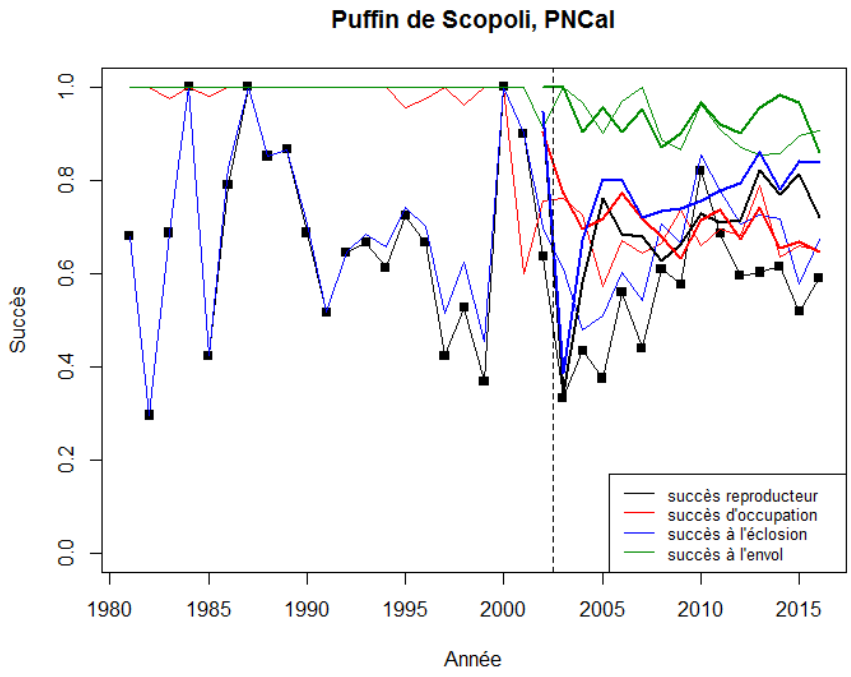

Figure 3. Paramètres reproducteurs de la population de puffins de Scopoli des îles de Marseille, France, entre 1981 et 2016. La période de 1981 à 2002 présente un faible effort de suivi tandis que la période de 2003 à 2016 a connu un important effort de suivi. Les lignes en gras représentent l'archipel de Riou, et les lignes plus fines sont associées à l'archipel du Frioul.

4.3.3 Reproduction du puffin yelkouan des îles de Marseille, PNCal

Entre 2003 et 2016, le succès d'occupation est de 0.548 ± 0.031 (moyenne ± SE) et décline progressivement en passant de 0.698 en 2003/2004 à 0.380 en 2015/2016 (Tableau 1, Fig. 4, Annexe 1, Tableau A1.2). Le succès à l'éclosion est assez faible 0.551 ± 0.037, alors que le succès à l'envol est fort 0.925 ± 0.025 (sauf en 2005) (Tableau 1, Fig. 4). Les puffins yelkouan de Marseille ont un succès reproducteur moyen de 0.500 ± 0.032 (Tableau 1). Les années 2006, 2007 et 2008 sont marquées par d'important échecs de reproduction avec un succès reproducteur <= 0.4 due au faible succès post-éclosion (Fig. 4). L'année 2003 ne présente pas d'échec de reproduction comme pour les puffins de Scopoli, probablement à cause de la phénologie plus précoce des puffins yelkouan qui leur a permis d'éviter la période critique de canicule (Fig. 1).

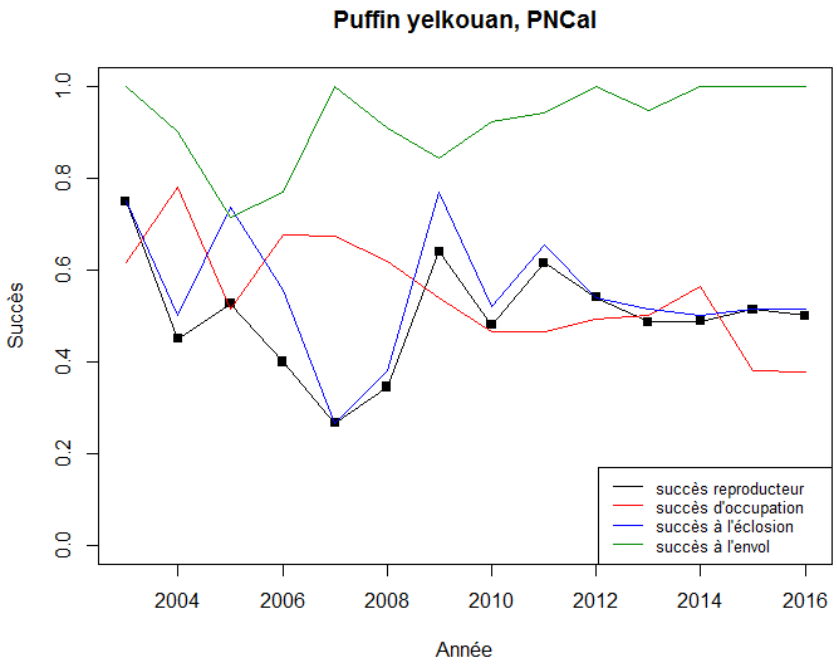

Figure 4. Paramètres reproducteurs de la population de puffins yelkouan des îles de Marseille, France, entre 2003 et 2016.

4.3.4 Reproduction du puffin de Scopoli des îles d'Hyères, PNPC

L'effort de suivi étant très faible et relativement disparate entre les années, avec des années sans suivi après l'éclosion ou avant l'envol, il convient d'être prudent avec ces résultats (Fig. 5, Annexe 1, Tableau A1.3). Entre 2003 et 2016, le succès à l'éclosion est de 0.927 ± 0.025 (moyenne ± SE), le succès à l'envol est de 0.882 ± 0.033, et le succès reproducteur est de 0.777 ± 0.050 (Tableau 1, Fig. 5). Le succès d'occupation de 0.996 ± 0.004 semble anormal et ne concorde pas avec les précédents résultats de Bourgeois et Dromzée (2012). Là encore, il semble que les terriers visités et non occupés ne soient pas pris en compte dans le jeu de données disponible.

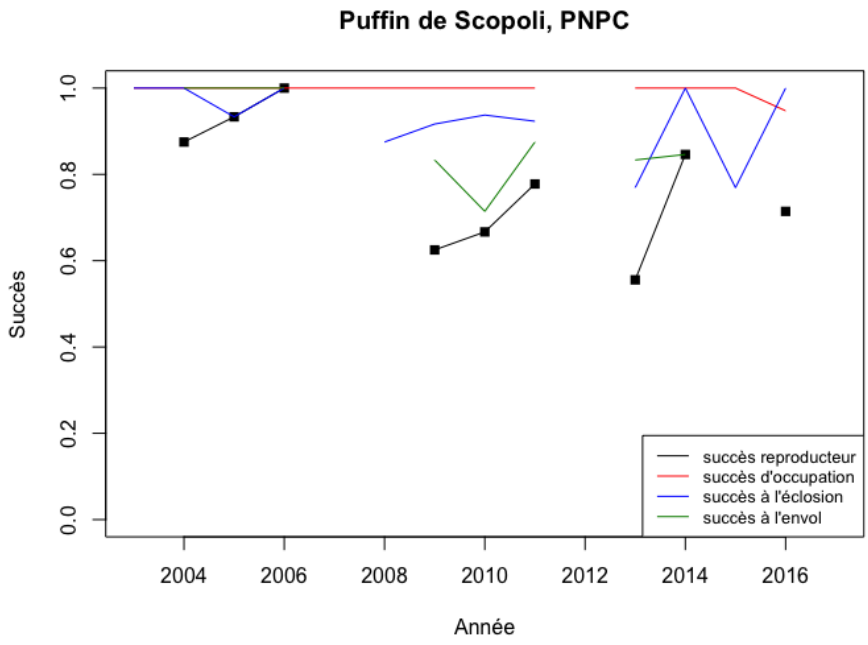

Figure 5. Paramètres reproducteurs de la population de puffins de Scopoli des îles d'Hyères, France, entre 2003 et 2016.

4.3.5 Reproduction du puffin yelkouan des îles d'Hyères, PNPC

Entre 2003 et 2017, le succès d'occupation est de 0.782 ± 0.072 (moyenne ± SE), le succès à l'éclosion est de 0.828 ± 0.030, le succès à l'envol est de 0.793 ± 0.045, et le succès reproducteur est de 0.576 ± 0.049 (Tableau 1). Les paramètres reproducteurs de la population

de puffins yelkouan des îles d'Hyères présentent une forte variabilité interannuelle avec des succès reproducteurs très faibles (≤ 0.2) en 2011 et 2015, en raison des diminutions combinées du succès à l'éclosion et à l'envol (Fig. 6, Annexe 1, Tableau A1.4). Le succès d'occupation varie lui aussi fortement avec des périodes d'abandon en 2008-2010 et 2015 et 2017 (Fig. 6).

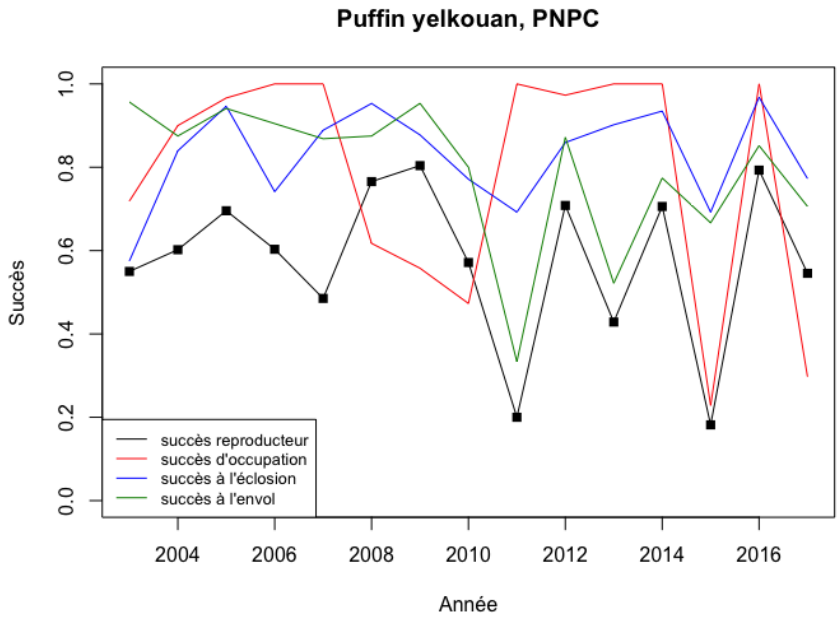

Figure 6. Paramètres reproducteurs de la population de puffins yelkouan des îles d'Hyères, France, entre 2003 et 2017.

5. ÉTUDE DE LA SURVIE DES PUFFINS

5.1 Suivi individuel par capture-marquage-recapture

Le suivi d'un individu bagué permet de connaître son histoire individuelle, c.à.d. la succession d'occasions au cours desquelles un individu vivant est « vu » ou « non vu » chaque année à partir du moment où il a été bagué. Des agents ont procédé au baguage d'individus adultes et de poussins sur les deux sites et pour les deux espèces, avec des bagues fournies par le CRBPO (Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, Muséum National d'Histoire Naturelle ; programme personnel de baguage n°380 au PNCal ;

programme personnel de baguage n°445 au PNPC). On note un effort relativement plus important sur le baguage des poussins que des adultes au PNCal et vice versa au PNPC (Tableau 2).

Tableau 2. Bilan des histoires de capture-recapture des puffins analysées.

Site	Espèce	Période	Archipel / île	Histoires d'adulte	Adultes bagués	Adultes revus	Poussins bagués	Poussins revus
PNCal	Scopoli	1981-2016	Frioul, Riou (archipels)	1341	1239	591 (48%)	1565	117 (7%)
PNCal	Scopoli	2003-2016	Frioul, Riou (archipels)	1111	1023	468 (46%)	1235	78 (6%)
PNCal	Yelkouan	2005-2016	Riou (île)	107	106	52 (49%)	121	5 (4%)
PNPC	Scopoli	2004-2017	Porquerolles, Port-Cros	145	142	78 (55%)	68	5 (7%)
PNPC	Yelkouan	2004-2017	Levant, Porquerolles, Port-Cros	378	371	179 (48%)	106	12 (11%)

5.1.1 Histoires de capture des adultes du Parc National des Calanques

Au PNCal, le suivi individuel du puffin de Scopoli a débuté en 1981 et s'est déroulé sur plusieurs îles de l'archipel du Frioul, puis a été étendu à l'archipel de Riou à partir de 2003. Au total le jeu de données comportait plus de 1300 histoires individuelles de puffins adultes, dont 48% des adultes qui ont été revus au moins une fois après leur baguage (Tableau 2). Les agents ont également déterminé le sexe des individus revus, de manière très assidue, lors de la plupart des observations. Le sexe des individus a ainsi été déterminé pour 82% des observations.

Le suivi individuel du puffin yelkouan au PNCal a été initié en 2005 et ne concernait que l'île de Riou (seule île où le puffin yelkouan est présent). Il contenait 107 histoires de captures d'adultes, dont 49% des individus qui ont été revus au moins une fois (Tableau 2). Aucune information sur le sexe des individus suivis n'était disponible.

5.1.2 Histoires de capture des adultes du Parc National de Port-Cros

Au PNPC, le plus riche suivi en CMR concernait le puffin yelkouan. Il a débuté en 2004 et s'est déroulé sur les deux îles du cœur de parc (Porquerolles et Port-Cros). Un suivi a également été réalisé pendant deux ans sur l'île du Levant, mais il est inutilisable dans le cadre d'une analyse de survie du fait de sa courte durée. Au total, 347 histoires de capture ont pu être analysées, avec 48% des yelkouan adultes qui ont été revus au moins une fois après leur baguage (Tableau 2). Le sexe n'étant déterminé que pour 25% des observations de puffins yelkouan du PNPC, nous n'avons pas pu en tenir compte dans les analyses.

Le suivi du puffin de Scopoli au PNPC a lui aussi débuté en 2004 et s'est presque exclusivement déroulé sur Porquerolles (95% des individus suivis sur l'île de Porquerolles et 5% des individus suivis sur l'île de Port-Cros). Le jeu de données comprenait 145 histoires individuelles d'adultes, avec 55% des adultes ayant été revus au moins une fois (Tableau 2). Comme pour le puffin yelkouan, l'information sur le sexe n'était pas suffisamment renseignée pour être utilisable (le sexe a été déterminé pour seulement 26% des observations).

5.1.3 Histoires de capture des poussins des deux parcs

Les taux de relecture des poussins des deux espèces étaient faibles sur les deux sites (de 0.04 à 0.11, Tableau 2), comme attendu pour les espèces d'oiseaux marins longévives qui ont une forte mortalité juvénile. En conséquence, peu d'histoires individuelles ont été accumulées à partir des poussins bagués (Tableau 2), et l'estimation du taux de survie juvénile n'a été réalisée que pour le puffin de Scopoli d'après les données récoltées au PNCal et pour le puffin yelkouan d'après les données du PNPC.

5.2 Analyses de survie adulte

Nous avons modélisé le taux de survie adulte pour les deux espèces de puffins et les deux sites en utilisant des modèles de capture-recapture multi-évènements (Pradel 2005) à partir des histoires individuelles de capture des adultes regroupant : 1) les histoires de capture

des individus bagués adultes et 2) les histoires de capture à l'âge adulte (c.à.d. après l'âge de première reproduction) des individus bagués poussins. L'âge minimum de première reproduction réussie est de 5 ans pour le puffin de Scopoli (données du PNCal) et de 4 ans pour le puffin yelkouan (données du PNPC).

Les modèles de capture-recapture utilisés considèrent deux niveaux dans les données de capture-recapture : 1) les *évènements* résultant des observations faites sur le terrain et codés dans les histoires de capture, et 2) les *états* définis par le modélisateur pour répondre à la question biologique et seulement inférés par le modèle. Les modèles de capture-recapture ont été ajustés avec le logiciel E-SURGE (Choquet et al. 2009a).

Ces modèles utilisent chaque année comme une occasion de capture distincte et permettent d'estimer la probabilité de survie (ϕ) et la probabilité de capture (p). La survie a été considérée constante au cours du temps (pas d'effet année modélisé, sauf pour les puffins de Scopoli du PNCal où l'on a considéré l'effet de l'effort de suivi très contrasté entre 1981-2002 et 2003-2016 sur la survie adulte). Une seule classe d'âge a également été considérée dans tous les modèles. Pour chaque espèce et chaque site, nous avons identifié une structure de modèle générique contrôlant pour l'hétérogénéité de capture entre les individus si besoin, c.à.d. le fait que certains individus sont plus capturables que d'autres. Différents modèles de capture-recapture ont ensuite été ajustés à partir de ce modèle générique pour tester différents effets biologiques potentiels sur la probabilité de survie et la probabilité de capture (voir bilan dans le Tableau 3 et le détail des modèles pour chaque espèce et chaque site dans les sections ci-après). Nous avons sélectionné le meilleur modèle de capture-recapture en utilisant le critère d'information d'Akaike corrigé pour la surdispersion des données et les faibles tailles d'échantillon (QAICc, Burnham et Anderson 2002).

Tableau 3. Détails des modèles de capture-recapture utilisés pour l'estimation de la survie des puffins adultes, avec les effets testés sur le taux de survie et le taux de capture.

Site	Espèce	Période	Survie	Capture
PNCal	Scopoli	1981-2016	sexe, période, archipel	temps, hétérogénéité de capture, hétérogénéité de prospection
PNCal	Yelkouan	2005-2016	constante	temps, hétérogénéité de capture, hétérogénéité de prospection
PNPC	Scopoli	2004-2017	constante	temps, hétérogénéité de capture, hétérogénéité de prospection
PNPC	Yelkouan	2004-2017	île	temps, hétérogénéité de capture, hétérogénéité de prospection

5.2.1 Modèle de survie adulte multi-évènements pour les puffins de Scopoli du PNCal

Nous avons utilisé un modèle de capture-recapture multi-évènements (Pradel 2005) afin de différencier la survie femelle de la survie mâle tout en évitant des biais d'estimation dus à une connaissance imparfaite du sexe des individus à chaque occasion de capture-recapture. Ces modèles attribuent de manière probabiliste le sexe de l'individu lorsque celui-ci n'est pas connu. Une alternative est d'estimer la survie indépendamment pour les 3 classes de sexe (femelle, mâle et indéterminé), mais cela conduit à une surestimation de la survie pour les individus de sexe connu. En effet, les individus de sexe indéterminé sont généralement ceux qui ont été vus peu souvent et donc sont en général ceux ayant présentés une plus faible survie. La fraction d'individu avec une plus faible survie est donc artificiellement retranchée de chaque sexe, biaisant ainsi l'estimation de la survie pour chaque sexe. D'après des tests d'ajustement des données (« goodness-of-fit test ») réalisé avec le logiciel U-CARE v2.3.4 (Choquet et al. 2009b), nous avons trouvé deux sources de biais de capture : 1) de la transience (c.à.d. lorsque les individus ne viennent qu'une fois sur la colonie puis changent de site, $\chi^2 = 5.4648$, df = 30, $p < 0.001$), et 2) de la « trap-dependence » de type « trap-happiness » (c.à.d., lorsque les individus capturés une fois deviennent plus facilement recapturables, $\chi^2 = -2.6509$, df = 30, $p = 0.008$). Ces deux biais, lorsqu'ils sont présents

simultanément, suggèrent l'existence d'une hétérogénéité de capture entre individus. Les modèles considéraient donc 9 *états* biologiques : femelle vivante plus capturable vue, femelle vivante plus capturable pas vue, femelle vivante moins capturable vue, femelle vivante moins capturable pas vue, mâle vivant plus capturable vu, mâle vivant plus capturable pas vu, mâle vivant moins capturable vu, mâle vivant moins capturable pas vu, et mort (cet état n'est pas observable). L'état initial pouvait être femelle vivante plus capturable vue, femelle vivante moins capturable vue, mâle vivant plus capturable vu, mâle vivant moins capturable vu. Les transitions entre les états ont été modélisées en deux étapes : survie et probabilité de recapture (conditionnellement à la survie). Finalement on a considéré quatre *évènements* à chaque occasion de capture-recapture : individu pas vu (0), femelle vue vivante (1), mâle vu vivant (2), et individu de sexe indéterminé vu vivant (3). Voir tous les détails de la structure du modèle dans l'Annexe 2.

En plus de la différence de survie entre les femelles et les mâles, nous avons testé si des différences de survie adulte existaient entre les archipels de Frioul et de Riou. Etant donné l'hétérogénéité de l'effort de capture-recapture au cours du suivi, nous avons distingué deux périodes différentes dans l'analyse de survie : 1981-2002, pendant laquelle l'archipel de Riou n'a quasiment pas été prospecté, et 2003-2016, une période avec un intense effort de prospection. Nous avons vérifié si la probabilité de capture dépendait du temps (année de l'observation). Toutes les colonies n'étant pas forcément prospectées chaque année, considérer qu'un individu n'a pas été vu alors que la colonie n'a pas été visitée entraîne un biais dans l'estimation de la survie (même s'il est partiellement corrigé en passant dans la probabilité de capture). Nous avons donc considéré cette hétérogénéité spatiale dans la prospection en ajustant la probabilité de capture via la spécification des colonies effectivement prospectées chaque année dans le modèle (terme « col », Annexe 2).

5.2.2 Modèle de survie adulte multi-évènements pour les puffins yelkouan du PNCal et les deux espèces de puffins du PNPC

L'absence ou la faible disponibilité d'informations sur le sexe des individus à chaque occasion de capture-recapture ne nous a pas permis de tenir compte du sexe des individus sur la survie adulte. Nous avons utilisés des modèles de capture-recapture multi-évènements (Pradel 2005). D'après des tests d'ajustement des données (« goodness-of-fit test ») réalisé avec le logiciel U-CARE v2.3.4 (Choquet et al. 2009b), nous avons trouvé là aussi différentes source de biais dans les captures, à savoir: 1) de la transience (puffin yelkouan du PNCal : χ^2 = 2.5167, df = 8, p < 0.01 ; puffin de Scopoli du PNPC : χ^2 = 2.4462, df = 12, p < 0.02 ; puffin yelkouan du PNPC : χ^2 = 5.1134, df = 10, p < 0.001), et/ou 2) de la « trap-dependence » de type « trap-happiness » (puffin yelkouan du PNCal : χ^2 = -1.6377, df = 8, p = 0.10 ; puffin de Scopoli du PNPC : χ^2 = -3.8676, df = 12, p < 0.001 ; puffin yelkouan du PNPC : χ^2 = -3.6601, df = 10, p < 0.001). Là aussi nous avons donc considéré des modèles incluant de l'hétérogénéité de capture. Les modèles considéraient trois *états* biologiques : individu vivant moins capturable vu, individu vivant plus capturable vu, et mort (cet état n'est pas observable). L'état initial pouvait être l'un des deux premiers *états*. Les transitions entre les *états* représentaient la survie. On a considéré deux *évènements* à chaque occasion de capture-recapture : individu pas vu (0), individu vu vivant (1). Voir tous les détails de la structure des modèles dans les Annexes 3, 4 et 5.

Le suivi du puffin yelkouan du PNCal et du puffin de Scopoli du PNPC n'ayant eu cours que sur une seule île (île de Riou et presque exclusivement île de Porquerolles, respectivement), aucun 'effet archipel' n'a été considéré sur la survie. En revanche, la survie adulte des puffins yelkouan du PNPC pouvait varier entre les îles de Porquerolles et de Port-Cros. Nous avons vérifié si la probabilité de capture dépendait du temps (année de l'observation). Toutes les colonies n'étant pas forcément prospectées chaque année, nous avons considéré le biais d'hétérogénéité spatiale dans la prospection en ajustant la probabilité

de capture via la spécification des colonies effectivement prospectées chaque année dans le modèle (terme « col », Annexes 3, 4 et 5).

5.3 Analyses de survie juvénile

Nous avons modélisé le taux de survie juvénile des puffins de Scopoli du PNCal et des puffins yelkouan du PNPC seulement, étant donné le faible nombre d'individus bagués poussins qui ont été revus dans les autres cas (puffin de Scopoli du PNPC et puffin yelkouan du PNCal). Un modèle de capture-recapture multi-évènements (Pradel 2005) a été utilisé à partir des histoires individuelles des puffins bagués poussins. La survie juvénile est la survie des individus jusqu'à l'âge de première reproduction. D'après les données disponibles, l'âge minimum de première reproduction observée est de 5 ans pour le puffin de Scopoli (données du PNCal) et de 4 ans pour le puffin yelkouan (données du PNPC). Pendant les années de vie précédent la reproduction, les juvéniles sont très peu, voire pas du tout, observés sur les colonies. Nous avons donc considéré la survie annuelle constante au cours de toute la période juvénile (pas d'effet de l'âge). Des tests d'ajustement des données (« goodness-of-fit test ») réalisé avec le logiciel U-CARE v2.3.4 (Choquet et al. 2009b) indiquaient là aussi : 1) de la transience (puffin de Scopoli du PNCal : $\chi^2 = 15.348$, df = 22, $p < 0.001$; puffin yelkouan du PNPC : $\chi^2 = 2.7267$, df = 7, $p < 0.006$), et/ou 2) de la « trap-dependence » de type « trap-happiness » (puffin de Scopoli du PNPC : $\chi^2 = -3.6134$, df = 22, $p < 0.001$; puffin yelkouan du PNPC : $\chi^2 = -0.2992$, df = 7, $p = 0.77$). Les modèles considéraient là encore trois *états* biologiques : individu vivant moins capturable vu, individu vivant plus capturable vu, et mort (cet état n'est pas observable). L'état initial pouvait être l'un des deux premiers *états*. Les transitions entre les *états* représentaient la survie. Nous avons considéré deux *évènements* à chaque occasion de capture-recapture : individu pas vu (0), individu vu vivant (1). Les modèles comprenaient plusieurs classes d'âge, dont les premières classes d'âge avant l'âge adulte furent combinées en une seule dans les analyses (juvénile et adulte). Nous avons tenu

compte des effets de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection sur la probabilité de capture. Voir tous les détails de la structure des modèles dans les Annexes 6 et 7.

5.4 La survie adulte

5.4.1 Bilan des paramètres de survie adulte des puffins

Tableau 4. Paramètres de survie adulte des puffins (moyenne et intervalle de confiance à 95%).

Site	Espèce	Période de suivi	Archipel / Ile	Survie adulte
PNCal	Scopoli	1981-2002	Frioul	F : 0.88 [0.85 ; 0.90], M : 0.93 [0.91 ; 0.95]
PNCal	Scopoli	2003-2016	Frioul	F : 0.88 [0.83 ; 0.92], M : 0.93 [0.89 ; 0.95]
PNCal	Scopoli	2003-2016	Riou	F : 0.92 [0.87 ; 0.96], M : 0.92 [0.87 ; 0.96]
PNCal	Yelkouan	2005-2016	Riou	0.92 [0.82 ; 0.97]
PNPC	Scopoli	2004-2017	Porquerolles	0.85 [0.79 ; 0.89]
PNPC	Yelkouan	2004-2017	Porquerolles	0.85 [0.79 ; 0.89]
PNPC	Yelkouan	2004-2017	Port-Cros	0.90 [0.84 ; 0.94]

5.4.2 Survie adulte du puffin de Scopoli des îles de Marseille, PNCal

Le meilleur modèle indiquait des différences de survie adulte entre les sexes et archipels et une probabilité de capture dépendante du temps (Tableau 5). Le contrôle du biais d'hétérogénéité dans la prospection spatiale améliore le modèle (Tableau 5). Bien que le deuxième meilleur modèle ait un $\Delta AIC < 2$, nous avons conservé le modèle incluant « archipel » afin de clairement identifier son effet. Au PNCal, la survie adulte du puffin de Scopoli est soumise à un fort effet combiné du sexe et de l'archipel, avec une survie des femelles adultes sur Frioul (1981-2002 : 0.882 [0.853 ; 0.905], (moyenne [95% IC]), et 2003-2016 : 0.881 [0.831 ; 0.918]) plus basse que celle des mâles sur Frioul (1981-2002 : 0.930 [0.910 ; 0.947], et 2003-2016 : 0.927 [0.893 ; 0.951]) et des deux sexes sur Riou (2003-2016 : 0.923 [0.873 ; 0.955] pour les mâles et 0.923 [0.889 ; 0.947] pour les femelles) (Tableau 4, Annexe 2). Il n'y a pas de différence entre les deux périodes d'étude sur Frioul. La plupart des puffins (74%) sont peu capturables avec un taux moyen de recapture de 0.142 (95% IC

moyen : [0.090 ; 0.302]), les autres individus (26%) ont un taux moyen de recapture de 0.422 (95% IC moyen : [0.320 ; 0.615]) (Annexe 2). La probabilité de correctement juger le bon sexe est élevée (0.763 [0.727 ; 0.796] pour les femelles et 0.854 [0.825 ; 0.878] pour les mâles), tandis que la probabilité de se tromper de jugement est faible avec des estimés proches de 0, bien que l'incertitude soit importante (Annexe 2).

Tableau 5. Modèles de survie adulte testés pour le puffin de Scopoli du PNCal, avec la probabilité de survie (ϕ) et la probabilité de capture (p). La sélection de modèles est basée sur le QAICc (critère de quasi-information d'Akaike) et le meilleur modèle est indiqué en gras. Les variables utilisées sont notées : *s* pour le sexe des individus, *t_obs* pour la période d'observation 1981-2002 ou 2003-2016, *archipel* pour la situation géographique du nid, *hc* pour l'hétérogénéité de capture, *hp* pour l'hétérogénéité spatiale dans la prospection et *t* pour l'effet temps (année de l'observation).

Modèle	Nombre de paramètres	Déviance	QAICc	ΔQAICc
ϕ(*s* + *t_obs* + *archipel*), *p*(*hc* + *hp* + *t*)	**52**	**11291.7198**	**11397.7842**	**0.00**
ϕ(*s* + *t_obs*), *p*(*hc* + *hp* + *t*)	**48**	**11300.5842**	**11398.3434**	**0.56**
ϕ(*s* + *t_obs*), *p*(*hc* + *hp*)	14	11845.2773	11873.4324	475.65
ϕ(*s* + *t_obs*), *p*(*hc*)*	13	11899.5847	11925.7191	527.94

* modèle générique.

5.4.3 Survie adulte du puffin yelkouan des îles de Marseille, PNCal

Le meilleur modèle tenait compte de la variation inter-annuelle dans la probabilité de capture (Tableau 6). En revanche il n'y a pas de biais d'hétérogénéité dans la prospection spatiale sur la probabilité de capture (les colonies ont été suivies systématiquement). La survie adulte des puffins yelkouan du PNCal (île de Riou uniquement) est de 0.921 [0.820 ; 0.968] (Tableau 4, Annexe 3). La plupart des puffins (55%) sont peu capturables avec un taux de recapture moyen de 0.107 (95% IC moyen : [0.029 ; 0.312]), les autres individus (45%) ont un taux de recapture moyen de 0.580 (95% IC moyen : [0.355 ; 0.793]) (Annexe 3).

Tableau 6. Modèles de survie adulte testés pour le puffin yelkouan du PNCal, avec la probabilité de survie (ϕ) et la probabilité de capture (p). La sélection de modèles est basée sur

le QAICc (critère de quasi-information d'Akaike) et le meilleur modèle est indiqué en gras. Les variables utilisées sont notées : *hc* pour l'hétérogénéité de capture, *hp* pour l'hétérogénéité spatiale dans la prospection et *t* pour l'effet temps (année de l'observation).

Modèle	Nombre de paramètres	Déviance	QAICc	ΔQAICc
ϕ, p(hc + hp + t)	**14**	**444.6877**	**474.6412**	**0.00**
ϕ, p(hc + t)	**14**	**444.6878**	**474.6413**	**<0.01**
ϕ, p(hc + hp)	5	503.7957	514.0636	39.42
*ϕ, p(hc)**	4	503.7957	511.9735	37.33

* modèle générique.

5.4.4 Survie adulte du puffin de Scopoli des îles d'Hyères, PNPC

Le meilleur modèle indiquait un meilleur ajustement des données de survie lorsque la probabilité de capture dépendait de l'année d'observation et que le biais d'hétérogénéité dans la prospection spatiale était considéré (Tableau 7). La survie adulte du puffin de Scopoli est de 0.845 [0.793 ; 0.886] (île de Porquerolles quasi-exclusivement, Tableau 4, Annexe 4). La plupart des puffins (54%) sont fortement capturables avec un taux de recapture moyen de 0.606 (95% IC moyen : [0.420 ; 0.761]), tandis que les 46% restant ont un taux de recapture de 0.175 (95% IC moyen : [0.062 ; 0.358]) (Annexe 4).

Tableau 7. Modèles de survie adulte testés pour le puffin de Scopoli du PNPC, avec la probabilité de survie (*ϕ*) et la probabilité de capture (*p*). La sélection de modèles est basée sur le QAICc (critère de quasi-information d'Akaike) et le meilleur modèle est indiqué en gras. Les variables utilisées sont notées : *hc* pour l'hétérogénéité de capture, *hp* pour l'hétérogénéité spatiale dans la prospection et *t* pour l'effet temps (année de l'observation).

Modèle	Nombre de paramètres	Déviance	QAICc	ΔQAICc
ϕ, p(hc + hp + t)	**17**	**759.6585**	**795.5358**	**0.00**
ϕ, p(hc + t)	17	774.0172	809.8945	14.36
ϕ, p(hc + hp)	6	867.9536	880.2029	84.67
*ϕ, p(hc)**	5	896.4951	906.6726	111.14

* modèle générique.

5.4.5 Survie adulte du puffin yelkouan des îles d'Hyères, PNPC

Le meilleur modèle indiquait un meilleur ajustement des données en prenant en compte les effets du temps et du biais d'hétérogénéité dans la prospection spatiale sur la probabilité de capture (Tableau 8). La survie adulte variait entre les îles du parc. La survie adulte était plus faible sur Porquerolles, estimée à 0.845 [0.790 ; 0.888], que sur Port-Cros, estimée à 0.900 [0.837 ; 0.940] (Tableau 4, Annexe 5). L'estimation pour l'île du Levant n'est pas exploitable car il n'y a eu aucun suivi sur le long-terme sur cette île. La majorité des individus (56%) sont peu capturables (taux de recapture moyen de 0.140 et 95% IC moyen de [0.052 ; 0.309]), et les autres 44% des individus représentent le groupe le plus capturable avec un taux de recapture moyen de 0.463 (95% IC moyen : [0.319 ; 0.602]) (Annexe 5).

Tableau 8. Modèles de survie adulte testés pour le puffin yelkouan du PNPC, avec la probabilité de survie (ϕ) et la probabilité de capture (p). La sélection de modèles est basée sur le QAICc (critère de quasi-information d'Akaike) et le meilleur modèle est indiqué en gras. Les variables utilisées sont notées : *île* pour la situation géographique du nid, *hc* pour l'hétérogénéité de capture, *hp* pour l'hétérogénéité spatiale dans la prospection et *t* pour l'effet temps (année de l'observation).

Modèle	Nombre de paramètres	Déviance	QAICc	ΔQAICc
ϕ(île), p(*hc* + *hp* + *t*)	**20**	**1888.4542**	**1929.5095**	**0.00**
ϕ, p(*hc* + *hp* + *t*)	17	1915.5719	1950.3378	20.83
ϕ, p(*hc* + *t*)	16	1961.5391	1994.2191	64.71
ϕ, p(*hc* + *hp*)	5	1998.8961	2008.9701	79.46
ϕ, p(*hc*)*	5	2080.9627	2091.0367	161.53

* modèle générique.

5.5 La survie juvénile

5.5.1 Survie juvénile des puffins de Scopoli des îles de Marseille, PNCal

La survie juvénile annuelle des puffins de Scopoli (c.à.d. la survie jusqu'à l'âge de 5 ans, âge minimum de première reproduction observé au PNCal) est de 0.770 [0.681 ; 0.841] dans le PNCal (Annexe 6). Les individus juvéniles sont très peu capturables avant leur

première reproduction. Contrairement aux adultes, l'hétérogénéité de capture est assez faible chez les juvéniles. Le groupe le plus capturable qui représente 36% des individus a un taux moyen de recapture de 0.037 (95% IC moyen : [0.018 ; 0.077]), et le groupe le moins capturable qui représente 64% des individus a un taux moyen de recapture de 0.006 (95% IC moyen : [0.001 ; 0.03]) (Annexe 6).

5.5.2 Survie juvénile des puffins yelkouan des îles d'Hyères, PNPC

La survie juvénile annuelle des puffins yelkouan du PNPC (c.à.d. la survie jusqu'à l'âge de 4 ans, âge minimum de première reproduction observé au PNPC) est de 0.577 [0.471 ; 0.676] (Annexe 7). Les puffins yelkouan juvéniles sont moyennement capturables avant leur première reproduction indiquant un retour sur site de certains individus en tant que non reproducteur (les prospecteurs). Le groupe le plus capturable qui représente 12% des individus a un taux moyen de recapture de 0.626 (95% IC moyen : [0.000 ; 1.000]), et le groupe le moins capturable qui représente 88% des individus a un taux moyen de recapture de 0.170 (95% IC moyen : [0.033 ; 0.658]) (Annexe 7).

6. MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE PUFFINS

Nous avons déterminé le taux de croissance des populations de puffins des deux sites à partir de modèles matriciels populationnels de type recensement en pré-reproduction (« prebreeding census format »), basé uniquement sur les femelles et partant de l'hypothèse de la monogamie (Oro et al. 2004, Genovart et al. 2017). Nous avons utilisé des modèles matriciels déjà publiés pour chaque espèce. Les paramètres démographiques utilisés dans le modèle étaient ceux estimés dans les sections précédentes : le succès reproducteur, l'âge de première reproduction, la survie adulte et la survie juvénile. Les valeurs des autres paramètres démographiques utilisés et non estimés dans cette présente étude sont issus de la littérature.

6.1 Modèle matriciel pour le puffin de Scopoli

Le modèle matriciel pour le puffin de Scopoli a récemment été décrit par Genovart et al. (2017) et représente un cycle composé de 10 stades en fonction de l'âge et du statut reproducteur des individus (Fig. 7). La survie (S) peut varier entre les différents stades, mais la survie des immatures (S2) a été considéré identique à celle des adultes non reproducteurs (S3) et des adultes reproducteurs (S4, Tableau 9, Sanz-Aguilar et al. 2016, Genovart et al. 2017). Les individus peuvent se reproduire à partir de 5 ans (comme observé au PNCal), mais avec un coût potentiellement important sur leur survie (Sanz-Aguilar et al. 2016), se traduisant par une survie plus faible pour ces individus (Sb5, Genovart et al. 2017). Les individus recrutent (c.à.d. deviennent reproducteurs) avec une probabilité croissante jusqu'à 7 ans (r5 < r6 < r7, Tableau 9). Le recrutement s'effectue au plus tard au cours de la huitième année (probabilité de recrutement = 1, Fig. 7). Au cours de leur vie d'adulte, les puffins peuvent choisir de ne pas se reproduire toutes les années, année dite « sabbatique » (Sanz-Aguilar et al. 2011, Genovart et al. 2013), sans que cela n'affecte leur survie (S3 = S4, Tableau 9). L'écriture du modèle matriciel est présentée dans l'Annexe 8.

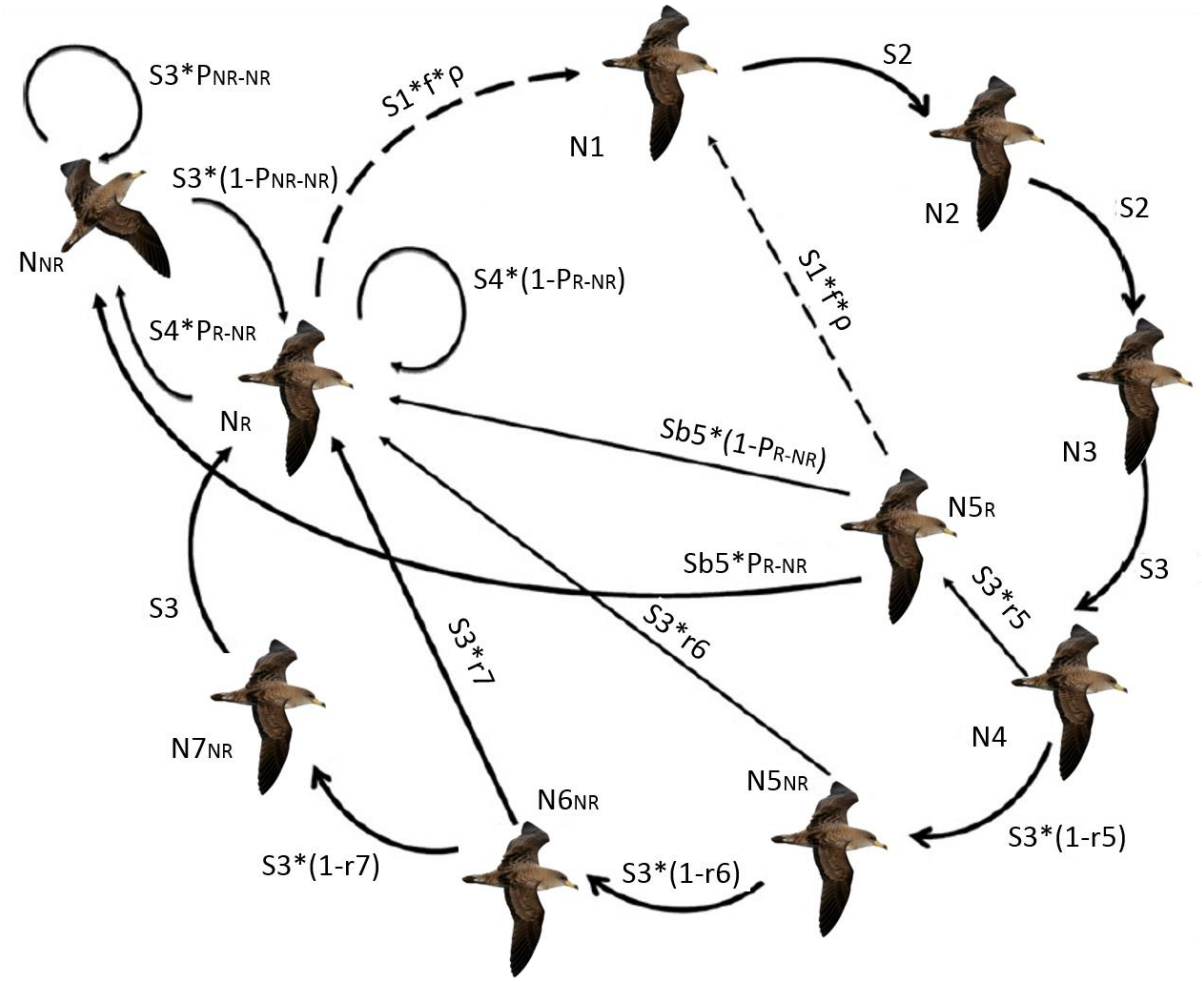

Figure 7. Cycle de vie du puffin de Scopoli (recensement en pré-reproduction) utilisé pour modéliser sa dynamique de population au PNCal et au PNPC (modifié à partir de Genovart et al. 2017). Chaque oiseau correspond à un stade âge-statut reproducteur avec N1 : les juvéniles d'un an ; N2 et N3 : les immatures de 2 et 3 ans ; N4 : les sub-adultes de 4 ans ; $N5_{NR}$ à $N7_{NR}$: les adultes de 5 à 7 ans non recrutés ; $N5_R$: les adultes recrutés pour la première fois à 5 ans; N_R : les adultes reproducteurs expérimentés ou les adultes recrutés pour la première fois à plus de 5 ans; N_{NR} : les adultes en sabbatique qui se sont déjà reproduit une fois ; $P_{R\text{-}NR}$: la probabilité d'être non reproducteur après avoir été reproducteur ; $P_{NR\text{-}NR}$: la probabilité de rester non reproducteur ; r5, r6 et r7 : les probabilités d'être recruté à 5, 6 et 7 ans, respectivement, le recrutement est de 1 pour les individus de 8 ans ; S1 : la survie juvénile durant la première année ; S2 : la survie des immatures durant leur deuxième et troisième année; S3 : la survie des adultes non reproducteurs ; S4 : la survie des adultes reproducteurs âgés de plus de 5 ans ; Sb5 : la survie des adultes se reproduisant pour la première fois à 5 ans ; f : la fécondité (succès reproducteur) ; ρ : le sex-ratio.

Table 9. Paramètres démographiques (moyenne et erreur standard) utilisés pour modéliser la population de puffin de Scopoli du PNCal et du PNPC, avec [a] : les valeurs estimées dans notre étude, [b] : la valeur retrocalculée de survie juvénile annuelle d'après les données du PNCal, soit S1 = [(survie juvénile globale estimée au PNCal)^5)] / (S2*S2*S4*S4), [c] : les valeurs estimées dans Sanz-Aguilar et al. (2016), [d] : effectifs estimés selon le PNCal pour Frioul et Riou, et LPO PACA (2017) pour Porquerolles.

Paramètres	PNCal (Frioul)	PNCal (Riou)	PNPC (Porquerolles)
Sex-ratio (ρ)	0.5	0.5	0.5
Succès reproducteur (f) [a]	0.55 (0.03)	0.70 (0.03)	0.78 (0.05)
Survie juvénile (S1, première année) [b]	0.45	0.45	0.45
Survie immature (S2) [a]	0.88 (0.02)	0.92 (0.02)	0.85 (0.02)
Survie adulte des non reproducteurs (S3) [a]	0.88 (0.02)	0.92 (0.02)	0.85 (0.02)
Survie adulte des reproducteurs (S4) [a]	0.88 (0.02)	0.92 (0.02)	0.85 (0.02)
Survie adulte des reproducteurs à 5 ans (Sb5) [c]	0.18 (0.17)	0.18 (0.17)	0.18 (0.17)
Probabilité d'être non reproducteur après avoir été reproducteur ($P_{R\text{-}NR}$) [c]	0.14 (0.02)	0.14 (0.02)	0.14 (0.02)
Probabilité d'être non reproducteur après avoir été non reproducteur ($P_{NR\text{-}NR}$) [c]	0.66 (0.07)	0.66 (0.07)	0.66 (0.07)
Probabilité d'être recruté à 5 ans (r5) [c]	0.03 (0.02)	0.03 (0.02)	0.03 (0.02)
Probabilité d'être recruté à 6 ans (r6) [c]	0.10 (0.03)	0.10 (0.03)	0.10 (0.03)
Probabilité d'être recruté à 7 ans (r7) [c]	0.23 (0.08)	0.23 (0.08)	0.23 (0.08)
Probabilité d'être recruté à >7 ans [c]	1	1	1
N femelles reproductrices [d]	100	420	58

6.2 Modèle matriciel pour le puffin yelkouan

Le modèle matriciel utilisé pour le puffin yelkouan a été modifié à partir de celui de Bonnaud et al. (2009) et Bourgeois & Dromzée (2012), et de celui de Genovart et al. (2016) utilisé pour le puffin des Baléares (*Puffinus mauretanicus*), une espèce très similaire. Il représente un cycle composé de 10 stades en fonction de l'âge et du statut reproducteur (Fig. 8). La survie (S) peut varier entre les différents stades, mais la survie des adultes non reproducteurs (S4) a été considérée identique à celle des adultes reproducteurs (S5, Tableau 10, Genovart et al. 2016). Les individus peuvent se reproduire à partir de 4 ans (comme

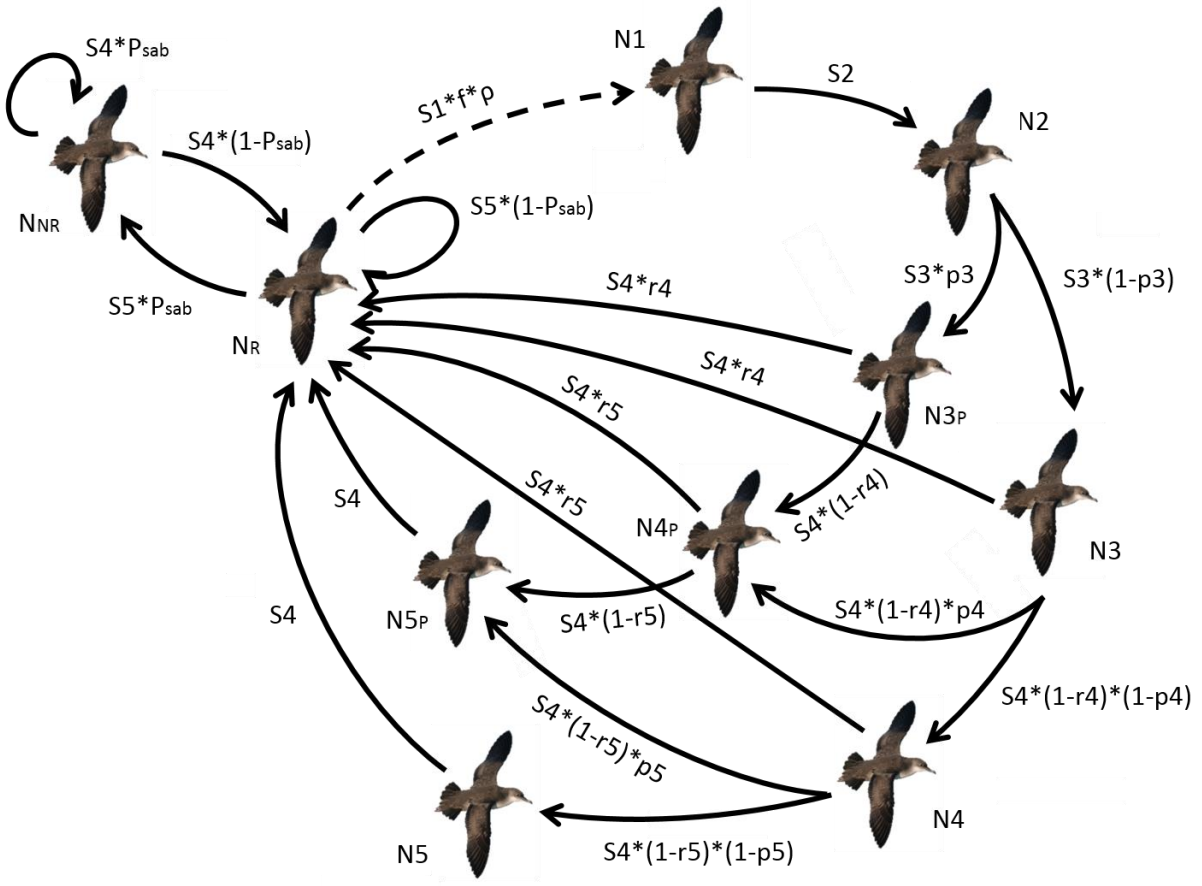

Figure 8. Cycle de vie du puffin yelkouan (recensement en pré-reproduction) utilisé pour modéliser sa dynamique de population au PNCal et au PNPC [modifié à partir de Bonnaud et al. (2009), Bourgeois & Dromzée (2012) et Genovart et al. (2016)]. Chaque oiseau correspond à un stade âge-statut reproducteur avec N1 : les juvéniles d'un an ; N2 et N3 : les immatures de 2 et 3 ans qui ne sont pas encore revenus sur la colonie; N4 et N5 : les sub-adultes de 4 et 5 ans qui ne sont pas encore revenus sur la colonie ; $N3_P$: les immatures prospecteurs de 3 ans ; $N4_P$ et $N5_P$: les sub-adultes prospecteurs de 4 et 5 ans ; N_R : les adultes reproducteurs expérimentés ou les adultes recrutés pour la première fois à 4, 5 ou 6 ans ; N_{NR} : les adultes en sabbatique qui se sont déjà reproduit une fois ; P_{sab} : la probabilité d'être en sabbatique ; r4 et r5 : les probabilités d'être recruté à 4 et 5 ans ; p3 à p5 : les probabilités d'être prospecteurs à 3, 4 et 5 ans ; S1 : la survie juvénile durant la première année ; S2 : la survie immature durant la deuxième année, S3 : la survie immature durant la troisième année ; S4 : la survie des adultes non reproducteurs ; S5 : la survie des adultes reproducteurs ; f : la fécondité (succès reproducteur) ; ρ : le sex-ratio.

Table 10. Paramètres démographiques (moyenne et erreur standard) utilisés pour modéliser la population de puffin yelkouan du PNCal et du PNPC, avec [a] : les valeurs estimées dans notre étude, [b] : les valeurs retro-calculées de survie juvénile et immatures annuelles d'après les données du PNPC selon la méthode d'Ainley et al. (2001), soit S1 = (survie juvénile globale estimée au PNPC^4) / (S2*S3*S5), S2 = 0.85*S5 et S3 = 0.95*S5, [c] : les valeurs estimées pour une espèce très proche, le puffin des Baléares, dans Genovart et al. (2016), [d] : les valeurs utilisées dans Bonnaud et al. (2009) et Bourgeois & Dromzée (2012), [e] : effectifs estimés d'après le suivi de reproduction du PNCal pour Riou, LPO PACA (2017) pour Porquerolles, et LPO PACA (2007) pour Port-Cros.

Paramètres	PNCal (Riou)	PNPC (Porquerolles)	PNPC (Port-Cros)
Sex-ratio (ρ)	0.5	0.5	0.5
Succès reproducteur (f) [a]	0.50 (0.03)	0.58 (0.05)	0.58 (0.05)
Survie juvénile (S1, première année) [b]	0.18	0.18	0.18
Survie immature (S2, deuxième année) [b]	0.78	0.72	0.76
Survie immature (S3, troisième année) [b]	0.87	0.81	0.85
Survie adulte des non reproducteurs (S4) [a]	0.92 (0.04)	0.85 (0.03)	0.90 (0.03)
Survie adulte des reproducteurs (S5) [a]	0.92 (0.04)	0.85 (0.03)	0.90 (0.03)
Probabilité d'être non reproducteur (sabbatique) (P_{sab}) [c]	0.26 (0.06)	0.26 (0.06)	0.26 (0.06)
Probabilité d'être recruté à 4 ans (r4) [c]	0.24 (0.12)	0.24 (0.12)	0.24 (0.12)
Probabilité d'être recruté à 5 ans (r5) [c]	0.43 (0.16)	0.43 (0.16)	0.43 (0.16)
Probabilité d'être recruté à >5 ans	1	1	1
Probabilité d'être prospecteur à 3 ans (p3) [d]	0.27	0.27	0.27
Probabilité d'être prospecteur à 4 ans (p4) [d]	0.76	0.76	0.76
Probabilité d'être prospecteur à 5 ans (p5) [d]	0.91	0.91	0.91
N femelles reproductrices [e]	50	58	160

observé au PNPC), avec une probabilité croissante de devenir reproducteur (r4 < r5) jusqu'à 6 ans, âge de recrutement maximum (Tableau 10, Fig. 8). Les individus peuvent revenir sur la colonie à partir de 3 ans (Fig. 8), avec une probabilité de devenir prospecteur croissante au fil des ans (p3 < p4 < p5, Tableau 10). Au cours de leur vie d'adulte, les puffins peuvent choisir de ne pas se reproduire toutes les années, année dite « sabbatique » (Genovart et al. 2016). L'écriture du modèle matriciel est présentée dans l'Annexe 9.

6.3 Projections déterministes et stochastiques des populations

L'utilisation de modèles déterministes, basés sur des paramètres démographiques constants, a permis d'évaluer le taux de croissance déterministe de la population λ (la plus forte valeur propre de la matrice, Caswell 2001). Les modèles déterministes ont également permis d'évaluer la distribution de la population à l'équilibre dans les différents stades, le temps de génération, la valeur reproductive, la sensibilité et de l'élasticité des paramètres démographiques. Des projections déterministes des populations de puffins ont été réalisées afin de déterminer le temps d'extinction des populations (< 5 femelles reproductrices) dans le contexte : 1) d'une situation moyenne à partir des estimés des paramètres démographiques, 2) d'une gamme de situations plausibles à partir de l'étendue des valeurs (95% IC) de survie adulte ou de survie juvénile ou de succès reproducteur, 3) d'une situation pessimiste à partir des valeurs minimales du 95% IC de la survie adulte, survie juvénile et succès reproducteur, et 4) d'une situation optimiste à partir des valeurs maximales du 95% IC de la survie adulte, survie juvénile et succès reproducteur. Le nombre initial de femelles dans chaque stade a été déterminé d'après la distribution de la population à l'équilibre dans les différents stades (issue du modèle déterministe).

Nous avons ensuite utilisé des modèles stochastiques prenant en compte la variation temporelle des paramètres démographiques afin de réaliser des projections de la population et ainsi déterminer le temps d'extinction des populations (< 5 femelles reproductrices) et la probabilité d'extinction de la population totale dans 100 ans (< 10 femelles tous stades confondus) (Fontaine et al. 2011, Genovart et al. 2017). Pour cela, nous avons réalisé 1000 simulations de Monte Carlo (1000 trajectoires de population), dont les valeurs des paramètres démographiques ont été tirées aléatoirement dans la distribution beta de chaque paramètre, définie par leur moyenne et leur écart-type. Pour le succès reproducteur, nous avons utilisé la moyenne des valeurs annuelles et leur écart-type. L'obtention des valeurs de variations

temporelles des paramètres de survie (c.à.d. l'écart-type de la distribution des paramètres de survie annuelle) s'est fait en réajustant le meilleur modèle de survie pour chaque espèce et chaque site et en tenant compte d'un effet temporel (effet année de l'observation) sur la survie. Pour les autres paramètres du modèle démographique issu de la littérature, l'information sur la variance temporelle n'étant pas disponible, nous avons utilisé un écart-type fixe d'une valeur de 0.15. Chaque simulation se déroulait sur une période de 100 ans. Le nombre initial de femelles dans chaque stade a été déterminé d'après la distribution de la population à l'équilibre dans les différents stades (issue du modèle déterministe). Finalement, nous avons évalué le taux de croissance stochastique moyen de la population λs (c.à.d. la moyenne des taux de croissance stochastiques des simulations). Les analyses ont été conduites avec le package *popbio* du logiciel R (R Development Core Team 2016).

6.4 Dynamique des populations de puffins de Scopoli

6.4.1 Population de Scopoli de l'archipel du Frioul (PNCal)

Le taux de croissance déterministe de la population était λ = 0.940, signifiant un déclin annuel de 6% de la taille de population, un temps d'extinction de la population de 49 ans (Fig. 9), et un temps de génération de 17.2 ans. La quasi majorité (48.2%) des femelles sont reproductrices selon la distribution à l'équilibre de la population dans les différents stades (Annexe 10). Les analyses de sensitivité et d'élasticité indiquaient que le taux de croissance de la population était principalement affecté par des changements dans le fait qu'un individu reproducteur survive et se reproduise l'année d'après (Annexe 10). Au contraire, des changements dans la fertilité avaient peu d'incidence sur λ (Annexe 10). L'incertitude associée à la survie adulte et à la survie juvénile soulignaient une gamme de trajectoires de populations aboutissant a un temps d'extinction variant de 34 à 75 ans ($0.915 < \lambda < 0.960$, Fig. 9). L'incertitude associée au succès reproducteur affectait moins la trajectoire de population ($0.935 < \lambda < 0.945$, Fig. 9). Le scénario le plus pessimiste indiquait que la

population pourrait s'éteindre dans 28 ans (λ = 0.893), alors que le plus optimiste indiquait une population encore viable dans plus de 100 ans (λ = 0.978, Fig. 9).

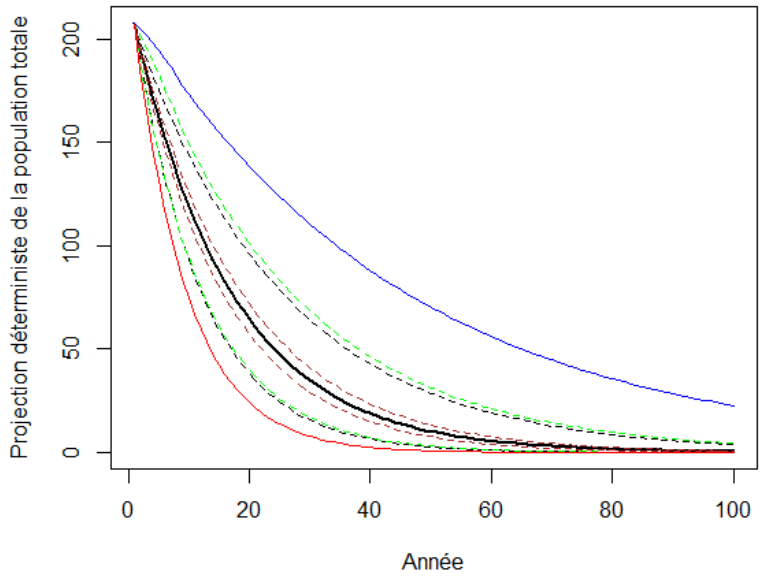

Figure 9. Projections déterministes de la dynamique de population de puffins de Scopoli de l'archipel du Frioul (PNCal) sur 100 ans. Chaque projection représente soit une situation moyenne (trait plein noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie adulte (trait pointillé noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie juvénile (trait pointillé vert), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur le succès reproducteur (trait pointillé marron), une situation pessimiste (trait plein rouge) et une situation optimiste (trait plein bleu).

Le taux de croissance stochastique de la population était λs = 0.926 [95% IC : 0.925-0.927] et le temps d'extinction moyen de la population de femelles reproductrices était de 39 ans (Fig. 10). La probabilité moyenne d'extinction de la population totale dans 100 ans était très forte : 0.999 (95% IC : 0.999-0.999, Fig. 10).

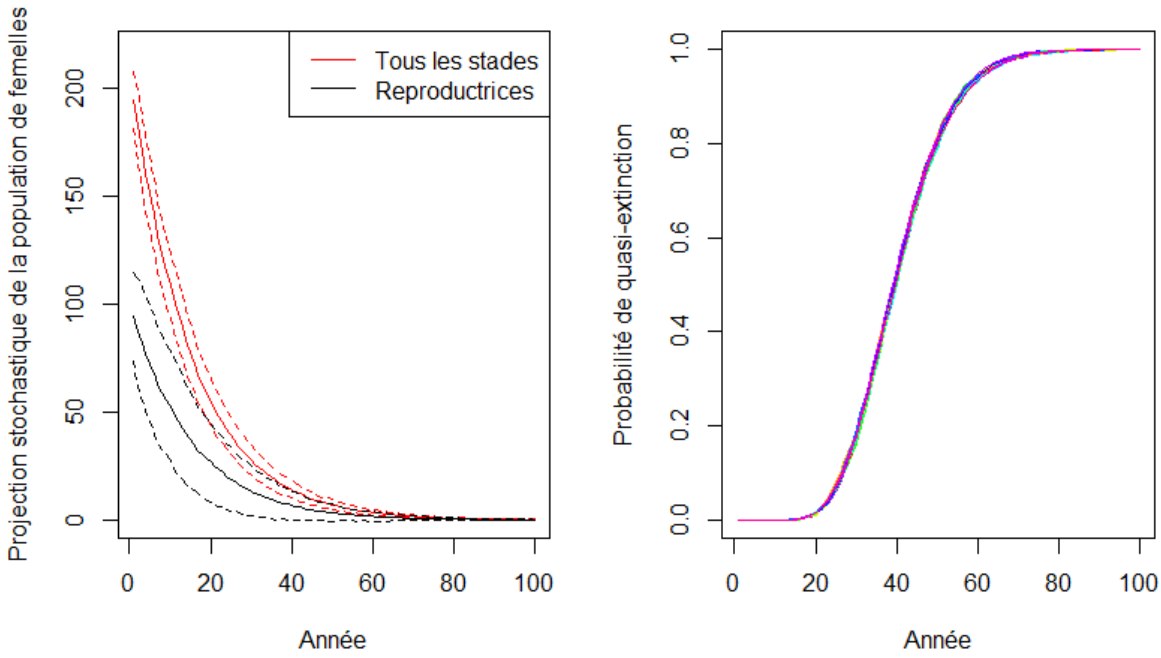

Figure 10. A gauche : projections stochastiques moyenne (ligne continue) de la dynamique de population de puffins de Scopoli de l'archipel du Frioul (PNCal) sur 100 ans à partir de 1000 trajectoires de population simulées. L'écart-type de la distribution des 1000 valeurs estimées chaque année est indiqué par les lignes en pointillées. A droite : probabilité de quasi-extinction (<10 individus) sur 100 ans selon un modèle stochastique, chaque ligne représente une trajectoire de population simulée (1000 trajectoires au total).

6.4.2 Population de Scopoli de l'archipel de Riou (PNCal)

Le taux de croissance déterministe de la population était λ = 0.994, signifiant un faible déclin annuel de 0.6% de la taille de population, un temps d'extinction de la population supérieur à 100 ans (Fig. 11), et un temps de génération de 19.3 ans. La quasi majorité (45.6%) des femelles sont reproductrices selon la distribution de la population dans les différents stades à l'équilibre (Annexe 11). Les analyses de sensitivité et d'élasticité indiquaient que le taux de croissance de la population était principalement affecté par des changements dans le fait qu'un individu reproducteur survive et se reproduise l'année d'après (Annexe 11). Au contraire, des changements dans la fertilité ont peu d'incidence sur λ (Annexe 11). L'incertitude associée à la survie adulte et à la survie juvénile soulignaient une

gamme de trajectoires de populations aboutissant a un temps d'extinction supérieur à 100 ans ($0.962 < \lambda < 1.008$, Fig. 11). L'incertitude associée au succès reproducteur affectait la trajectoire de population dans une moindre mesure ($0.989 < \lambda < 0.999$, Fig. 11). Le scénario le plus pessimiste indiquait que la population pourrait s'éteindre dans 72 ans ($\lambda = 0.938$), alors que le plus optimiste prévoit une croissance de la population ($\lambda = 1.021$, Fig. 11).

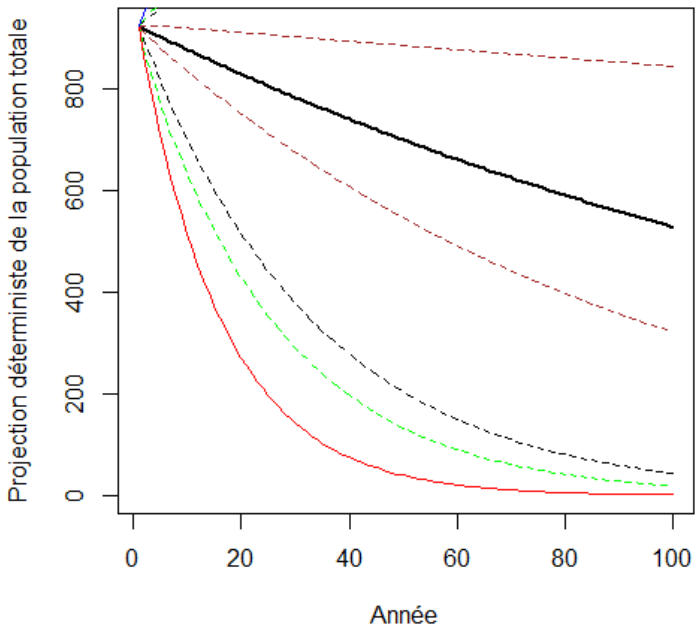

Figure 11. Projections déterministes de la dynamique de population de puffins de Scopoli de l'archipel de Riou (PNCal) sur 100 ans. Chaque projection représente soit une situation moyenne (trait plein noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie adulte (trait pointillé noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie juvénile (trait pointillé vert), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur le succès reproducteur (trait pointillé marron), une situation pessimiste (trait plein rouge) et une situation optimiste (trait plein bleu).

Le taux de croissance stochastique de la population était $\lambda s = 0.969$ [95% IC : 0.967-0.971] et indiquait une population en faible déclin avec un temps d'extinction moyen de la population de femelles reproductrices supérieur à 100 ans (Fig. 12). La probabilité moyenne d'extinction de la population totale dans 100 ans était de 0.267 (95% IC : 0.263-0.270, Fig. 12).

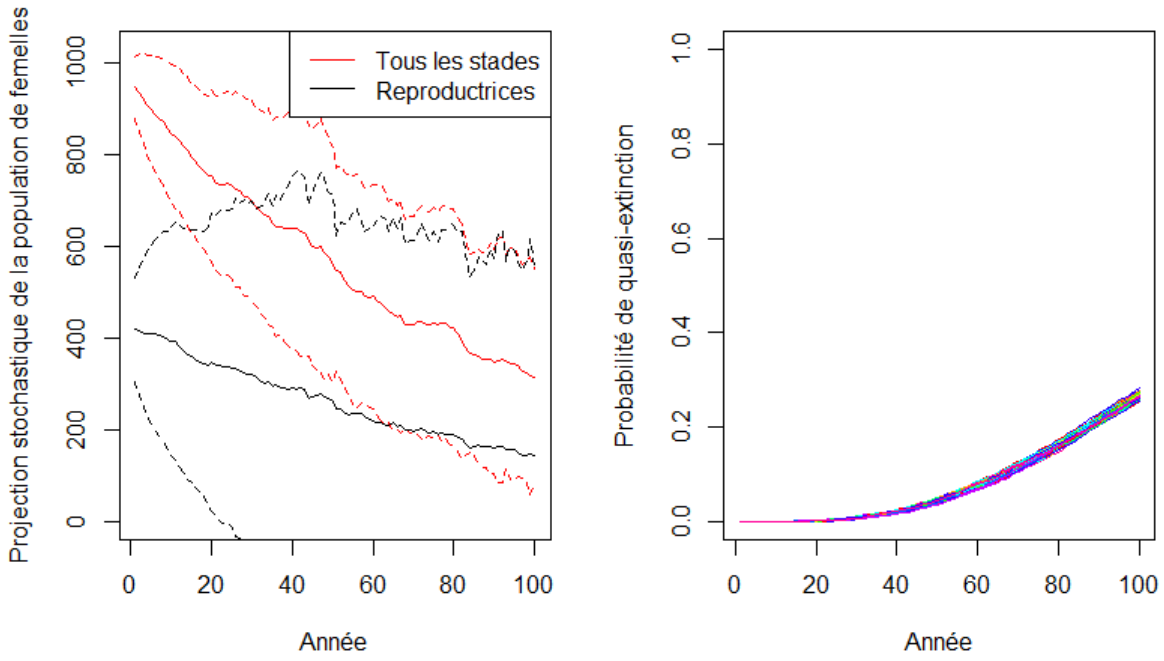

Figure 12. A gauche : projections stochastiques moyenne (ligne continue) de la dynamique de population de puffins de Scopoli de l'archipel de Riou (PNCal) sur 100 ans à partir de 1000 trajectoires de population simulées. L'écart-type de la distribution des 1000 valeurs estimées chaque année est indiqué par les lignes en pointillées. A droite : probabilité de quasi-extinction (<10 individus) sur 100 ans selon un modèle stochastique, chaque ligne représente une trajectoire de population simulée (1000 trajectoires au total).

6.4.3 Population de Scopoli de l'île de Porquerolles (PNPC)

Le taux de croissance déterministe de la population était λ = 0.919, signifiant un déclin annuel important de 8.1% de la taille de population, un temps d'extinction de la population de 30 ans (Fig. 13), et un temps de génération court de 14.7 ans. La plupart (42.9%) des femelles sont reproductrices selon la distribution de la population dans les différents stades à l'équilibre (Annexe 12). Les analyses de sensitivité et d'élasticité indiquaient que le taux de croissance de la population était principalement affecté par des changements dans le fait qu'un individu reproducteur survive et se reproduise l'année d'après (Annexe 12). Au contraire, des changements dans la fertilité ont peu d'incidence sur λ (Annexe 12). L'incertitude associée à la survie adulte et à la survie juvénile soulignaient une gamme de

trajectoires de populations aboutissant a un temps d'extinction compris entre 22 et 49 ans ($0.895 < \lambda < 0.954$, Fig. 13). L'incertitude associée au succès reproducteur affectait peu la trajectoire de population ($0.917 < \lambda < 0.922$, Fig. 13). Le scénario le plus pessimiste indiquait que la population pourrait s'éteindre d'ici 20 ans ($\lambda = 0.882$) et même le scénario le plus optimiste indiquait un temps d'extinction court de la population estimé à 65 ans ($\lambda = 0.964$, Fig. 13).

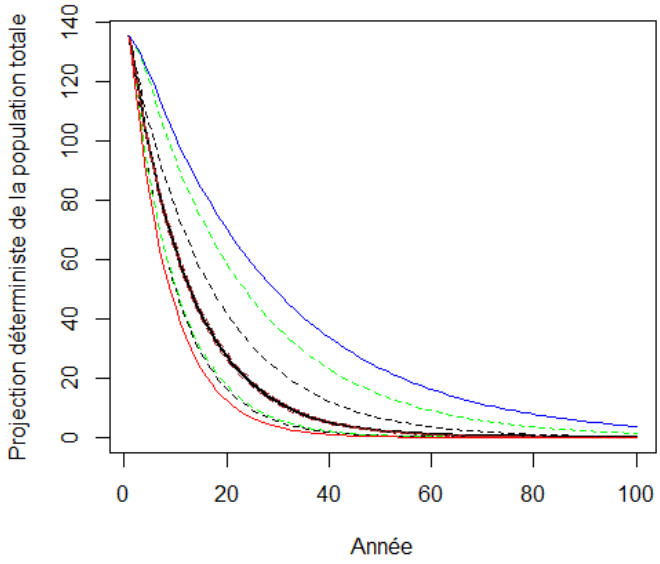

Figure 13. Projections déterministes de la dynamique de population de puffins de Scopoli de l'île de Porquerolles (PNPC) sur 100 ans. Chaque projection représente soit une situation moyenne (trait plein noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie adulte (trait pointillé noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie juvénile (trait pointillé vert), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur le succès reproducteur (trait pointillé marron), une situation pessimiste (trait plein rouge) et une situation optimiste (trait plein bleu).

Le taux de croissance stochastique de la population était $\lambda s = 0.912$ [95% IC : 0.911-0.912] et indiquait une population en fort déclin avec un temps d'extinction moyen de la population de femelles reproductrices très court, estimé à 27 ans (Fig. 14). La probabilité moyenne d'extinction de la population totale dans 100 ans est maximale : 1.00 (95% IC : 1.00-1.00, Fig. 14).

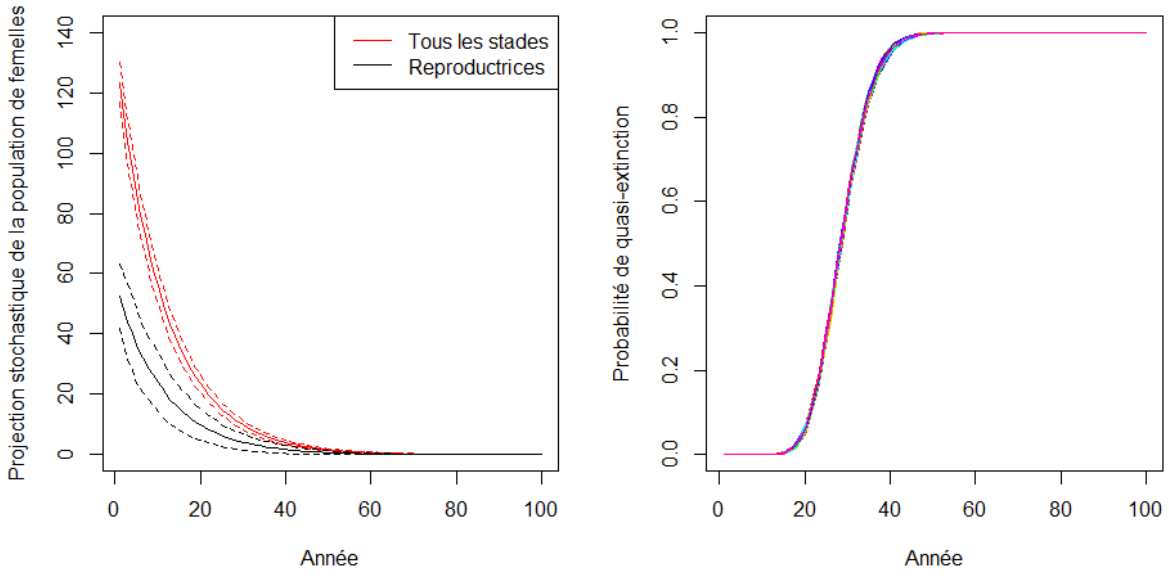

Figure 14. A gauche : projections stochastiques moyenne (ligne continue) de la dynamique de population de puffins de Scopoli de l'île de Porquerolles (PNPC) sur 100 ans à partir de 1000 trajectoires de population simulées. L'écart-type de la distribution des 1000 valeurs estimées chaque année est indiqué par les lignes en pointillées. A droite : probabilité de quasi-extinction (<10 individus) sur 100 ans selon un modèle stochastique, chaque ligne représente une trajectoire de population simulée (1000 trajectoires au total).

6.5 Dynamique des populations de puffins yelkouan

6.5.1 Population de yelkouan de l'île de Riou (PNCal)

Le taux de croissance déterministe de la population était λ = 0.945, signifiant un déclin annuel de 5.5% de la taille de population, un temps d'extinction de la population de 41 ans (Fig. 15), et un temps de génération de 25 ans. La majorité (66.6%) des femelles sont reproductrices selon la distribution de la population dans les différents stades à l'équilibre (Annexe 13). Les analyses de sensitivité et d'élasticité indiquaient que le taux de croissance de la population était principalement affecté par des changements dans le fait qu'un individu reproducteur survive et se reproduise l'année d'après (Annexe 13). Au contraire, des changements dans la fertilité ont peu d'incidence sur λ (Annexe 13). L'incertitude associée à la survie adulte indiquait une gamme de trajectoires de populations aboutissant a un temps

d'extinction compris entre 18 et 98 ans (0.878 < λ < 0.977, Fig. 15). L'incertitude associée à la survie juvénile et au succès reproducteur affectaient peu la trajectoire de population (0.926 < λ < 0.939, Fig. 15). Le scénario le plus pessimiste indiquait que la population pourrait s'éteindre d'ici 16 ans (λ = 0.864) alors que le scénario le plus optimiste indiquait un temps d'extinction de la population supérieur à 100 ans (λ = 0.992, Fig. 15).

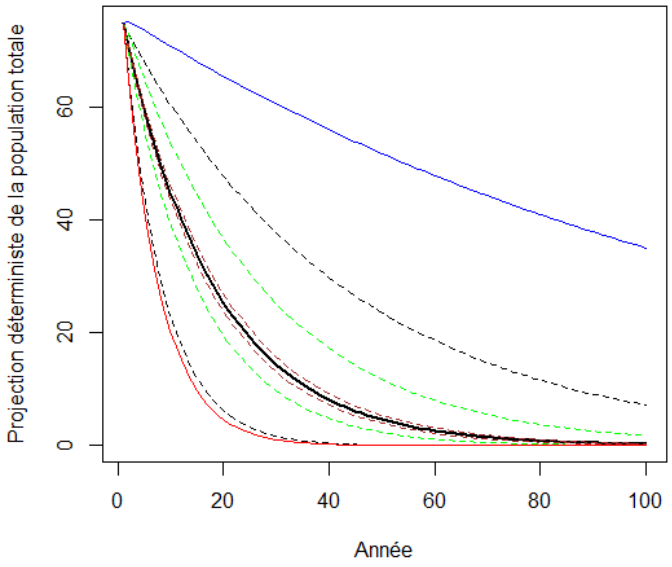

Figure 15. Projections déterministes de la dynamique de population de puffins de yelkouan de l'île de Riou (PNCal) sur 100 ans. Chaque projection représente soit une situation moyenne (trait plein noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie adulte (trait pointillé noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie juvénile (trait pointillé vert), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur le succès reproducteur (trait pointillé marron), une situation pessimiste (trait plein rouge) et une situation optimiste (trait plein bleu).

Le taux de croissance stochastique de la population était λs = 0.924 [95% IC : 0.923-0.926] et indiquait une population en fort déclin avec un temps d'extinction moyen de la population de femelles reproductrices de 30 ans (Fig. 16). La probabilité moyenne d'extinction de la population totale dans 100 ans était 0.999 (95% IC : 0.999-1.000, Fig. 16).

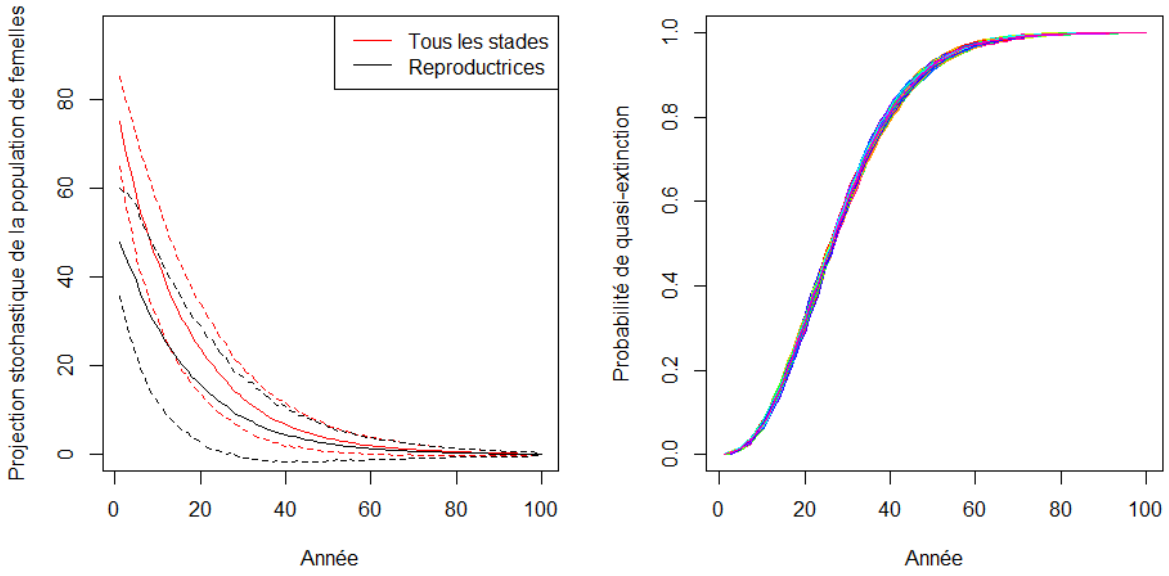

Figure 16. A gauche : projections stochastiques moyenne (ligne continue) de la dynamique de population de puffins yelkouan de l'île de Riou (PNCal) sur 100 ans à partir de 1000 trajectoires de population simulées. L'écart-type de la distribution des 1000 valeurs estimées chaque année est indiqué par les lignes en pointillées. A droite : probabilité de quasi-extinction (<10 individus) sur 100 ans selon un modèle stochastique, chaque ligne représente une trajectoire de population simulée (1000 trajectoires au total).

6.5.2 Population de yelkouan de l'île de Porquerolles (PNPC)

Le taux de croissance déterministe de la population était λ = 0.872, signifiant un très fort déclin annuel de 13% de la taille de population, un temps d'extinction de la population de 18 ans (Fig. 17), et un temps de génération de 16.6 ans. La grande majorité (65.1%) des femelles sont reproductrices selon la distribution de la population dans les différents stades à l'équilibre (Annexe 14). Les analyses de sensitivité et d'élasticité indiquaient que le taux de croissance de la population était principalement affecté par des changements dans le fait qu'un individu reproducteur survive et se reproduise l'année d'après (Annexe 14). Au contraire, des changements dans la fertilité ont peu d'incidence sur λ (Annexe 14). L'incertitude associée à la survie adulte et à la survie juvénile soulignaient une gamme de trajectoires de populations aboutissant a un temps d'extinction compris entre 14 et 24 ans

(0.838 < λ < 0.899, Fig. 17). L'incertitude associée au succès reproducteur affectait peu la trajectoire de population (0.868 < λ < 0.876, Fig. 17). Le scénario le plus pessimiste indiquait que la population pourrait s'éteindre d'ici 14 ans (λ = 0.826) et même le scénario le plus optimiste indiquait un temps d'extinction très court de la population estimé à 32 ans (λ = 0.928, Fig. 17).

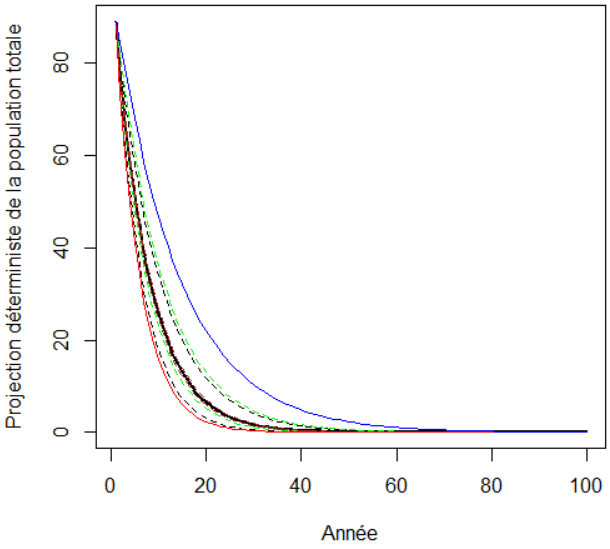

Figure 17. Projections déterministes de la dynamique de population de puffins de yelkouan de l'île de Porquerolles (PNPC) sur 100 ans. Chaque projection représente soit une situation moyenne (trait plein noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie adulte (trait pointillé noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie juvénile (trait pointillé vert), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur le succès reproducteur (trait pointillé marron), une situation pessimiste (trait plein rouge) et une situation optimiste (trait plein bleu).

Le taux de croissance stochastique de la population était λs = 0.869 [95% IC : 0.868-0.870] et indiquait une population en fort déclin avec un temps d'extinction moyen de la population de femelles reproductrices de seulement 18 ans (Fig. 18). La probabilité moyenne d'extinction de la population totale dans 100 ans est maximale : 1.00 (95% IC : 1.00-1.00, Fig. 18).

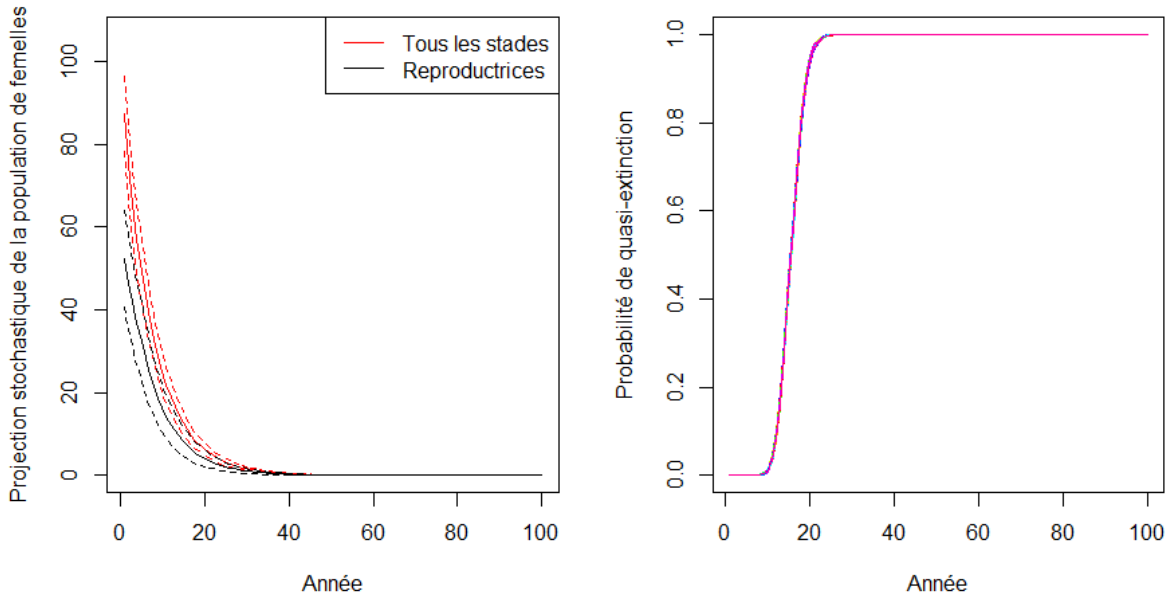

Figure 18. A gauche : projections stochastiques moyenne (ligne continue) de la dynamique de population de puffins yelkouan de l'île de Porquerolles (PNPC) sur 100 ans à partir de 1000 trajectoires de population simulées. L'écart-type de la distribution des 1000 valeurs estimées chaque année est indiqué par les lignes en pointillées. A droite : probabilité de quasi-extinction (<10 individus) sur 100 ans selon un modèle stochastique, chaque ligne représente une trajectoire de population simulée (1000 trajectoires au total).

6.5.3 Population de yelkouan de l'île de Port-Cros (PNPC)

Le taux de croissance déterministe de la population était $\lambda = 0.927$, signifiant un déclin annuel de 7% de la taille de population, un temps d'extinction de la population de 46 ans (Fig. 19), et un temps de génération de 21.0 ans. La majorité (65.5%) des femelles sont reproductrices selon la distribution de la population dans les différents stades à l'équilibre (Annexe 15). Les analyses de sensitivité et d'élasticité indiquaient que le taux de croissance de la population était principalement affecté par des changements dans le fait qu'un individu reproducteur survive et se reproduise l'année d'après (Annexe 15). Au contraire, des changements dans la fertilité ont peu d'incidence sur λ (Annexe 15). L'incertitude associée à la survie adulte et à la survie juvénile indiquaient une gamme de trajectoires de populations aboutissant a un temps d'extinction compris entre 29 et 74 ans ($0.885 < \lambda < 0.954$, Fig. 19).

L'incertitude associée au succès reproducteur affectait peu la trajectoire de population (0.923 < λ < 0.931, Fig. 19). Le scénario le plus pessimiste indiquait que la population pourrait s'éteindre d'ici 26 ans (λ = 0.870), alors que le scénario le plus optimiste indiquait un temps d'extinction de la population supérieur à 100 ans (λ = 0.976, Fig. 19).

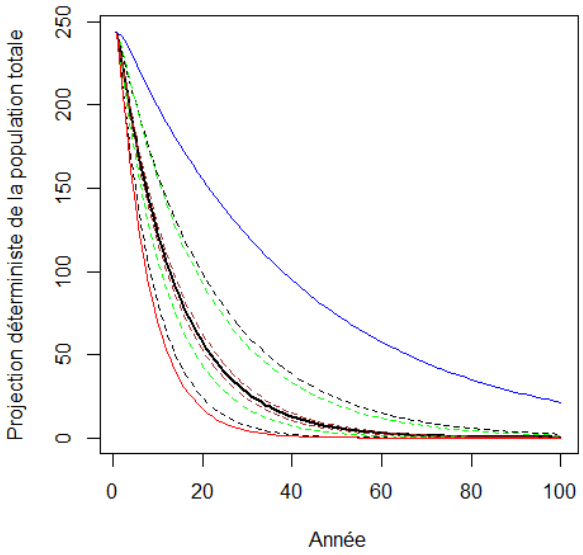

Figure 19. Projections déterministes de la dynamique de population de puffins de yelkouan de l'île de Port-Cros (PNPC) sur 100 ans. Chaque projection représente soit une situation moyenne (trait plein noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie adulte (trait pointillé noir), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur la survie juvénile (trait pointillé vert), une gamme de situation étant donné l'incertitude sur le succès reproducteur (trait pointillé marron), une situation pessimiste (trait plein rouge) et une situation optimiste (trait plein bleu).

Le taux de croissance stochastique de la population était λs = 0.924 [95% IC : 0.924-0.924] et indiquait une population en déclin avec un temps d'extinction moyen de la population de femelles reproductrices de 44 ans (Fig. 20). La probabilité moyenne d'extinction de la population totale dans 100 ans était maximale : 1.00 (95% IC : 1.00-1.00, Fig. 20).

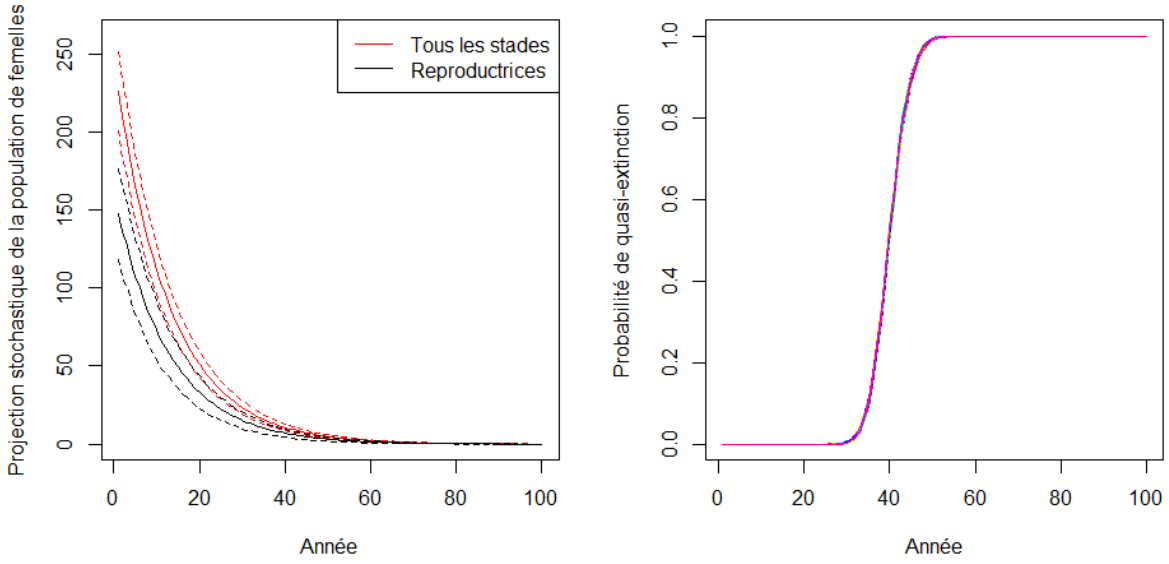

Figure 20. A gauche : projections stochastiques moyenne (ligne continue) de la dynamique de population de puffins yelkouan de l'île de Port-Cros (PNPC) sur 100 ans à partir de 1000 trajectoires de population simulées. L'écart-type de la distribution des 1000 valeurs estimées chaque année est indiqué par les lignes en pointillées. A droite : probabilité de quasi-extinction (<10 individus) sur 100 ans selon un modèle stochastique, chaque ligne représente une trajectoire de population simulée (1000 trajectoires au total).

7. INFLUENCE DU RISQUE DE PREDATION ET DU DERANGEMENT SUR LA DEMOGRAPHIE DES PUFFINS DE SCOPOLI DU PARC NATIONAL DES CALANQUES

7.1 Incidence de la présence du rat noir sur la reproduction des puffins

Nous avons estimé les paramètres reproducteurs pour chaque année de suivi en fonction de la présence (n = 5836 terriers échantillonnés) ou de l'absence (n = 976 terriers échantillonnés) de rats (Tableau 11). Nous avons uniquement retenu la période avec un effort intense du suivi de reproduction de 2003 à 2016 pour cette comparaison. Les deux séries temporelles (présence ou absence de rats) de chaque paramètre reproducteur ont été comparées avec un test t apparié pour contrôler pour l'effet année.

La présence de rat noir a un effet significatif sur la reproduction des puffins de Scopoli avec une diminution du succès reproducteur : succès reproducteur moyen en absence de rat =

0.77 ± 0.02 [moyenne ± SE] et succès reproducteur moyen en présence de rat = 0.63 ± 0.04 (t-test apparié = -7.51, df = 13, P < 0.0001) (Fig. 21). Cette baisse est causée par une diminution du succès à l'éclosion : succès à l'éclosion moyen en absence de rat = 0.82 ± 0.03 et succès à l'éclosion moyen en présence de rat = 0.71 ± 0.03 (t-test apparié = -9.48, df = 13, P < 0.0001), et dans une moindre mesure par une baisse du succès à l'envol : succès à l'envol moyen en absence de rat = 0.95 ± 0.01 et succès à l'envol moyen en présence de rat = 0.92 ± 0.01 (t-test apparié = -2.64, df = 13, P = 0.02) (Fig. 21). En revanche, la présence de rat noir n'affecte que marginalement le succès d'occupation des terriers (succès d'occupation moyen en absence de rat = 0.73 ± 0.02 et succès d'occupation moyen en présence de rat = 0.69 ± 0.01 (t-test apparié = -2.04, df = 13, P = 0.06) (Fig. 21).

Tableau 11. État de la présence des populations de rats noirs, d'autres prédateurs et du dérangement humain sur les îles de Marseille.

Archipel	Ile	Rat noir	Hibou grand-duc	Chats, chien errants	Couleuvre de Montpellier	Humain
Riou	Riou	Présence	Présence	Absence	Absence	Absence
Riou	Maïre	Présence	Présence	Absence	Absence	Absence
Riou	Jarre	Absence	Présence	Absence	Absence	Absence
Riou	Grand Congloué	Dératisé (1995 et 1998)	Absence	Absence	Absence	Absence
Riou	Petit Congloué	Dératisé (1999)	Absence	Absence	Absence	Absence
Riou	Plane	Dératisé (2005)	Absence	Absence	Absence	Absence
Riou	Tiboulen de Maïre	Dératisé (2012)	Absence	Absence	Absence	Absence
Frioul	Pomègues	Présence	Absence	Présence	Présence	Présence
Frioul	Ratonneau	Présence	Absence	Présence	Présence	Présence
Frioul	If	Présence	Absence	Absence	Absence	Absence
Frioul	Tiboulen de Ratonneau	Absence	Absence	Absence	Absence	Absence

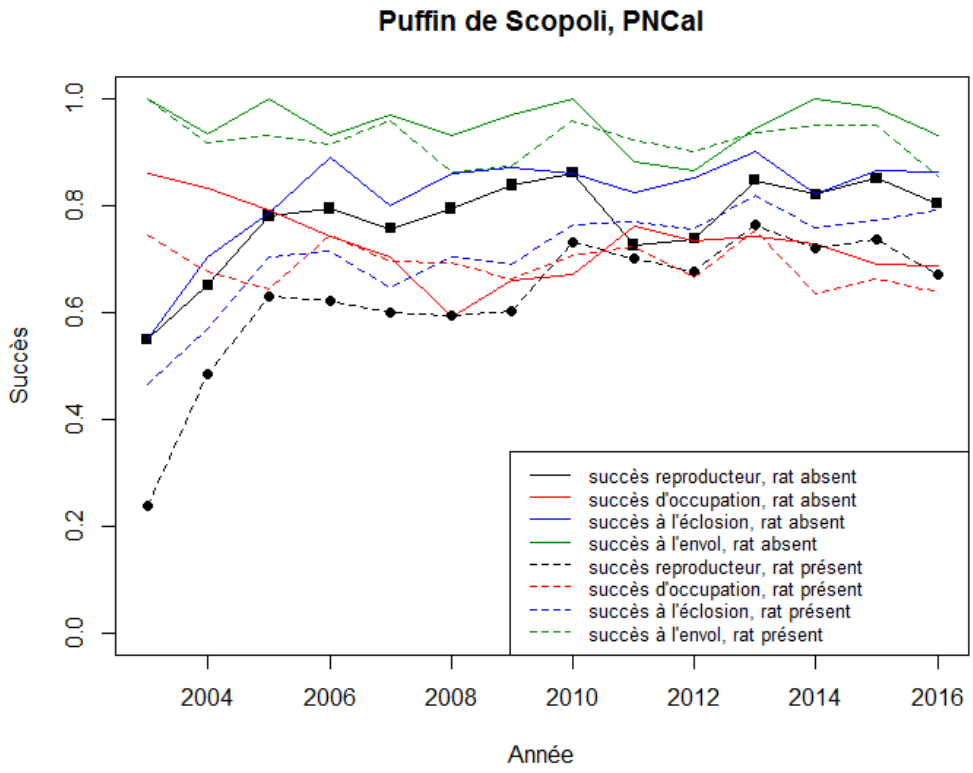

Figure 21. Effets du dérangement et de la prédation par le rat noir sur les paramètres reproducteurs des puffins de Scopoli des îles de Marseille entre 2003 et 2016.

7.2 Influence du dérangement (prédateur et humain) sur la fidélité adulte à la colonie

La fidélité a été définie comme l'absence de changement de colonie entre les différentes saisons de reproduction d'un même individu adulte et suit une loi binomiale (1 : fidèle, 0 : non fidèle). Un individu ayant changé une fois ou plus est considéré comme non fidèle. Nous avons estimé la fidélité de 621 individus adultes qui ont été observés à au moins deux saisons de reproduction différentes. Nous avons testé l'influence du dérangement par les prédateurs ou les humains sur la fidélité adulte à la colonie. Tout d'abord, nous avons regardé la relation entre la fidélité des individus (variable dépendante) et la présence / absence de rats (prédateurs des poussins) sur la colonie (variable indépendante) avec un modèle linéaire généralisé (GLM) et une fonction binomiale pour la distribution des erreurs. Nous avons ensuite regardé la relation entre différentes sources de dérangement direct sur les adultes et

leur fidélité. Pour cela, nous avons estimé la relation entre la fidélité adulte (variable dépendante) et une variable catégorique à trois niveaux (variable indépendante) : 1) absence de prédateur, 2) présence du Grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*), et 3) présence de chats, de chiens, de couleuvres et d'humains, avec un second GLM (Tableau 11).

La présence de rat noir n'a aucune influence sur la probabilité qu'un puffin reste fidèle à sa colonie tout au long de sa vie d'adulte : fidélité en absence de rat = 0.84 [0.72 ; 0.92] et fidélité en présence de rat = 0.87 [0.74 ; 0.93] (Tableau 12, Figure 22). De même, la présence de hibou grand-duc sur les îles de Riou et Jarre de l'archipel de Riou n'affecte pas la fidélité au site de reproduction des puffins : fidélité en absence de prédateur = 0.94 [0.81 ; 0.99] et fidélité en présence de hibou grand-duc = 0.95 [0.73 ; 0.99] (Tableau 12, Figure 22). Par contre la présence de chats et de chiens et le fort dérangement humain sur les îles de Pomègues et Ratonneau de l'archipel du Frioul entraîne une diminution de la fidélité au site de reproduction des puffins : fidélité en présence de chat/chien/humain = 0.77 [0.35 ; 0.92] (Tableau 12, Figure 22).

Tableau 12. Régression binomiale évaluant la fidélité au site de reproduction (colonie) des puffins de Scopoli des îles de Marseille tout au long de leur vie d'adulte entre 1981 et 2016 (n = 621), selon différentes sources de risque de prédation ou de dérangement, avec les paramètres (β), leurs erreurs standards (SE) et leurs intervalles de confiance (IC) à 95%.

Variable	n	β	SE	95% IC
Modèle rat noir				
Absence de rat (intercept)	49	1.63	0.39	0.93 ; 2.47
Présence de rat	572	0.27	0.41	-0.59 ; 1.02
Modèle prédation/dérangement				
Absence de prédation (intercept)	31	2.67	0.73	1.47 ; 4.50
Grand-duc d'Europe (île de Riou)	284	0.22	0.78	-1.65 ; 1.55
Chat, chien, humain (îles de Pomègues et Ratonneau)	306	-1.44	0.75	-3.28 ; -0.20

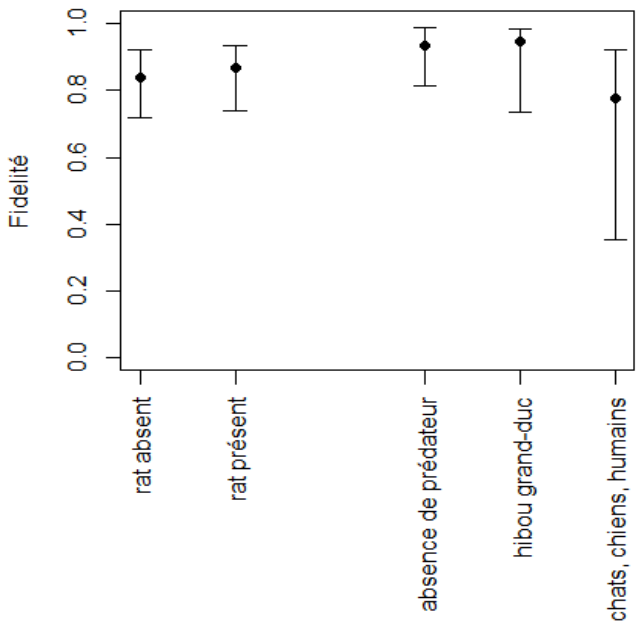

Figure 22. Fidélité au site de reproduction (colonie) des puffins de Scopoli des îles de Marseille entre 1981 et 2016 en fonction de la présence/absence de rats, ou en fonction de la présence/absence de prédateurs et de dérangement humain. L'intervalle autour de chaque moyenne (points) représente l'intervalle de confiance à 95%.

7.3 Effets de la présence de prédateurs sur la survie adulte

Nous avons testé l'effet de différentes sources de prédation sur la survie adulte des puffins de Scopoli du PNCal avec un modèle de capture-recapture multi-évènements ayant les mêmes caractéristiques que celui décrit précédemment pour cette espèce et ce parc (voir tout les détails dans la section 5.2.1). Nous avons utilisé un effet sexe et période de suivi sur la survie et des effets temps, hétérogénéité de capture et hétérogénéité de prospection sur la probabilité de capture. Nous avons toutefois remplacé l'effet archipel par un effet prédation sur la survie en distinguant entre les îles soumises à : 1) l'absence de prédation (Grand Congloué, Petit Congloué, Plane, Tiboulen de Ratonneau, pas de données de CMR sur les îles de Tiboulen de Maïre et If), 2) la prédation par les chats et les chiens errants (Pomègues et Ratonneau), et 3) la prédation par le Grand-duc d'Europe (Riou et Jarre, pas de données de CMR sur Maïre) (Tableau 11).

Contrairement à ce qui serait attendu, la survie adulte des puffins de Scopoli est plus faible en absence de prédateur pour les deux sexes (femelle = 0.74 [0.58 ; 0.85] et mâle = 0.84 [0.73 ; 0.91]) qu'en présence de chats et chiens (femelle = 0.88 [0.86 ; 0.90] et mâle = 0.93 [0.91 ; 0.94]) ou hibou grand-duc (femelle = 0.94 [0.89 ; 0.97] et mâle = 0.93 [0.89 ; 0.95]) (Fig. 23, Annexe 16). D'autres conditions environnementales particulières propres aux îles de Grand Congoulé, Petit Congloué, Plane et Tiboulen de Ratonneau doivent expliquer cette plus faible survie adulte, mais elle ne semble pas liée à la prédation. La survie des femelles sur Pomègues et Ratonneau est plus faible que celle des femelles sur les îles de Riou et Jarre (Fig. 23). La présence du Grand-duc d'Europe ne semble pas affecter la survie des puffins adultes.

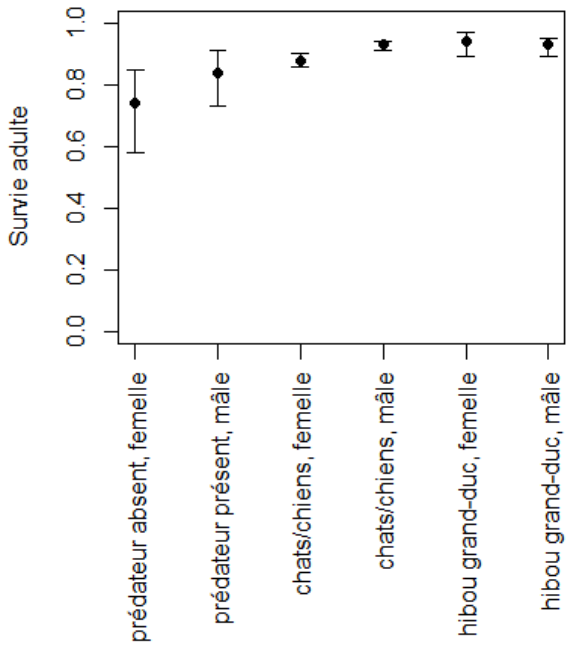

Figure 23. Survie adulte des puffins de Scopoli des îles de Marseille entre 1981 et 2016 en fonction de la présence/absence de prédateurs. L'intervalle autour de chaque moyenne (points) représente l'intervalle de confiance à 95%.

8. DISCUSSION

8.1 La reproduction des populations de puffins des deux Parcs Nationaux

Les puffins de Scopoli ont un meilleur succès reproducteur (0.55 à 0.78) que les puffins yelkouan (0.50 à 0.58), et cela pour les deux sites d'études (PNCal et PNPC), comme également observé en Italie (revu dans Baccetti et al. 2009). La « maladresse » des parents chez le puffin yelkouan peut être une source potentielle de plus faible succès reproducteur pour cette espèce (Bourgeois & Dromzée 2012). La valeur de succès reproducteur déterminée pour le puffin de Scopoli est plus basse au Frioul, similaire à Riou et plus forte à Porquerolles par rapport à ce qui est inscrit dans la littérature (0.67 sur l'îlot de Pantaleu [Majorque, archipel des Baléares, Espagne], Genovart et al. 2013, Genovart et al. 2017 ; 0.70 sur l'île de Congreso [archipel de Chafarines, Espagne], Genovart et al. 2013 ; 0.71 aux îles d'Hyères, Bourgeois & Dromzée 2012). Comme montré sur l'ensemble des îles italiennes (Baccetti et al. 2009), le **succès reproducteur des puffins de Scopoli du PNCal est fortement diminué par un accroissement de la densité de rats** (0.77 en absence de rat et 0.63 en présence de rats). Nous avons déterminé que la présence de rat affecte principalement le succès à l'éclosion (0.82 en absence de rat et 0.71 en présence de rats) et dans une moindre mesure le succès à l'envol des poussins. Le succès reproducteur estimé pour le puffin yelkouan (0.50 à Riou et 0.58 à Porquerolles/Port-Cros) est dans la fourchette des précédentes estimations sur ce même site d'étude (0.53 à Porquerolles et 0.73 à Port-Cros, Bourgeois & Dromzée 2012). Il est également relativement proche de celui déterminé pour le puffin des Baléares (*Puffinus mauretanicus*), une espèce très similaire au puffin yelkouan, à Majorque dans l'archipel des Baléares, Espagne (0.61 à 0.66 à Sa Cella ; Oro et al. 2004, Genovart et al. 2016 ; 0.60 sur l'îlot Conills ; Oro et al. 2004). Il faut souligner que l'estimation du succès reproducteur utilisée (nombre de terriers avec un poussin à l'envol / nombre de terriers occupés) diffère de celle actuellement utilisée par le PNCal en accord avec

le protocole LIFE (nombre de terriers avec un poussin à l'envol / nombre de terriers avec un œuf). Nous avons inclus les échecs précoces (arrêt de la reproduction avant la ponte) dans le calcul du succès de reproduction afin que ces évènements soient pris en compte dans le modèle de dynamique de population, aucune autre source de données n'étant actuellement disponible. De ce fait des différences, parfois non négligeables, entre les deux estimés de succès de reproduction peuvent être observées.

Notre étude révèle que **les mécanismes régulant le succès reproducteur des deux espèces de puffins diffèrent entre les deux Parcs**. Le succès à l'envol est très fort pour les deux espèces de puffins au PNCal ($\geq$ 0.92) alors que le succès à l'éclosion est plus limitant (yelkouan : 0.55 et Scopoli : 0.68 à 0.72). L'inverse est observé au PNPC, avec un plus fort succès à l'éclosion (yelkouan : 0.83 et Scopoli : 0.93) par rapport au succès à l'envol (yelkouan : 0.79 et Scopoli : 0.88). La différence entre les deux phases clés de la période de reproduction (post-éclosion versus pré-envol) pourrait être liée aux différences de conditions écologiques entre les deux Parcs. Notamment est-ce que la densité de rats est plus importante au PNCal qu'au PNPC ? Selon Bourgeois & Dromzée (2012), la prédation par les rats n'aurait que peu d'effet sur la reproduction des puffins au PNPC en général, hormis de façon ponctuelle certaines années lors de pics démographiques et/ou de la diminution de la ressource alimentaire. Actuellement la forte densité de rats sur les îles principales des archipels du Frioul et de Riou accroit la pression de prédation sur les jeunes poussins et induit une diminution du succès à l'éclosion. En revanche une fois les jeunes poussins en âge de se défendre contre leurs prédateurs, le succès à l'envol est très fort au PNCal. Il est également important de noter la forte diminution du succès reproducteur sur l'archipel du Frioul entre 1981-2002 (0.68) et 2003-2016 (0.55). Là encore des changements écologiques (augmentation de la fréquentation humaine, augmentation de la densité de rats, de chats et de

chiens, et par conséquent de la pression de prédation), pourraient expliquer cette forte diminution du succès reproducteur via une diminution du succès d'éclosion.

Une hypothèse alternative pouvant expliquer la différence entre le succès à l'éclosion et le succès à l'envol observée entre les deux Parcs serait un décalage temporel de quelques jours dans les périodes de prospection entre les deux Parcs. En effet, la probabilité qu'un poussin soit retrouvé mort durant la phase post-éclosion augmente avec le temps depuis l'éclosion. Donc, si la phase de suivi post-éclosion se déroule plus précocement au PNPC qu'au PNCal, alors une fraction des poussins qui meurent durant la période post-éclosion sont comptabilisés vivant dans le succès d'éclosion mais mort dans le succès à l'envol au PNPC, et vice versa au PNCal. Ceci a pour effet d'augmenter le succès à l'éclosion et de diminuer le succès à l'envol au PNPC, mais de diminuer le succès à l'éclosion et d'augmenter le succès à l'envol au PNCal. Il serait donc opportun de comparer le nombre de jours post-éclosion après lequel les prospections sont réalisées dans les deux Parcs.

Les succès reproducteurs des différentes populations de puffins semblent globalement stables au cours de ces dernières décennies (excepté au Frioul) et en accord avec celui estimé dans d'autres populations de l'Ouest de la Méditerranée. **Cependant, étant donné le contexte de déplétion de la ressource des puffins (faible disponibilité des petits poissons pélagiques, diminution de la valeur énergétique des proies) dans le Golfe du Lion, il serait intéressant de vérifier si les poussins ont une bonne condition corporelle et une bonne survie, ou bien si les adultes investissent actuellement dans une reproduction coûteuse produisant des individus de moindre qualité**.

8.2 Un déclin global des populations de puffins en France continentale

Les modèles de dynamique de population indiquent un **déclin généralisé des populations de puffins de Scopoli et yelkouan au PNCal et au PNPC**. Les taux de croissance stochastiques des populations λs varient de 0.869 (puffin yelkouan à Porquerolles,

PNPC) à 0.969 (puffin de Scopoli à Riou, PNCal), signifiant des déclins annuels allant de 13.1% à 3.1% de la population locale, respectivement (Tableau 13). Ces nouvelles estimations des taux de croissance indiquent des λs plus faibles que ceux précédemment déterminés au PNPC (Bourgeois & Dromzée 2012). Etant donné le faible λs et le faible effectif d'oiseaux dans chaque population, le temps d'extinction local des populations (<10 femelles) est généralement inférieur à 44 ans, variant de 18 ans à plus de 100 ans (Tableau 13). Une récente estimation des effectifs de puffins de Scopoli sur Porquerolles confirme en effet une baisse de la population depuis 2007 (LPO PACA 2017). Des baisses d'effectifs sont également observées aux Baléares pour le puffin de Scopoli (Genovart et al. 2017) et pour le puffin yelkouan dans une grande partie de son aire de répartition (Gaudard et al. 2018). Il est toutefois important de relativiser ces chiffres car les modèles de dynamique de population utilisés sont dit « fermés » et ne tiennent pas compte de l'immigration. L'arrivée de nouveaux individus sur les sites de reproduction pourrait freiner le déclin prédit des populations, voir compenser la mortalité observée. Quoiqu'il en soit, **les populations nicheuses de puffins du PNCal et du PNPC sont en marge de l'aire de distribution de reproduction de l'espèce, et sont actuellement des populations « puits » qui ne peuvent pas se maintenir toutes seules sans l'apport régulier d'individus provenant de populations « sources »**, comme celle de l'île de Zembra (Tunisie) qui abrite plus 95% de la population mondiale nicheuse de puffins de Scopoli (Grémillet et al. 2014).

Tableau 13. Bilan des taux de croissance stochastiques des populations (λs) de puffins de Scopoli et yelkouan des îles de Marseille et d'Hyères, ainsi que le temps d'extinction estimé des différentes populations.

Site	Archipel / Ile	Espèce	λs	$T_{extinction}$
PNCal	Frioul	Scopoli	0.926	39 ans
PNCal	Riou	Scopoli	0.969	> 100 ans
PNCal	Riou	Yelkouan	0.924	30 ans
PNPC	Porquerolles	Scopoli	0.912	27 ans

PNPC	Porquerolles	Yelkouan	0.869	18 ans
PNPC	Port-Cros	Yelkouan	0.924	44 ans

8.3 Améliorer la survie adulte : la clé de la conservation des populations de puffins

Les analyses d'élasticité des modèles de dynamique de population révèlent que le **paramètre biologique clé de la dynamique des populations de puffins de Scopoli et yelkouan est la survie adulte**. Ceci est en accord avec la biologie des espèces longévives où c'est la survie adulte qui impacte le plus fortement le taux de croissance des populations et les tendances démographiques (Hunter & Caswell 2005, Igual et al. 2009, Fontaine et al. 2011). Nos résultats corroborent d'ailleurs les précédents travaux de Bourgeois & Dromzée 2012 en ce sens. Ainsi nous avons estimé que le taux de croissance de la population de puffin de Scopoli augmente de la même manière suite à une augmentation de 1% du taux de survie adulte ou à une augmentation de 8 à 10% du succès reproducteur et/ou de la survie juvénile. De même, l'effet d'une augmentation de 1% de la survie adulte du puffin yelkouan sur le taux de croissance de la population équivaut à l'effet d'une augmentation de 18 à 21% du succès reproducteur et /ou de la survie juvénile. **Le rôle secondaire du succès reproducteur dans la dynamique de population** a également été démontré dans d'autres populations de puffins (Igual et al. 2009, Fontaine et al. 2011).

Les modèles de capture-recapture indiquent des estimations de survie adultes généralement faibles (≤ 0.93) pour les deux espèces de puffins (Tableau 4). Les estimations de la survie adulte des puffins de Scopoli et yelkouan au PNPC, tendent à être plus élevées que celles précédemment calculées en 2012 bien que non statistiquement différentes (Scopoli : 0.81 à Porquerolles, et yelkouan : 0.87 à Porquerolles et 0.89 à Port-Cros, Bourgeois & Dromzée 2012). La survie adulte tend toutefois à être supérieure au PNCal par rapport au PNPC et aux restes de la littérature pour les deux espèces (yelkouan : 0.90 et Scopoli : 0.92-0.93). Dans la littérature, on retrouve des survies adultes pour le puffin

yelkouan à Malte de l'ordre de 0.74 puis 0.85 suite à des mesures de conservation (Oppel et al. 2011). La survie adulte du puffin de Scopoli a été estimée à 0.89 aux îles Lavezzi, en Corse (Jenouvrier et al. 2008), et à 0.88 aux Baléares, Espagne (Genovart et al. 2013, 2017). Cependant **les survies adultes des puffins de Scopoli et yelkouan restent en deçà de ce qui est attendu pour une espèce longévive, et ne permettent pas d'assurer la pérennité des populations**.

Actuellement la faible survie adulte et par conséquent la diminution des tailles de population des puffins sont en partie expliquées par les captures accidentelles dans les engins de pêche (Bourgeois & Vidal 2008, Genovart et al. 2017, Cortés et al. 2018). Des puffins de Scopoli et yelkouan provenant des colonies de Marseille et d'Hyères ont été récemment capturés accidentellement par des bateaux de pêche espagnols (Cortés et al. 2018). L'impact négatif des prises accidentelles de la pêche est également observé dans d'autres populations de puffins aux Baléares (Oro et al. 2004, Tavecchia et al. 2008). En revanche la mortalité adulte à terre est rare au PNCal et PNPC, et n'affecte pas la dynamique des populations de puffins. **La diminution de la mortalité adulte en mer (prises accidentelles) est donc actuellement une des préoccupations majeures pour la conservation des populations de puffins (Genovart et al. 2017, Cortés et al. 2018)**. De plus dans une perspective du développement des énergies renouvelables marines, une source de mortalité additionnelle par collision avec les pales des éoliennes pourrait venir accélérer le déclin du taux de survie adulte. **L'impact cumulé des activités anthropiques est à considérer dans une réflexion d'ensemble de par ses effets négatifs répétés sur la survie adulte des puffins et à terme sur la viabilité de leurs populations.** Ces effets cumulés émergent non seulement à une échelle locale (prises accidentelles dans les engins de pêche et éoliennes dans le Golfe du Lion), mais également au niveau mondial. En effet, la mortalité adulte du puffin de Scopoli

pourrait également être gravement affectée par les importantes activités de pêche dans les aires d'hivernage se situant au large des côtes d'Afrique de l'Ouest (Péron et Grémillet 2013).

8.4 A propos du dérangement naturel et anthropique

Nous n'avons pas observé d'effet significatif de la présence des rats sur la fidélité au site des puffins. C'est un résultat important car cela montre que **bien que la présence de rats induit une baisse du succès reproducteur pour les puffins de Scopoli, elle n'affecte pas l'attractivité du site pour les adultes reproducteurs**. L'estimation de la survie adulte n'est donc pas biaisée par une possible augmentation du phénomène de transcience (les individus migrent vers un autre site de reproduction et sont considérés comme mort) quand l'attractivité des sites de reproduction diminue. En revanche, **la fidélité au site de reproduction est plus faible sur les îles de Pomègues et Ratonneau (0.77) par rapport aux autres îles de Marseille (0.94 à 0.95)**. L'accumulation d'importantes sources d'activités/perturbations anthropiques et la plus grande diversité de prédateurs des œufs de puffin et des poussins (chats, chiens, couleuvres) sur ces îles pourraient finalement diminuer l'attractivité du site pour la reproduction. On note également sur ces îles du Frioul une plus grande mortalité adulte pour les femelles par rapport aux mâles, et par rapport aux deux sexes de l'autre archipel du PNCal (survie adulte : 0.88 versus 0.92-0.93). La plus faible survie adulte observée sur les îles n'ayant pas de prédateur est à interpréter avec précautions et pourrait refléter la présence de conditions environnementales spécifiques rendant ces îles potentiellement moins attractives. Notamment, les îles du Grand Congoulé, Petit Congloué, Plane et Tiboulen de Ratonneau ont une petite superficie.

8.5 Vers une amélioration du protocole de suivi

Notre étude confirme l'importance de maintenir un suivi à long-terme pour estimer la dynamique de population des puffins. Par exemple, le suivi de capture-recapture mené sur

l'île du Levant au PNPC, n'a pas pu être utilisé dans le cadre d'une analyse de survie du fait de sa trop courte durée (deux ans seulement). De plus, l'absence de suivi de la population de puffins sur le Levant pourrait avoir un impact sur la modélisation de la dynamique de population de puffins des autres îles du PNPC. En effet, le fait de ne pas prospecter l'ensemble des colonies du Parc peut biaiser l'estimation de la survie adulte, car si on ne suit qu'une toute petite partie des colonies les individus qui changent de colonie sont considérés comme mort. Par conséquent on sous-estime la survie adulte, et le taux de croissance des populations. Il convient donc de mener une réflexion sur la stratégie d'échantillonnage afin de s'assurer que l'ensemble des colonies soit effectivement suivis.

Etant donné que le paramètre démographique clé est la survie adulte, il est très important d'avoir la meilleure estimation possible de ce paramètre. Pour cela un effort minimum et important doit être maintenu sur le baguage et la relecture des adultes. Etant donné la forte mortalité juvénile chez les puffins, le succès de relecture des bagues d'adultes est également bien plus élevé (environ 50%) que celui des poussins (4 à 11%, Tableau 2). Ceci permet d'avoir rapidement une estimation réaliste de la survie adulte et par conséquent de la dynamique de population des puffins. La survie juvénile n'est cependant pas à négliger et un objectif secondaire se concentrant sur le baguage des poussins dans l'optique d'estimer leur survie est tout à fait nécessaire. Nous rappelons juste que l'effort de baguage des poussins ne doit en aucun cas se faire au détriment de l'effort de baguage des adultes.

Nous avons également dû tenir compte du biais dans la prospection spatiale dans les modèles de capture-recapture, ce qui augmente leur complexité et accroît l'incertitude des estimés de survie. Le protocole de capture-relecture de bague doit donc s'assurer de couvrir l'ensemble des colonies chaque année et de ne comporter aucun biais systématique dans la prospection spatiale des colonies. Il faut à tout prix éviter que certains terriers soient systématiquement contrôlés chaque année alors que d'autres le soient de manière

opportuniste, et que certains secteurs soient hors protocole certaines années. Récemment, en collaboration avec le PNCal, nous avons proposé une stratégie par échantillonnage aléatoire pour le suivi de la population de puffins de Scopoli qui couvre un vaste territoire. Cette stratégie consiste à visiter un nombre de terrier minimum représentatif sur chaque île chaque année, et les terriers à contrôler sont déterminés aléatoirement parmi l'ensemble des terriers connus sur chaque île.

Finalement, les modèles de capture-recapture pour le puffin de Scopoli du PNCal montrent clairement une différenciation de la survie entre les femelles (0.88) et les mâles (0.93) au Frioul. Cette différence de survie de 0.05 entre les deux sexes a une importance capitale sur le taux de croissance des populations de puffins de Scopoli, comme illustré par la différence de dynamique de population entre l'archipel de Riou et du Frioul (Tableau 13). Malheureusement l'information sur le sexe des individus n'était pas disponible pour les puffins yelkouan au PNCal, et trop peu disponible (≤ 26% des cas étaient identifiés) pour les puffins de Scopoli et yelkouan du PNPC. Nous recommandons donc que l'information sur le sexe des individus suivis soit récoltée de manière quasi-systématique, comme cela est fait pour le puffin de Scopoli au PNCal. Le sexage des individus peut se faire via du sexage génétique à partir des plumes de couverture ou bien à partir du chant des individus. La différenciation du sexe via l'utilisation de la longueur du culmen peut également être envisageable, bien que moins précise.

REFERENCES

Ainley, D.G., Podolsky, R., Deforest, L., Spencer, G. & Nur, N. 2001. The status and population trends of Newell's shearwater on Kaua'i: insights from modelling. *Studies in Avian Biology,* 22:108-123.

Anselme, L. & Durand, J.P. 2012. *Le puffin cendré Calonectris diomedea diomedea, Etat des connaissances et de conservation actualisés, des populations nicheuses des petites îles de Méditerranée*, pp 1-17.

Baccetti, N., Capizzi, D., Corbi, F., Massa, B., Nissardi, S., Spano, G. & Sposimo, P. 2009. Breeding shearwaters on italian islands: population size, island selection and co-existence with their main alien predator, the black rat. *Rivista Italiana di Ornitologia* 78:83-99.

Baccetti, N., Capizzi, D. & Sposimo, P. 2016. Rat eradication on Italian islands for the conservation of breeding seabirds. Pp 107-115. In Yésou P, Sultana J, Walmsley J. & Azafzaf H. (eds) *Conservation of Marine and Coastal Birds in the Mediterranean*. Proceedings of the Unep-Map-Rac/Spa Symposium, Hamammet. 20 to 22 February 2015, Tunisia: 106-113.

Baez, J. C., García-Barcelona, S., Mendoza, M., de Urbina, J. M. O., Real, R., & Macías, D. 2014. Cory's shearwater by-catch in the Mediterranean Spanish commercial longline fishery: Implications for management. *Biodiversity and Conservation* 23:661-681.

BirdLife International. 2018. IUCN Red List for birds. Downloaded from http://www.birdlife.org

Bonnaud, E., Bourgeois, K., Vidal, E., Kayser, Y., Tranchant, Y. & Legrand, J. 2007. Feeding ecology of a feral cat population on a small Mediterranean island. *Journal of Mammalogy* 88: 1074-1081.

Bonnaud, E., Bourgeois, K., Vidal, E., Legrand, J. & Le Corre, M. 2009. How can the Yelkouan shearwater survive feral cat predation? A meta-population structure as a solution? *Population Ecology* 51:261-270.

Bourgeois, K. & Vidal, E. 2008. The endemic Mediterranean Yelkouan shearwater Puffinus yelkouan: distribution, threats and a plea for more data. *Oryx* 42:187-194.

Bourgeois, K. & Vidal, E. 2009. Suivi des populations de puffins des îles d'Hyères. Bilan 2003-2009 et notes méthodologiques. Contrat d'étude n°09.007.83400 PC. Pp 31.

Bourgeois, K. & Dromzée, S. 2012. Dynamique des populations de puffins sur les îles d'Hyères. Contrat d'étude n°11.016.83400 PC. Pp 29.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical informationtheoretic approach*. New York: Springer.

Caswell, H. 2001. Matrix population models. Wiley Online Library.

Choquet, R., Rouan, L., & Pradel, R. 2009a. Program E-SURGE: A software application for fitting multievent models. In *Modeling demographic processes in marked populations* (pp. 845–865). New York, NY:Springer Science+Business Media, LLC.

Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. 2009b. U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography* 32:1071-1074.

Cortés, V., García-Barcelona, S. & González-Solís, J. 2018. Sex- and age-biased mortality of three shearwater species in longline fisheries of the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 588:229-241.

Fontaine, R., Gimenez, O. & Bried, J. 2011. The impact of introduced predators, light-induced mortality of fledglings and poaching on the dynamics of the Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*) population from the Azores, northeastern subtropical Atlantic. *Biological Conservation* 144:1998-2011.

Gaudard C. (compiler). 2018. Single International Species Action Plan for the Yelkouan Shearwater *Puffinus Yelkouan*. Project LIFE 14 PRE/UK/000002. Coordinated Efforts for International Species Recovery EuroSAP. LPO/BirdLife France. Rochefort. Pp 43.

García-Barcelona, S., Ortiz de Urbina, J.M., de la Serna, J.M., Alot, E. & Macías, D. 2010. Seabird bycatch in Spanish Mediterranean large pelagic longline fisheries, 2000-2008. *Aquatic Living Resource* 23:363-371.

Genovart, M., Thibault, J.-C., Igual, J. M., del Mar Bauzà-Ribot, M., Rabouam, C. & Bretagnolle, V. 2013. Population structure and dispersal patterns within and between Atlantic and Mediterranean populations of a large-range pelagic seabird. *PLoS ONE* 8:e70711.

Genovart, M., Arcos, J.M., Alvarez, D., McMinn, M., Meier, R., Wynn, R.B., Guilford, T. & Oro, D. 2016. Demography of the critically endangered Balearic shearwater: the impact of fisheries and time to extinction. *Journal of Applied Ecology* 53:1158-1168.

Genovart, M., Doak, D.F., Igual, J.-M., Sponza, S., Kralj, J. & Oro, D. 2017. Varying demographic impacts of different fisheries on three Mediterranean seabird species. *Global Change Biology* 23:3012-3029.

Gill, F. & Donsker D. 2018. IOC World Bird List (v 8.1). http://www.worldbirdnames.org/

Grémillet, D., Péron, C., Pons, J.B., Ouni, R., Authier, M., Thévenet, M. & Fort, J. 2014. Irreplaceable area extends marine conservation hotspot off Tunisia: insights from GPS-tracking Scopoli's shearwaters from the largest seabird colony in the Mediterranean. *Marine biology* 161:2669-2680.

Hunter, C.M. & Caswell, H. 2005. Selective harvest of sooty shearwater chicks: effects on population dynamics and sustainability. *Journal of Animal Ecology* 74:589-600.

Igual, J.M., Forero, M.G., Gomez, T., Orueta, J.F. & Oro, D. 2006. Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. *Animal Conservation* 9:59-65.

Igual, J.M., Tavecchia, G., Jenouvrier, S., Forero, M.G. & Oro, D. 2009. Buying years to extinction: is compensatory mitigation for marine bycatch a sufficient sufficient conservation measure for long-lived seabirds? *PLoS ONE* 4: e4826.

Jenouvrier, S., Tavecchia, G., Thibault, J.-C., Choquet, R. & Bretagnolle, V. 2008. Recruitment processes in long-lived species with delayed maturity: estimating key demographic parameters. *Oikos* 117:620-628.

LPO PACA. 2007. Recensement, suivi des colonies et baguage des oiseaux. Rapport final – Volet Technique, novembre 2007. Pp56-60.

LPO PACA. 2017. Recensement des populations de puffins de Scopoli et yelkouan sur les îles d'Hyères 2017-2019. Partie 1 : Porquerolles (83). Contrat n°17-008-83400 PC. Pp55

Martin, J.L., Thibault, J.C. & Bretagnolle, V. 2000. Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean: consequences of an ancient introduction. *Conservation Biology* 14:1452-1466.

Oppel, S., Raine, A.F., Borg, J.J., Raine, H., Bonnaud, E., Bourgeois, K. & Breton, A.R. 2011. Is the Yelkouan shearwater *Puffinus yelkouan* threatened by low individual survival probabilities? *Biological Conservation* 144:2255-2263.

Oro, D., Aguilar, J.S., Igual, J.M. & Louzao, M. 2004. Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biological Conservation* 116:93-102.

Péron, C. & Grémillet, D. 2013. Tracking through life stages: adult, immature and juvenile autumn migration in a long-lived seabird. *PLoS ONE* 8: e72713.

Pradel, R. 2005. Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442-447.

Ruffino, L., Bourgeois, K., Vidal, E., Duhem, C., Paracuellos, M., Escribano, F., Sposimo, P., Baccetti, N., Pascal, M. & Oro, D. 2009. Invasive rats and seabirds: a global review after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biological Invasions* 11:1631-1651.

Sanz-Aguilar, A., Tavecchia, G., Genovart, M., Igual, J.M., Oro, D., Rouan, L. & Pradel, R. 2011. Studying the reproductive skipping behavior in long-lived birds by adding nest inspection to individual-based data. *Ecological Applications* 21:555-564.

Sanz-Aguilar, A., Igual, J.M., Tavecchia, G., Genovart, M. & Oro, D. 2016. When immigration mask threats: the rescue effect of a Scopoli's shearwater colony in the Western

Mediterranean as a case study. *Biological Conservation* 198:33-36.

Tavecchia, G., Mingez, E., De León, A., Louzao, M & Oro, D. 2008. Living close, doing differently: small-scale asynchrony in demography of two species of seabirds. *Ecology* 89:77-85.

Thibault, J.C., Bretagnolle V. & Rabouam, C. 1997. Cory's shearwater. In *Birds of the western Palearctic* (BWP), update 1:75-98. Oxford, Oxford University Press.

Tranchant, Y., Vidal, E. & Kayser, Y. 2003. Premières données sur le régime alimentaire du chat haret *Felis catus* en situation micro-insulaire Méditerranéenne. *Revue en Ecologie (Terre Vie)* 58:411-418.

Vidal, P. 1985. Premières observations sur la biologie de la reproduction du Puffin des Anglais *Puffinus puffinus yelkouan* sur les îles d'Hyères (France). In Thibault, J.C., Guyot I. & Cheylan G. (eds) *Oiseaux Marins Nicheurs du Midi et de la Corse*: 58–62. Aix-en-Provence: Centre Régional Ornithologique de Provence.

Annexe 1. Données annuelles du suivi de reproduction et estimés des paramètres reproducteurs des populations de puffins des îles de Marseille et d'Hyères.

Tableau A1.1. Suivi de la reproduction de la population de puffins de Scopoli du Parc National des Calanques entre 1981 et 2016 et estimés des paramètres reproducteurs.

Archipel	Année	Nombre de terrier visité	Nombre de terrier occupé	Nombre de terrier visité après éclosion	Nombre de terrier avec un poussin vivant après éclosion	Nombre de terrier visité avant l'envol	Nombre de terrier avec un poussin vivant avant l'envol	Nombre de terrier occupé inclut dans le calcul du succès de reproduction	Succès d'occupation	Succès à l'éclosion	Succès à l'envol	Succès reproducteur
Frioul	1981	25	25	25	17	17	17	25	1.00	0.68	1.00	0.68
Frioul	1982	44	44	44	13	13	13	44	1.00	0.30	1.00	0.30
Frioul	1983	38	37	32	22	22	22	32	0.97	0.69	1.00	0.69
Frioul	1984	38	38	28	28	11	11	11	1.00	1.00	1.00	1.00
Frioul	1985	51	50	26	11	11	11	26	0.98	0.42	1.00	0.42
Frioul	1986	23	23	23	19	15	15	19	1.00	0.83	1.00	0.79
Frioul	1987	5	5	5	5	5	5	5	1.00	1.00	1.00	1.00
Frioul	1988	27	27	27	23	23	23	27	1.00	0.85	1.00	0.85
Frioul	1989	30	30	30	26	26	26	30	1.00	0.87	1.00	0.87
Frioul	1990	34	34	34	24	22	22	32	1.00	0.71	1.00	0.69
Frioul	1991	37	37	29	15	15	15	29	1.00	0.52	1.00	0.52
Frioul	1992	34	34	31	20	20	20	31	1.00	0.65	1.00	0.65
Frioul	1993	37	37	35	24	22	22	33	1.00	0.69	1.00	0.67
Frioul	1994	39	39	35	23	19	19	31	1.00	0.66	1.00	0.61
Frioul	1995	46	44	31	23	21	21	29	0.96	0.74	1.00	0.72
Frioul	1996	42	41	30	21	18	18	27	0.98	0.70	1.00	0.67
Frioul	1997	31	31	31	16	11	11	26	1.00	0.52	1.00	0.42
Frioul	1998	26	25	24	15	10	10	19	0.96	0.63	1.00	0.53
Frioul	1999	22	22	22	10	7	7	19	1.00	0.45	1.00	0.37
Frioul	2000	11	11	10	10	10	10	10	1.00	1.00	1.00	1.00
Frioul	2001	50	30	10	9	9	9	10	0.60	0.90	1.00	0.90
Frioul	2002	45	34	33	23	23	21	33	0.76	0.70	0.91	0.64
Frioul	2003	67	51	36	22	7	7	21	0.76	0.61	1.00	0.33
Frioul	2004	102	74	73	35	31	30	69	0.73	0.48	0.97	0.43
Frioul	2005	103	59	57	29	20	18	48	0.57	0.51	0.90	0.38
Frioul	2006	97	65	63	38	34	33	59	0.67	0.60	0.97	0.56
Frioul	2007	98	63	61	33	22	22	50	0.64	0.54	1.00	0.44
Frioul	2008	102	68	68	48	44	39	64	0.67	0.71	0.89	0.61
Frioul	2009	106	78	78	52	52	45	78	0.74	0.67	0.87	0.58
Frioul	2010	106	70	69	59	57	55	67	0.66	0.86	0.96	0.82

Frioul	2011	122	85	81	63	55	50	73	0.70	0.78	0.91	0.68
Frioul	2012	129	88	85	60	54	47	79	0.68	0.71	0.87	0.59
Frioul	2013	123	97	84	61	55	47	78	0.79	0.73	0.85	0.60
Frioul	2014	126	80	78	56	56	48	78	0.63	0.72	0.86	0.62
Frioul	2015	126	83	83	48	48	43	83	0.66	0.58	0.90	0.52
Frioul	2016	137	89	89	60	54	49	83	0.65	0.67	0.91	0.59
Riou	2002	21	19	19	18	18	18	19	0.90	0.95	1.00	0.95
Riou	2003	106	82	44	17	14	14	41	0.77	0.39	1.00	0.34
Riou	2004	184	128	122	82	72	65	112	0.70	0.67	0.90	0.58
Riou	2005	206	148	147	118	113	108	142	0.72	0.80	0.96	0.76
Riou	2006	234	181	179	143	113	102	149	0.77	0.80	0.90	0.68
Riou	2007	254	182	182	131	127	121	178	0.72	0.72	0.95	0.68
Riou	2008	269	183	181	133	124	108	172	0.68	0.73	0.87	0.63
Riou	2009	284	180	180	133	131	118	178	0.63	0.74	0.90	0.66
Riou	2010	331	237	237	179	178	172	236	0.72	0.76	0.97	0.73
Riou	2011	377	278	278	216	210	193	272	0.74	0.78	0.92	0.71
Riou	2012	396	267	267	212	211	190	266	0.67	0.79	0.90	0.71
Riou	2013	413	306	306	263	263	251	306	0.74	0.86	0.95	0.82
Riou	2014	461	302	302	236	236	232	302	0.66	0.78	0.98	0.77
Riou	2015	490	328	328	276	276	267	328	0.67	0.84	0.97	0.81
Riou	2016	499	322	322	270	269	231	321	0.65	0.84	0.86	0.72

Tableau A1.2. Suivi de la reproduction de la population de puffins yelkouan du Parc National des Calanques entre 2003 et 2016 et estimés des paramètres reproducteurs.

Année	Nombre de terrier visité	Nombre de terrier occupé	Nombre de terrier visité après éclosion	Nombre de terrier avec un poussin vivant après éclosion	Nombre de terrier visité avant l'envol	Nombre de terrier avec un poussin vivant avant l'envol	Nombre de terrier occupé inclut dans le calcul du succès de reproduction	Succès d'occupation	Succès à l'éclosion	Succès à l'envol	Succès reproducteur
2003	13	8	8	6	6	6	8	0.62	0.75	1.00	0.75
2004	32	25	20	10	10	9	20	0.78	0.50	0.90	0.45
2005	37	19	19	14	14	10	19	0.51	0.74	0.71	0.53
2006	40	27	27	15	13	10	25	0.68	0.56	0.77	0.40
2007	46	31	30	8	8	8	30	0.67	0.27	1.00	0.27
2008	50	31	29	11	11	10	29	0.62	0.38	0.91	0.34
2009	50	27	26	20	19	16	25	0.54	0.77	0.84	0.64
2010	58	27	25	13	13	12	25	0.47	0.52	0.92	0.48
2011	60	28	26	17	17	16	26	0.47	0.65	0.94	0.62
2012	81	40	37	20	20	20	37	0.49	0.54	1.00	0.54
2013	84	42	37	19	19	18	37	0.50	0.51	0.95	0.49
2014	87	49	44	22	21	21	43	0.56	0.50	1.00	0.49
2015	92	35	35	18	18	18	35	0.38	0.51	1.00	0.51
2016	95	36	35	18	17	17	34	0.38	0.51	1.00	0.50

Tableau A1.3. Suivi de la reproduction de la population de puffins de Scopoli du Parc National de Port-Cros entre 2003 et 2016 et estimés des paramètres reproducteurs.

Année	Nombre de terrier visité	Nombre de terrier occupé	Nombre de terrier visité après éclosion	Nombre de terrier avec un poussin vivant après éclosion	Nombre de terrier visité avant l'envol	Nombre de terrier avec un poussin vivant avant l'envol	Nombre de terrier occupé inclut dans le calcul du succès de reproduction	Succès d'occupation	Succès à l'éclosion	Succès à l'envol	Succès reproducteur
2003	21	21	10	10	0	0	0	1.00	1.00	NaN	NaN
2004	30	30	22	22	21	21	24	1.00	1.00	1.00	0.88
2005	17	17	15	14	14	14	15	1.00	0.93	1.00	0.93
2006	30	30	13	13	13	13	13	1.00	1.00	1.00	1.00
2007	26	26	0	0	0	0	0	1.00	NaN	NaN	NaN
2008	18	18	8	7	0	0	2	1.00	0.88	NaN	0.00
2009	16	16	12	11	6	5	8	1.00	0.92	0.83	0.63
2010	18	18	16	15	14	10	15	1.00	0.94	0.71	0.67
2011	16	16	13	12	8	7	9	1.00	0.92	0.88	0.78
2012	2	2	0	0	0	0	0	1.00	NaN	NaN	NaN
2013	17	17	13	10	6	5	9	1.00	0.77	0.83	0.56
2014	14	14	14	14	13	11	13	1.00	1.00	0.85	0.85
2015	13	13	13	10	1	1	4	1.00	0.77	1.00	0.25
2016	19	18	14	14	6	5	7	0.95	1.00	0.83	0.71

Tableau A1.4. Suivi de la reproduction de la population de puffins yelkouan du Parc National de Port-Cros entre 2003 et 2017 et estimés des paramètres reproducteurs.

Année	Nombre de terrier visité	Nombre de terrier occupé	Nombre de terrier visité après éclosion	Nombre de terrier avec un poussin vivant après éclosion	Nombre de terrier visité avant l'envol	Nombre de terrier avec un poussin vivant avant l'envol	Nombre de terrier occupé inclut dans le calcul du succès de reproduction	Succès d'occupation	Succès à l'éclosion	Succès à l'envol	Succès reproducteur
2003	64	46	40	23	23	22	40	0.72	0.58	0.96	0.55
2004	110	99	81	68	64	56	93	0.90	0.84	0.88	0.60
2005	89	86	56	53	51	48	69	0.97	0.95	0.94	0.70
2006	68	68	58	43	42	38	63	1.00	0.74	0.90	0.60
2007	73	73	45	40	38	33	68	1.00	0.89	0.87	0.49
2008	115	71	64	61	56	49	64	0.62	0.95	0.88	0.77
2009	104	58	49	43	43	41	51	0.56	0.88	0.95	0.80
2010	93	44	35	27	25	20	35	0.47	0.77	0.80	0.57
2011	61	61	52	36	27	9	45	1.00	0.69	0.33	0.20
2012	74	72	64	55	39	34	48	0.97	0.86	0.87	0.71
2013	73	73	51	46	23	12	28	1.00	0.90	0.52	0.43
2014	47	47	46	43	31	24	34	1.00	0.93	0.77	0.71
2015	127	29	26	18	3	2	11	0.23	0.69	0.67	0.18
2016	53	53	31	30	27	23	29	1.00	0.97	0.85	0.79
2017	74	22	22	17	17	12	22	0.30	0.77	0.71	0.55

Annexe 2. Modèle CMR multi-évènements multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins de Scopoli du Parc National des Calanques entre 1981 et 2016.

Tableau A2.1. Informations de base du modèle.

Nombre d'occasions	36
Nombre d'états	9
Nombre d'évènements	4
Nombre de groupes	132
Nombre de classes d'âge	1

Tableau A2.2. Structures des matrices élémentaires (GEPAT), avec « + » pour le groupe le plus capturable et « - » pour le groupe le moins capturable.

Etat initial	Femelle + vu	Femelle + pas vu	Mâle + vu	Mâle + pas vu	Femelle - vu	Femelle - pas vu	Mâle - vu	Mâle - pas vu
Individu	p	-	p	-	p	-	*	-

Survie ***(Transition 1)***	Femelle +	Mâle +	Femelle -	Mâle -	Mort
Femelle + vu	s	-	-	-	*
Femelle + pas vu	s	-	-	-	*
Mâle + vu	-	s	-	-	*
Mâle + pas vu	-	s	-	-	*
Femelle - vu	-	-	s	-	*
Femelle - pas vu	-	-	s	-	*
Mâle - vu	-	-	-	s	*
Mâle - pas vu	-	-	-	s	*
Mort	-	-	-	-	*

Capture ***(Transition 2)***	Femelle + vu	Femelle + pas vu	Mâle + vu	Mâle + pas vu	Femelle - vu	Femelle - pas vu	Mâle - vu	Mâle - pas vu	Mort
Femelle +	p	*	-	-	-	-	-	-	-
Mâle +	-	-	p	*	-	-	-	-	-
Femelle -	-	-	-	-	p	*	-	-	-
Mâle -	-	-	-	-	-	-	p	*	-
Mort	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Évènement	Pas vu	Femelle	Mâle	Inconnu
Femelle + vu	-	p	p	*
Femelle + pas vu	*	-	-	-
Mâle + vu	-	p	p	*
Mâle + pas vu	*	-	-	-
Femelle - vu	-	p	p	*
Femelle - pas vu	*	-	-	-
Mâle - vu	-	p	p	*
Mâle - pas vu	*	-	-	-
Mort	*	-	-	-

Tableau A2.3. Définitions des contraintes des matrices élémentaires (GEMACO), où « col » est un terme construit permettant de contrôler pour l'effet de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection, « archipel » correspond à l'archipel de la colonie (Frioul ou Riou). On a distingué deux périodes1981-2002 et 2003-2016 dans l'estimation de la survie.

	Définition
Etat initial	to
Survie (Transition phase 1)	from(1 2 5 6,3 4 7 8).[archipel.[t(1:22,23:36)]]
Capture (Transition phase 2)	col.[from(1 2,3 4)+t]+others
Évènement	from(1 5,3 7).to

Tableau A2.4. Estimés des paramètres (β) du modèle CMR avec leurs intervalles de confiance (CI) à 95% et leurs erreurs standards (SE).

Parameters	From	To	Time	Age	Group	Step	Estimates	CI-	CI+	SE
IS	1	1	1	1	1	1	0.08198949	0.05108848	0.12903938	0.01943655
IS	1	3	1	1	1	1	0.17895078	0.1260417	0.24777308	0.03095577
IS	1	5	1	1	1	1	0.40655361	0.35952199	0.45536346	0.02452171
S	1	1	1	1	1	1	0.88162962	0.85298809	0.90531052	0.01329625
S	3	2	1	1	1	1	0.92946574	0.90750162	0.94652173	0.00986757
S	1	1	23	1	1	1	0.88111092	0.83147628	0.91757601	0.02174544
S	3	2	23	1	1	1	0.92678655	0.89270503	0.95064088	0.01452855
S	1	1	1	1	2	1	0.94484246	5.5503E-05	0.99999981	0.33608541
S	3	2	1	1	2	1	0.23958507	0.02924795	0.76716113	0.21818455
S	1	1	23	1	2	1	0.92347853	0.87330425	0.95481089	0.02019318
S	3	2	23	1	2	1	0.92285461	0.88870273	0.9471501	0.01468274
C	1	1	1	1	1	2	0.05906756	0.03748844	0.09188231	0.0135352
C	1	1	22	1	1	2	0.56625208	0.41317616	0.7076509	0.07737067
C	3	5	22	1	1	2	0.18590887	0.10878624	0.29934223	0.04836793
C	1	1	23	1	1	2	0.74816683	0.64088614	0.83180948	0.04899194
C	3	5	23	1	1	2	0.3419689	0.23824514	0.46338065	0.05829926
C	1	1	24	1	1	2	0.57503643	0.47403627	0.67013778	0.05066658
C	3	5	24	1	1	2	0.19139648	0.13599763	0.26250578	0.03221429
C	1	1	25	1	1	2	0.60012432	0.50663194	0.68685071	0.04645891
C	3	5	25	1	1	2	0.20793657	0.15164616	0.27826806	0.03229608
C	1	1	26	1	1	2	0.43961111	0.35209041	0.53105552	0.0461438
C	3	5	26	1	1	2	0.12066668	0.08573797	0.1672223	0.02060894
C	1	1	27	1	1	2	0.48358103	0.39774663	0.57039528	0.04448814
C	3	5	27	1	1	2	0.14074802	0.10195224	0.19116419	0.02262206
C	1	1	28	1	1	2	0.34489463	0.26730866	0.4317306	0.04227927
C	3	5	28	1	1	2	0.08432766	0.05859379	0.11992386	0.01543531

C	1	1	29	1	1	2	0.44747035	0.36357545	0.53446661	0.04402173
C	3	5	29	1	1	2	0.12408651	0.08895199	0.17050141	0.02064041
C	1	1	30	1	1	2	0.68469552	0.60876259	0.75189734	0.03671429
C	3	5	30	1	1	2	0.27528809	0.21131631	0.35003101	0.03552944
C	1	1	31	1	1	2	0.46402746	0.38365152	0.54631672	0.04186619
C	3	5	31	1	1	2	0.13152627	0.09609684	0.17745361	0.0206212
C	1	1	32	1	1	2	0.37764865	0.3008538	0.46111724	0.0412136
C	3	5	32	1	1	2	0.09596087	0.06808971	0.13360494	0.01653068
C	1	1	33	1	1	2	0.20073202	0.14548518	0.27032163	0.0318204
C	3	5	33	1	1	2	0.04208301	0.02798083	0.06283316	0.00869462
C	1	1	34	1	1	2	0.20111704	0.14470217	0.27251838	0.03258012
C	3	5	34	1	1	2	0.04217979	0.02773649	0.06365179	0.00894913
C	1	1	35	1	1	2	0.1249564	0.08302093	0.18382782	0.02542114
C	3	5	35	1	1	2	0.02437072	0.01505334	0.03922549	0.00595981
C	1	1	1	1	5	2	0.76381348	0.5092211	0.90974415	0.10463464
C	3	5	1	1	5	2	0.36130841	0.1548124	0.63598156	0.13276676
C	1	1	2	1	5	2	0.76131372	0.62258136	0.8604787	0.06113196
C	3	5	2	1	5	2	0.35812854	0.22728462	0.51417509	0.07508523
C	1	1	3	1	5	2	0.36401657	0.20889572	0.55370413	0.09137753
C	3	5	3	1	5	2	0.09101	0.04416241	0.17828428	0.03264134
C	1	1	4	1	5	2	0.74621874	0.61924203	0.8416771	0.05722004
C	3	5	4	1	5	2	0.33965198	0.22417107	0.47797216	0.06599084
C	1	1	5	1	5	2	0.05300349	0.01359357	0.18521546	0.03589222
C	3	5	5	1	5	2	0.00969571	0.00239324	0.038422	0.00688963
C	1	1	6	1	5	2	0.00062347	0	0.99981387	0.00507634
C	3	5	6	1	5	2	0.00010912	0	0.99893801	0.00088896
C	1	1	7	1	5	2	0.26859789	0.14703772	0.43893887	0.07580264
C	3	5	7	1	5	2	0.06036174	0.02913063	0.12090615	0.0220293
C	1	1	8	1	5	2	0.33138741	0.1901901	0.51123361	0.08442925
C	3	5	8	1	5	2	0.07978233	0.03936193	0.15501226	0.02807419

C	1	1	9	1	5	2	0.45172526	0.3030295	0.60957075	0.08077194
C	3	5	9	1	5	2	0.12596747	0.07064337	0.21461313	0.03593712
C	1	1	10	1	5	2	0.60426118	0.45875379	0.73338492	0.07181363
C	3	5	10	1	5	2	0.21079509	0.12931301	0.32448582	0.0498154
C	1	1	11	1	5	2	0.47821165	0.33855519	0.6213594	0.0741613
C	3	5	11	1	5	2	0.13816679	0.08175222	0.22401399	0.0357336
C	1	1	12	1	5	2	0.54191625	0.39557003	0.68137042	0.07498173
C	3	5	12	1	5	2	0.17145759	0.10220315	0.27335179	0.04331734
C	1	1	13	1	5	2	0.5592652	0.41196444	0.69682228	0.07470472
C	3	5	13	1	5	2	0.18164959	0.10888523	0.28735942	0.04527604
C	1	1	14	1	5	2	0.67957649	0.54921697	0.78686735	0.06158376
C	3	5	14	1	5	2	0.270603	0.17597137	0.39192047	0.0556199
C	1	1	15	1	5	2	0.5839744	0.44808871	0.70819151	0.06786518
C	3	5	15	1	5	2	0.19713763	0.12383963	0.29901335	0.04459789
C	1	1	16	1	5	2	0.52587907	0.38243568	0.66517462	0.07414161
C	3	5	16	1	5	2	0.16249463	0.09702781	0.25944191	0.04102919
C	1	1	17	1	5	2	0.47156234	0.3227746	0.62558042	0.07973821
C	3	5	17	1	5	2	0.13502215	0.07646955	0.22737047	0.03778111
C	1	1	19	1	5	2	0.00059234	0	0.99999933	0.00653703
C	3	5	19	1	5	2	0.00010367	0	0.99999616	0.00114467
C	1	1	20	1	5	2	0.00032688	0	0.9997048	0.00269309
C	3	5	20	1	5	2	5.7196E-05	0	0.99831666	0.00047138
C	1	1	21	1	9	2	0.0280544	0.00390872	0.17513242	0.02776086
C	3	5	21	1	9	2	0.00502373	0.00068097	0.03606221	0.00510755
C	1	1	18	1	11	2	0.31028406	0.18552347	0.47047961	0.07431014
C	3	5	18	1	11	2	0.07295338	0.03789781	0.13585659	0.02387948
E	1	2	1	1	1	1	0.76334009	0.72736619	0.79589919	0.01749181
E	3	2	1	1	1	1	0.0000003	0	1	5.774E-06
E	1	3	1	1	1	1	2.598E-06	0	0.32254018	1.6065E-05
E	3	3	1	1	1	1	0.85382031	0.825285	0.87838189	0.01351982

Annexe 3. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins yelkouan du Parc National des Calanques entre 2005 et 2016.

Tableau A3.1. Informations de base du modèle.

Nombre d'occasions	12
Nombre d'états	3
Nombre d'évènements	2
Nombre de groupes	7
Nombre de classes d'âge	1

Tableau A3.2. Structures des matrices élémentaires (GEPAT), avec « + » pour le groupe le plus capturable et « - » pour le groupe le moins capturable.

Etat initial	Individu + vu	Individu - vu
Individu	p	*

Survie	Individu +	Individu -	Mort
Individu + vu	y	-	*
Individu - vu	-	y	*
Mort	-	-	*

Capture	Pas vu	Vu
Individu +	*	b
Individu -	*	b
Mort	*	-

Tableau A3.3. Définitions des contraintes des matrices élémentaires (GEMACO), où « col » est un terme construit permettant de contrôler pour l'effet de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection.

	Définition
Etat initial	to
Survie	i
Capture	firste+nexte.[col.[from+t]+others]

Tableau A3.4. Estimés des paramètres (β) du modèle CMR avec leurs intervalles de confiance (CI) à 95% et leurs erreurs standards (SE).

Parameters	From	To	Time	Age	Group	Step	Estimates	CI-	CI+	SE
IS	1	1	1	1	1	1	0.44879344	0.27020257	0.64164275	0.09946209
S	1	1	1	1	1	1	0.92105369	0.81954546	0.96771171	0.03500202
C	1	2	1	1	1	1	0.99999949	0	1	5.9724E-05
C	1	2	2	2	1	1	0.6865244	0.6865244	0.6865244	0
C	1	2	7	2	1	1	0.58354589	0.33284437	0.79738693	0.1280437
C	2	2	7	2	1	1	0.06362561	0.01590869	0.22215616	0.04364513
C	1	2	8	2	1	1	0.89609671	0.73090451	0.96476889	0.05488449
C	2	2	8	2	1	1	0.29488856	0.09684551	0.61993208	0.1443855
C	1	2	9	2	1	1	0.44347556	0.25050512	0.65515647	0.1094066
C	2	2	9	2	1	1	0.03720439	0.01003142	0.12843388	0.0244626
C	1	2	10	2	1	1	0.85025831	0.64536551	0.94657279	0.0739165
C	2	2	10	2	1	1	0.21590061	0.06498295	0.52173742	0.11890913
C	1	2	11	2	1	1	0.35820452	0.17722413	0.59120221	0.11167491
C	2	2	11	2	1	1	0.02635185	0.00647735	0.10100763	0.01863349
C	1	2	12	2	1	1	0.45893872	0.23916929	0.69593348	0.12575626
C	2	2	12	2	1	1	0.03950726	0.00935526	0.15193475	0.02848801
C	1	2	2	2	2	1	0.65768791	0.41590281	0.83829971	0.11401725
C	2	2	2	2	2	1	0.0852285	0.02094283	0.28866371	0.05853135
C	1	2	3	2	2	1	0.38994756	0.04978439	0.88634334	0.30360574
C	2	2	3	2	2	1	0.03006467	0.00229232	0.29486757	0.03871272
C	1	2	4	2	2	1	0.84286793	0.50256371	0.96607838	0.11280973
C	2	2	4	2	2	1	0.20642311	0.04606826	0.58351582	0.14073221
C	1	2	5	2	2	1	0.09064285	0.01235482	0.4426672	0.08728261
C	2	2	5	2	2	1	0.00481038	0.00049216	0.04529959	0.00557874
C	1	2	6	2	2	1	0.80735977	0.54448006	0.9362849	0.09955134
C	2	2	6	2	2	1	0.16890593	0.04371101	0.47468616	0.10686243

Annexe 4. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins de Scopoli du Parc National de Port-Cros entre 2004 et 2017.

Tableau A4.1. Informations de base du modèle.

Nombre d'occasions	14
Nombre d'états	3
Nombre d'évènements	2
Nombre de groupes	6
Nombre de classes d'âge	1

Tableau A4.2. Structures des matrices élémentaires (GEPAT), avec « + » pour le groupe le plus capturable et « - » pour le groupe le moins capturable.

Etat initial	Individu + vu	Individu - vu
Individu	p	*

Survie	Individu +	Individu -	Mort
Individu + vu	y	-	*
Individu - vu	-	y	*
Mort	-	-	*

Capture	Pas vu	Vu
Individu +	*	b
Individu -	*	b
Mort	*	-

Tableau A4.3. Définitions des contraintes des matrices élémentaires (GEMACO), où « col » est un terme construit permettant de contrôler pour l'effet de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection.

	Définition
Etat initial	to
Survie	i
Capture	firste+nexte.[col.[from+t]+others]

Tableau A4.4. Estimés des paramètres (β) du modèle CMR avec leurs intervalles de confiance (CI) à 95% et leurs erreurs standards (SE).

Parameters	From	To	Time	Age	Group	Step	Estimates	CI-	CI+	SE
IS	1	1	1	1	1	1	0.53557229	0.34612122	0.71528509	0.09881653
S	1	1	1	1	1	1	0.84518536	0.79313475	0.88602129	0.02359265
C	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0
C	1	2	2	2	1	1	0.91534415	0.75174355	0.97475305	0.05031949
C	2	2	2	2	1	1	0.43059871	0.17010081	0.73615819	0.16331022
C	1	2	3	2	1	1	0.76937118	0.55463719	0.89935723	0.08920293
C	2	2	3	2	1	1	0.18917944	0.06499036	0.43920632	0.09477088
C	1	2	4	2	1	1	0.7283047	0.50056495	0.87759143	0.09931995
C	2	2	4	2	1	1	0.15788143	0.05310488	0.38527123	0.08186513
C	1	2	5	2	1	1	0.44105572	0.19785113	0.71626758	0.14626774
C	2	2	5	2	1	1	0.05230239	0.01317676	0.18573719	0.03588647
C	1	2	6	2	1	1	0.86271036	0.68640902	0.94747882	0.06372873
C	2	2	6	2	1	1	0.30531199	0.13116373	0.56130278	0.11563372
C	1	2	7	2	1	1	0.19382836	0.08049909	0.39769896	0.08054204
C	2	2	7	2	1	1	0.01653767	0.00452034	0.05862176	0.0108638
C	1	2	8	2	1	1	0.81724674	0.62817777	0.92209807	0.07417408
C	2	2	8	2	1	1	0.23824768	0.0948194	0.48289146	0.10128475
C	1	2	9	2	1	1	0.20672942	0.08608875	0.41893365	0.08514226
C	2	2	9	2	1	1	0.01790042	0.00482319	0.0641488	0.011881
C	1	2	10	2	1	1	0.60046293	0.38450949	0.78334038	0.10744971
C	2	2	10	2	1	1	0.09511507	0.03118588	0.25552983	0.05196529
C	1	2	11	2	1	1	0.6699098	0.45226138	0.83300728	0.10146231
C	2	2	11	2	1	1	0.12429869	0.04269594	0.31116937	0.06429169
C	1	2	12	2	1	1	1.18E-07	1.18E-07	1.18E-07	0
C	1	2	13	2	1	1	0.13275234	0.0418572	0.34911185	0.07365293
C	2	2	13	2	1	1	0.01059256	0.00241229	0.04525443	0.0079555

C	1	2	14	2	1	1	0.94500547	0.70592125	0.99193607	0.05219023
C	2	2	14	2	1	1	0.54583153	0.16390605	0.88049562	0.22934366
C	1	2	12	2	3	1	0.59945934	0.39293114	0.77581345	0.10268539
C	2	2	12	2	3	1	0.09475578	0.0327323	0.24458749	0.04941861

Annexe 5. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins yelkouan du Parc National de Port-Cros entre 2004 et 2017.

Tableau A5.1. Informations de base du modèle.

Nombre d'occasions	14
Nombre d'états	3
Nombre d'évènements	2
Nombre de groupes	24
Nombre de classes d'âge	1

Tableau A5.2. Structures des matrices élémentaires (GEPAT), avec « + » pour le groupe le plus capturable et « - » pour le groupe le moins capturable.

Etat initial	Individu + vu	Individu - vu
Individu	p	*

Survie	Individu +	Individu -	Mort
Individu + vu	y	-	*
Individu - vu	-	y	*
Mort	-	-	*

Capture	Pas vu	Vu
Individu +	*	b
Individu -	*	b
Mort	*	-

Tableau A5.3. Définitions des contraintes des matrices élémentaires (GEMACO), où « col » est un terme construit permettant de contrôler pour l'effet de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection.

	Définition
Etat initial	to
Survie	i+île
Capture	firste+nexte.[col.[from+t]+others]

Tableau A5.4. Estimés des paramètres (β) du modèle CMR avec leurs intervalles de confiance (CI) à 95% et leurs erreurs standards (SE).

Parameters	From	To	Time	Age	Group	Step	Estimates	CI-	CI+	SE
IS	1	1	1	1	1	1	0.55647412	0.2972006	0.78824737	0.13694576
S	1	1	1	1	1	1	0.0003308	0	1	0.00803957
S	1	1	1	1	2	1	0.84536648	0.78974333	0.88835484	0.02503282
S	1	1	1	1	3	1	0.89998155	0.8373457	0.94021924	0.02564547
C	1	2	1	1	1	1	0.99999994	0.99999978	0.99999998	0.00000004
C	1	2	2	2	1	1	6E-09	3E-09	1.5E-08	3E-09
C	1	2	4	2	1	1	0.20968207	0.08297953	0.43754048	0.09094847
C	2	2	4	2	1	1	0.65031157	0.47905066	0.78995671	0.08171032
C	1	2	5	2	1	1	0.20778153	0.08290141	0.4321371	0.08946069
C	2	2	5	2	1	1	0.64769027	0.48319788	0.78330607	0.07871723
C	1	2	6	2	1	1	0.21804715	0.09021567	0.43950731	0.08994197
C	2	2	6	2	1	1	0.66154095	0.50459362	0.78950804	0.07445897
C	1	2	2	2	4	1	0.31346395	0.09689657	0.66021316	0.15901167
C	2	2	2	2	4	1	0.76192775	0.49088765	0.91396268	0.11103256
C	1	2	3	2	4	1	0.18702886	0.07059524	0.41064885	0.08596582
C	2	2	3	2	4	1	0.61723279	0.43176533	0.77386946	0.09070218
C	1	2	7	2	4	1	0.10406648	0.0396259	0.24641354	0.04923484
C	2	2	7	2	4	1	0.44878417	0.30395065	0.60285769	0.07862685
C	1	2	8	2	4	1	0.22518685	0.08869626	0.46462811	0.09738413
C	2	2	8	2	4	1	0.67074588	0.50674121	0.80157297	0.07713763
C	1	2	9	2	4	1	0.10509479	0.03794425	0.25907999	0.052356
C	2	2	9	2	4	1	0.45150215	0.29665923	0.61634211	0.08448512
C	1	2	10	2	4	1	0.13324109	0.04639558	0.32691824	0.06778692
C	2	2	10	2	4	1	0.51865415	0.34101172	0.69170264	0.09342083
C	1	2	11	2	4	1	0.07593943	0.02488902	0.20923238	0.04186309
C	2	2	11	2	4	1	0.36549567	0.21464421	0.54834244	0.08821582

C	1	2	13	2	4	1	0.02113453	0.00573759	0.07474334	0.0139271
C	2	2	13	2	4	1	0.13144593	0.0553927	0.28087068	0.05522507
C	1	2	14	2	4	1	0.01450345	0.00344256	0.05899874	0.0105691
C	2	2	14	2	4	1	0.09351035	0.03291863	0.23816415	0.04795069
C	1	2	12	2	16	1	1E-09	1E-09	1E-09	0
C	2	2	12	2	16	1	5E-09	3E-09	0.00000001	2E-09

Annexe 6. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie juvénile de la population de puffins de Scopoli du Parc National des Calanques entre 1981 et 2016.

Tableau A6.1. Informations de base du modèle.

Nombre d'occasions	36
Nombre d'états	3
Nombre d'évènements	2
Nombre de groupes	64
Nombre de classes d'âge	6

Tableau A6.2. Structures des matrices élémentaires (GEPAT), avec « + » pour le groupe le plus capturable et « - » pour le groupe le moins capturable.

Etat initial	Individu + vu	Individu - vu
Individu	p	*

Survie	Individu +	Individu -	Mort
Individu + vu	y	-	*
Individu - vu	-	y	*
Mort	-	-	*

Capture	Pas vu	Vu
Individu +	*	b
Individu -	*	b
Mort	*	-

Tableau A6.3. Définitions des contraintes des matrices élémentaires (GEMACO), où « col » est un terme construit permettant de contrôler pour l'effet de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection.

	Définition
Etat initial	to
Survie	a(1 2 3 4 5,6)
Capture	firste+nexte.[col.[a+from]+others]

Tableau A6.4. Estimés des paramètres (β) du modèle CMR avec leurs intervalles de confiance (CI) à 95% et leurs erreurs standards (SE).

Parameters	From	To	Time	Age	Group	Step	Estimates	CI-	CI+	SE
IS	1	1	1	1	1	1	0.36178491	0.19609525	0.56847438	0.09933911
T	1	1	1	1	1	1	0.77036284	0.68101258	0.84054558	0.04079008
T	1	1	6	6	1	1	0.92556938	0.89400281	0.9482791	0.01364617
E	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0
E	1	2	2	2	1	1	0.03392214	0.01850269	0.06138787	0.01039969
E	1	2	28	2	1	1	0.00207332	0.0002772	0.01532921	0.002126
E	2	2	28	2	1	1	0.00030712	2.8933E-05	0.00325138	0.00037008
E	1	2	28	3	1	1	0	0	0	0
E	2	2	28	3	1	1	0	0	0	0
E	1	2	28	4	1	1	0.00438451	0.00059685	0.03145268	0.00444985
E	2	2	28	4	1	1	0.00065076	5.5694E-05	0.00755582	0.00081586
E	1	2	28	5	1	1	0.04733532	0.02115783	0.10250904	0.01915038
E	2	2	28	5	1	1	0.00729359	0.00130113	0.03978519	0.00638993
E	1	2	28	6	1	1	0.13203278	0.07028573	0.23435188	0.04088212
E	2	2	28	6	1	1	0.02199849	0.00390843	0.114217	0.01916734
E	1	2	28	7	1	1	0.34246113	0.26127973	0.43404564	0.04445979
E	2	2	28	7	1	1	0.07150622	0.01474077	0.28388512	0.05550286

Annexe 7. Modèle CMR multi-évènements estimant la survie juvénile de la population de puffins yelkouan du Parc National de Port-Cros entre 2004 et 2017.

Tableau A7.1. Informations de base du modèle.

Nombre d'occasions	14
Nombre d'états	3
Nombre d'évènements	2
Nombre de groupes	6
Nombre de classes d'âge	5

Tableau A7.2. Structures des matrices élémentaires (GEPAT), avec « + » pour le groupe le plus capturable et « - » pour le groupe le moins capturable.

Etat initial	Individu + vu	Individu - vu
Individu	p	*

Survie	Individu +	Individu -	Mort
Individu + vu	y	-	*
Individu - vu	-	y	*
Mort	-	-	*

Capture	Pas vu	Vu
Individu +	*	b
Individu -	*	b
Mort	*	-

Tableau A7.3. Définitions des contraintes des matrices élémentaires (GEMACO), où « col » est un terme construit permettant de contrôler pour l'effet de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection.

	Définition
Etat initial	to
Survie	a(1 2 3 4, 5)
Capture	firste+nexte.[col.[a+from]+others]

Tableau A7.4. Estimés des paramètres (β) du modèle CMR avec leurs intervalles de confiance (CI) à 95% et leurs erreurs standards (SE).

Parameters	From	To	Time	Age	Group	Step	Estimates	CI-	CI+	SE
IS	1	1	1	1	1	1	0.87600733	0.08461141	0.9981516	0.24031461
T	1	1	1	1	1	1	0.57655946	0.47095651	0.67560258	0.05293452
T	1	1	5	5	1	1	0.71185803	0.48827667	0.86480108	0.09955744
E	1	2	1	1	1	1	0.99999997	0.99999996	0.99999998	3E-09
E	1	2	2	2	1	1	0	0	0	0
E	1	2	4	2	1	1	0	0	0	0
E	2	2	4	2	1	1	0	0	1	0
E	1	2	4	3	1	1	1.8924E-05	0	1	0.00068704
E	2	2	4	3	1	1	0.50387048	0.0004882	0.99952668	0.97440324
E	1	2	4	4	1	1	0.2421311	0.02508346	0.79868261	0.2358501
E	2	2	4	4	1	1	0.99994168	0	1	0.00212508
E	1	2	5	5	1	1	0.43610203	0.10585901	0.83476218	0.23547288
E	2	2	5	5	1	1	0.99997591	0	1	0.00087641
E	1	2	6	6	1	1	0.58902271	0.20593047	0.88790182	0.21114362
E	2	2	6	6	1	1	0.999987	0	1	0.00047273

Annexe 8. Modèle matriciel de population pour étudier la dynamique de population du puffin de Scopoli des îles de Marseille (PNCal) et des îles d'Hyères (PNPC).

	N1	N2	N3	N4	$N5_{NR}$	$N5_{R}$	$N6_{NR}$	$N7_{NR}$	N_{R}	N_{NR}
N1	0	0	0	0	0	S1*f*ρ	0	0	S1*f*ρ	0
N2	S2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N3	0	S2	0	0	0	0	0	0	0	0
N4	0	0	S3	0	0	0	0	0	0	0
$N5_{NR}$	0	0	0	S3*(1-r5)	0	0	0	0	0	0
$N5_{R}$	0	0	0	S3*r5	0	0	0	0	0	0
$N6_{NR}$	0	0	0	0	S3*(1-r6)	0	0	0	0	0
$N7_{NR}$	0	0	0	0	0	0	S3*(1-r7)	0	0	0
N_{R}	0	0	0	0	S3*r6	$Sb5*(1-P_{R-NR})$	S3*r7	S3	$S4*(1-P_{R-NR})$	$S3*(1-P_{NR-NR})$
N_{NR}	0	0	0	0	0	$Sb5*P_{R-NR}$	0	0	$S4*P_{R-NR}$	$S3*P_{NR-NR}$

N1 : les juvéniles d'un an ; N2 et N3 : les immatures de 2 et 3 ans ; N4 : les sub-adultes de 4 ans ; $N5_{NR}$ à $N7_{NR}$: les adultes de 5 à 7 ans non recrutés ; $N5_{R}$: les adultes recrutés pour la première fois à 5 ans; N_{R} : les adultes reproducteurs expérimentés ou les adultes recrutés pour la première fois à plus de 5 ans; N_{NR} : les adultes en sabbatique qui se sont déjà reproduit une fois ; P_{R-NR} : la probabilité d'être non

reproducteur après avoir été reproducteur ; $P_{NR\text{-}NR}$: la probabilité de rester non reproducteur ; r5, r6 et r7 : les probabilités d'être recruté à 5, 6 et 7 ans, respectivement, le recrutement est de 1 pour les individus de 8 ans ; S1 : la survie juvénile durant la première année ; S2 : la survie des immatures durant leur deuxième et troisième année; S3 : la survie des adultes non reproducteurs ; S4 : la survie des adultes reproducteurs âgés de plus de 5 ans ; Sb5 : la survie des adultes se reproduisant pour la première fois à 5 ans ; f : la fécondité (succès reproducteur) ; ρ : le sex-ratio.

Annexe 9. Modèle matriciel de population pour étudier la dynamique de population du puffin yelkouan des îles de Marseille (PNCal) et des îles d'Hyères (PNPC).

	N1	N2	N3	$N3_P$	N4	$N4_P$	N5	$N5_P$	N_R	N_{NR}
N1	0	0	0	0	0	0	0	0	S1*f*ρ	0
N2	S2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N3	0	S3*(1-p3)	0	0	0	0	0	0	0	0
$N3_P$	0	S3*p3	0	0	0	0	0	0	0	0
N4	0	0	S4*(1-r4)*(1-r4)	0	0	0	0	0	0	0
$N4_P$	0	0	S4*(1-r4)*p4	S4*(1-r4)	0	0	0	0	0	0
N5	0	0	0	0	S4*(1-r5)*(1-p5)	0	0	0	0	0
$N5_P$	0	0	0	0	S4*(1-r5)*p5	S4*(1-r5)	0	0	0	0
N_R	0	0	S4*r4	S4*r4	S4*r5	S4*r5	S4	S4	S5*(1-Psab)	S4*(1-Psab)
N_{NR}	0	0	0	0	0	0	0	0	S5*Psab	S4*Psab

N1 : les juvéniles d'un an ; N2 et N3 : les immatures de 2 et 3 ans qui ne sont pas revenus sur la colonie; N4 et N5 : les adultes pré-reproducteurs de 4 et 5 ans qui ne sont pas revenus sur la colonie, respectivement ; $N3_P$: les immatures prospecteurs de 3 ans ; $N4_P$ et $N5_P$: les adultes prospecteurs de 4 et 5 ans, respectivement ; N_R : les adultes reproducteurs expérimentés ou les adultes recrutés pour la

première fois à 4, 5 ou 6 ans ; N_{NR} : les adultes en sabbatique qui se sont déjà reproduit une fois ; P_{sab} : la probabilité d'être en sabbatique ; r4 et r5 : les probabilités d'être recruté à 4 et 5 ans, respectivement ; p3 à p5 : les probabilités d'être prospecteurs à 3, 4 et 5 ans, respectivement; S1 : la survie juvénile durant la première année ; S2 : la survie immature durant la deuxième année, S3 : la survie immature durant la troisième année ; S4 : la survie des adultes non reproducteurs ; S5 : la survie des adultes reproducteurs ; f : la fécondité (succès reproducteur) ; ρ : le sex-ratio.

Annexe 10. Modèle de population déterministe du puffin de Scopoli de Frioul (PNCal).

$lambda1

[1] 0.9403256

$stable.stage

[1] 0.06419677 0.06014656 0.05635189 0.05279662 0.04798169 0.00148397 0.04045905 0.02918798 0.48172516 0.16567031

$sensitivities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.001066061	0.00000000	0.00000000	0.3460639	0.0000000
[2,]	0.0492235	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[3,]	0.0000000	0.0492235	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[4,]	0.0000000	0.0000000	0.0492235	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[5,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.05024628	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[6,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.01615376	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[7,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.04815221	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[8,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.04267603	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[9,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.05401896	0.001670689	0.04554979	0.03286054	0.5423380	0.1865157
[10,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.001394501	0.00000000	0.00000000	0.4526818	0.1556820

$elasticities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	1.416316e-04	0.000000000	0.00000000	0.04597633	0.00000000
[2,]	0.04611797	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[3,]	0.00000000	0.04611797	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[4,]	0.00000000	0.00000000	0.04611797	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[5,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0456639281	0.000000000	0.000000e+00	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[6,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0004540384	0.000000000	0.000000e+00	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[7,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.040602841	0.000000e+00	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[8,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.030787354	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[9,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.005061087	2.750353e-04	0.009815487	0.03078735	0.43698459	0.05941443
[10,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	3.737154e-05	0.000000000	0.00000000	0.05937706	0.09626756

$repro.value

[1] 1.0000000 1.0673389 1.1392124 1.2159258 1.3247710 0.4259029 1.3969594 1.4682884 1.5671614 1.3080873

$damping.ratio

[1] 1.354884

Annexe 11. Modèle de population déterministe du puffin de Scopoli de Riou (PNCal).

$lambda1
[1] 0.9943737

$stable.stage
[1] 0.072992171 0.067752973 0.062889831 0.058375754 0.052560115 0.001625571 0.043908732 0.031382945 0.455574936 0.152936972

$sensitivities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.001125824	0.00000000	0.0000000	0.3155184	0.0000000
[2,]	0.05446143	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
[3,]	0.00000000	0.05446143	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
[4,]	0.00000000	0.00000000	0.05446143	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
[5,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.05557898	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
[6,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.01832736	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
[7,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.05316541	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
[8,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.04701273	0.0000000	0.0000000	0.0000000
[9,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.06062738	0.001875074	0.05064812	0.0361998	0.5254995	0.1764107
[10,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.001527636	0.00000000	0.0000000	0.4281281	0.1437230

$elasticities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	1.797381e-04	0.00000000	0.00000000	0.05037258	0.00000000
[2,]	0.05055232	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[3,]	0.00000000	0.05055232	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[4,]	0.00000000	0.00000000	0.05055232	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[5,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0500419639	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[6,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0005103561	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[7,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.044414395	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[8,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.03360147	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[9,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.005627569	2.919037e-04	0.01081293	0.03360147	0.41949117	0.05567445
[10,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	3.871423e-05	0.00000000	0.00000000	0.05563574	0.08804859

$repro.value
[1] 1.0000000 1.0773279 1.1606355 1.2503851 1.3747168 0.4533177 1.4605218 1.5459653 1.6655116 1.3569040

$damping.ratio
[1] 1.331936

Annexe 12. Modèle de population déterministe du puffin de Scopoli de Porquerolles (PNPC).

$lambda1
[1] 0.9193875

$stable.stage
[1] 0.082182336 0.075532976 0.069421615 0.063804723 0.056883024 0.001759269 0.047052565 0.033299073 0.429471271 0.140593150

$sensitivities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.001174659	0.00000000	0.00000000	0.2867567	0.0000000
[2,]	0.0597035	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[3,]	0.0000000	0.0597035	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[4,]	0.0000000	0.0000000	0.0597035	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[5,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.06085423	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[6,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.02249666	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[7,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.05809718	0.000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[8,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.05124979	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[9,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.06741139	0.002084888	0.05576143	0.03946233	0.5089613	0.1666153
[10,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.001656094	0.00000000	0.00000000	0.4042843	0.1323479

$elasticities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000000	0.000000000	2.238621e-04	0.00000000	0.00000000	0.05464904	0.00000000
[2,]	0.0548729	0.0000000	0.0000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[3,]	0.0000000	0.0548729	0.0000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[4,]	0.0000000	0.0000000	0.0548729	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[5,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0542526087	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[6,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0006202938	0.000000000	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[7,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000000	0.048056894	0.000000e+00	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[8,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000000	0.000000000	0.000000e+00	0.03626944	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[9,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000000	0.006195715	3.510389e-04	0.01178745	0.03626944	0.40229193	0.05206571
[10,]	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000000	0.000000000	4.539279e-05	0.00000000	0.00000000	0.05202032	0.08028215

$repro.value
[1] 1.000000 1.088033 1.183815 1.288029 1.428428 0.528063 1.529653 1.631283 1.774889 1.409851

$damping.ratio
[1] 1.311297

Annexe 13. Modèle de population déterministe du puffin yelkouan de Riou (PNCal).

$lambda1
[1] 0.9447171

$stable.stage
[1] 0.0308578950 0.0255756263 0.0172924054 0.0063958212 0.0030749502 0.0144761355 0.0001537848 0.0095991808 0.6663310058
[10] 0.2262431951

$sensitivities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.4944689	0.0000000
[2,]	0.02762837	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000	0.0000000
[3,]	0.00000000	0.02472345	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000	0.0000000
[4,]	0.00000000	0.02472345	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000	0.0000000
[5,]	0.00000000	0.00000000	0.01698105	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000	0.0000000
[6,]	0.00000000	0.00000000	0.01698105	0.006280662	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000	0.0000000
[7,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.003063422	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000	0.0000000
[8,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.003063422	0.01442186	0.0000000000	0.000000000	0.0000000	0.0000000
[9,]	0.00000000	0.00000000	0.01767121	0.006535927	0.003142309	0.01479325	0.0001571535	0.009809458	0.6809275	0.2311992
[10,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.000000000	0.6580286	0.2234242

$elasticities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.02289893	0.00000000
[2,]	0.02289893	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000
[3,]	0.00000000	0.016716223	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000
[4,]	0.00000000	0.006182712	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000
[5,]	0.00000000	0.000000000	0.003019585	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000
[6,]	0.00000000	0.000000000	0.009562018	0.004653470	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000
[7,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0001532082	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000
[8,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0015491051	0.008014087	0.0000000000	0.000000000	0.00000000	0.00000000
[9,]	0.00000000	0.000000000	0.004134618	0.001529242	0.0013172714	0.006201401	0.0001532082	0.009563192	0.49123629	0.16679228
[10,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.16679228	0.05663194

$repro.value
[1] 1.000000 1.206535 1.302668 1.302668 1.323306 1.323306 1.342517 1.342517 1.377089 1.330779

$damping.ratio
[1] 2.234913

Annexe 14. Modèle de population déterministe du puffin yelkouan de Porquerolles (PNPC).

$lambda1
[1] 0.8717225

$stable.stage
[1] 0.0376304937 0.0309946048 0.0208423292 0.0077088067 0.0036851022 0.0173485862 0.0001832506 0.0114384249 0.6508600812
0.2193083205

$sensitivities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.4744156	0.0000000
[2,]	0.0333016	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[3,]	0.0000000	0.02977652	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[4,]	0.0000000	0.02977650	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[5,]	0.0000000	0.00000000	0.02041165	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[6,]	0.0000000	0.00000000	0.02041165	0.007549516	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[7,]	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.003673137	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[8,]	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.003673137	0.01729226	0.0000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[9,]	0.0000000	0.00000000	0.02143164	0.007926770	0.003789297	0.01783911	0.0001884319	0.01176184	0.6692629	0.2255092
[10,]	0.0000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000000	0.00000000	0.6418338	0.2162669

$elasticities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.02742908	0.00000000
[2,]	0.02742908	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[3,]	0.00000000	0.020023227	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[4,]	0.00000000	0.007405847	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[5,]	0.00000000	0.000000000	0.003608955	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[6,]	0.00000000	0.000000000	0.011428357	0.005561746	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[7,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0001826556	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[8,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0018468507	0.009554433	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.00000000
[9,]	0.00000000	0.000000000	0.004985917	0.001844106	0.0015794487	0.007435670	0.0001826556	0.01140128	0.48007258	0.16176120
[10,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.16176120	0.05450569

$repro.value
[1] 1.000000 1.214098 1.318003 1.318003 1.343571 1.343571 1.367465 1.367465 1.410710 1.352893

$damping.ratio
[1] 2.13919

Annexe 15. Modèle de population déterministe du puffin yelkouan de Port-Cros (PNPC).

$lambda1
[1] 0.926897

$stable.stage
[1] 0.0356366234 0.0294121323 0.0198054181 0.0073252916 0.0035076794 0.0165133215 0.0001747223 0.0109060921 0.6553864863
0.2213322330

$sensitivities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.4802070	0.0000000
[2,]	0.03163717	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[3,]	0.00000000	0.02830692	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[4,]	0.00000000	0.02830697	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[5,]	0.00000000	0.00000000	0.01941094	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[6,]	0.00000000	0.00000000	0.01941094	0.007179390	0.000000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[7,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.003495634	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[8,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.003495634	0.01645662	0.000000000	0.00000000	0.0000000	0.0000000
[9,]	0.00000000	0.00000000	0.02032727	0.007518306	0.003600103	0.01694843	0.000179326	0.01119346	0.6726553	0.2271641
[10,]	0.00000000	0.00000000	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.00000000	0.000000000	0.00000000	0.6465440	0.2183460

$elasticities

	[,1]	[,2]	[,3]	[,4]	[,5]	[,6]	[,7]	[,8]	[,9]	[,10]
[1,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.02611124	0.0000000
[2,]	0.02611124	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000
[3,]	0.00000000	0.019061198	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000
[4,]	0.00000000	0.007050044	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000
[5,]	0.00000000	0.000000000	0.003437815	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000
[6,]	0.00000000	0.000000000	0.010886414	0.005298002	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000
[7,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0001741223	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000
[8,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0017605699	0.009108071	0.0000000000	0.00000000	0.00000000	0.0000000
[9,]	0.00000000	0.000000000	0.004736978	0.001752033	0.0015031227	0.007076345	0.0001741223	0.01086864	0.48332059	0.1632234
[10,]	0.00000000	0.000000000	0.000000000	0.000000000	0.0000000000	0.000000000	0.0000000000	0.00000000	0.16322342	0.0551226

$repro.value
[1] 1.000000 1.211630 1.313515 1.313518 1.337617 1.337617 1.360113 1.360113 1.400761 1.346386

$damping.ratio
[1] 2.165098

Annexe 16. Modèle CMR multi-évènements multi-évènements estimant la survie adulte de la population de puffins de Scopoli du Parc National des Calanques entre 1981 et 2016 en fonction de la présence/absence de prédateur.

Tableau A16.1. Informations de base du modèle.

Nombre d'occasions	36
Nombre d'états	9
Nombre d'évènements	4
Nombre de groupes	198
Nombre de classes d'âge	1

Tableau A16.2. Structures des matrices élémentaires (GEPAT), avec « + » pour le groupe le plus capturable et « - » pour le groupe le moins capturable.

Etat initial	Femelle + vu	Femelle + pas vu	Mâle + vu	Mâle + pas vu	Femelle - vu	Femelle - pas vu	Mâle - vu	Mâle - pas vu
Individu	p	-	p	-	p	-	*	-

Survie ***(Transition 1)***	Femelle +	Mâle +	Femelle -	Mâle -	Mort
Femelle + vu	s	-	-	-	*
Femelle + pas vu	s	-	-	-	*
Mâle + vu	-	s	-	-	*
Mâle + pas vu	-	s	-	-	*
Femelle - vu	-	-	s	-	*
Femelle - pas vu	-	-	s	-	*
Mâle - vu	-	-	-	s	*
Mâle - pas vu	-	-	-	s	*
Mort	-	-	-	-	*

Capture ***(Transition 2)***	Femelle + vu	Femelle + pas vu	Mâle + vu	Mâle + pas vu	Femelle - vu	Femelle - pas vu	Mâle - vu	Mâle - pas vu	Mort
Femelle +	p	*	-	-	-	-	-	-	-
Mâle +	-	-	p	*	-	-	-	-	-
Femelle -	-	-	-	-	p	*	-	-	-
Mâle -	-	-	-	-	-	-	p	*	-
Mort	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Évènement	Pas vu	Femelle	Mâle	Inconnu
Femelle + vu	-	p	p	*
Femelle + pas vu	*	-	-	-
Mâle + vu	-	p	p	*
Mâle + pas vu	*	-	-	-
Femelle - vu	-	p	p	*
Femelle - pas vu	*	-	-	-
Mâle - vu	-	p	p	*
Mâle - pas vu	*	-	-	-
Mort	*	-	-	-

Tableau A16.3. Définitions des contraintes des matrices élémentaires (GEMACO), où « col » est un terme construit permettant de contrôler pour l'effet de l'hétérogénéité spatiale dans la prospection, « predation » correspond aux groupes d'îles avec différentes conditions de prédation : 1) absence de prédateur sur Grand Congloué, Petit Congloué, Plane et Tiboulen de Ratonneau, 2) présence de chats et chiens errants sur Pomègues et Ratonneau, et 3) présence de hibou grand-duc sur Riou et Jarre.

	Définition
Etat initial	to
Survie (Transition phase 1)	from(1 2 5 6,3 4 7 8).predation
Capture (Transition phase 2)	col.[from(1 2,3 4)+t]+others
Évènement	from(1 5,3 7).to

Tableau A16.4. Estimés des paramètres (β) du modèle CMR avec leurs intervalles de confiance (CI) à 95% et leurs erreurs standards (SE).

Parameters	From	To	Time	Age	Group	Step	Estimates	CI-	CI+	SE
IS	1	1	1	1	1	1	0.08215762	0.05100613	0.12973367	0.01962411
IS	1	3	1	1	1	1	0.17716975	0.12394726	0.24680734	0.03123339
IS	1	5	1	1	1	1	0.40757813	0.36063896	0.45626685	0.02446681
S	1	1	1	1	1	1	0.73647296	0.58338143	0.84796943	0.06842789
S	3	2	1	1	1	1	0.84458387	0.73305017	0.91492604	0.04571294
S	1	1	1	1	2	1	0.88117619	0.8581583	0.90089016	0.0108732
S	3	2	1	1	2	1	0.9283488	0.91153781	0.94216779	0.00777302
S	1	1	1	1	3	1	0.9386387	0.88643625	0.96771884	0.01977093
S	3	2	1	1	3	1	0.92588797	0.89242572	0.94953005	0.01433354
C	1	1	1	1	1	2	0.05882686	0.03733818	0.09150704	0.01347878
C	1	1	22	1	1	2	0.55928266	0.40850819	0.6998615	0.07650952
C	3	5	22	1	1	2	0.18357249	0.10804493	0.29446662	0.04729737
C	1	1	23	1	1	2	0.74208476	0.63426322	0.82679985	0.04943872
C	3	5	23	1	1	2	0.33765826	0.23514462	0.45809637	0.05770715
C	1	1	24	1	1	2	0.57624486	0.47433085	0.67206083	0.0510978
C	3	5	24	1	1	2	0.19415996	0.13785146	0.26636286	0.03273309
C	1	1	25	1	1	2	0.60246305	0.50818593	0.6897028	0.04679951
C	3	5	25	1	1	2	0.21167783	0.1545337	0.2828828	0.032747
C	1	1	26	1	1	2	0.44285784	0.3543937	0.53510172	0.0466039
C	3	5	26	1	1	2	0.12345066	0.08789975	0.1706893	0.02094656
C	1	1	27	1	1	2	0.48687164	0.40047367	0.57406132	0.04473525
C	3	5	27	1	1	2	0.14392011	0.10466838	0.19469082	0.02283681
C	1	1	28	1	1	2	0.34736511	0.269299	0.43460162	0.04251144
C	3	5	28	1	1	2	0.08617797	0.06015994	0.1219878	0.01556873
C	1	1	29	1	1	2	0.44934299	0.36548855	0.53617893	0.04396934
C	3	5	29	1	1	2	0.12631894	0.09115633	0.17247118	0.02059114

C	1	1	30	1	1	2	0.68592572	0.61116413	0.75214242	0.03615422
C	3	5	30	1	1	2	0.27899746	0.21633872	0.35166046	0.03465781
C	1	1	31	1	1	2	0.46802451	0.387911	0.54982119	0.04166881
C	3	5	31	1	1	2	0.13485972	0.09936047	0.18050019	0.02057808
C	1	1	32	1	1	2	0.38222075	0.30548353	0.46531935	0.04110401
C	3	5	32	1	1	2	0.0987926	0.07071482	0.13638269	0.01658223
C	1	1	33	1	1	2	0.203311	0.14784628	0.2729193	0.03188823
C	3	5	33	1	1	2	0.04325983	0.02899791	0.06407327	0.00875909
C	1	1	34	1	1	2	0.20328239	0.1466216	0.27478873	0.0326763
C	3	5	34	1	1	2	0.04325252	0.02866052	0.06477833	0.00900837
C	1	1	35	1	1	2	0.12519479	0.08275536	0.18500857	0.02577963
C	3	5	35	1	1	2	0.02472969	0.01524755	0.03986983	0.00606966
C	1	1	1	1	7	2	0.76330013	0.50838159	0.90955283	0.10483911
C	3	5	1	1	7	2	0.36361191	0.15616381	0.6382115	0.13309314
C	1	1	2	1	7	2	0.75999518	0.62078222	0.85965609	0.0614011
C	3	5	2	1	7	2	0.3594098	0.2283526	0.51544094	0.07514453
C	1	1	3	1	7	2	0.36342857	0.20786166	0.5539975	0.0917543
C	3	5	3	1	7	2	0.09186327	0.04449138	0.18016367	0.03302307
C	1	1	4	1	7	2	0.74526724	0.61793847	0.84107501	0.05741043
C	3	5	4	1	7	2	0.34140217	0.22557356	0.47985405	0.0661261
C	1	1	5	1	7	2	0.05307428	0.01263318	0.19712811	0.03787733
C	3	5	5	1	7	2	0.00983321	0.00225477	0.0418158	0.00735376
C	1	1	6	1	7	2	0.00059096	0	1	0.00843471
C	3	5	6	1	7	2	0.00010476	0	0.99999999	0.00149594
C	1	1	7	1	7	2	0.26825734	0.14609691	0.43993724	0.07632137
C	3	5	7	1	7	2	0.06099311	0.02931003	0.12259885	0.02238365
C	1	1	8	1	7	2	0.33085576	0.1894487	0.51123863	0.08463423
C	3	5	8	1	7	2	0.08055005	0.03970004	0.1565797	0.02837761
C	1	1	9	1	7	2	0.4509869	0.30222846	0.60905472	0.08085133
C	3	5	9	1	7	2	0.12705374	0.07128445	0.21629266	0.03620797

C	1	1	10	1	7	2	0.60364489	0.45810203	0.73289036	0.07185805
C	3	5	10	1	7	2	0.21250287	0.13052928	0.32661801	0.05006554
C	1	1	11	1	7	2	0.47788153	0.33806875	0.6212481	0.0742652
C	3	5	11	1	7	2	0.13954053	0.08261208	0.22603298	0.03603681
C	1	1	12	1	7	2	0.54170623	0.39527876	0.68126758	0.0750342
C	3	5	12	1	7	2	0.17316412	0.10333704	0.27566881	0.04363416
C	1	1	13	1	7	2	0.55899311	0.41168354	0.69660085	0.0747215
C	3	5	13	1	7	2	0.1833965	0.11006753	0.28967669	0.04558184
C	1	1	14	1	7	2	0.67926203	0.54900591	0.78652587	0.06154995
C	3	5	14	1	7	2	0.27285263	0.17770381	0.39450555	0.05585532
C	1	1	15	1	7	2	0.58389654	0.44808396	0.708063	0.06783149
C	3	5	15	1	7	2	0.19912216	0.12524691	0.30155052	0.04490166
C	1	1	16	1	7	2	0.52585587	0.38243864	0.66513039	0.07412854
C	3	5	16	1	7	2	0.16423296	0.09814769	0.26189344	0.04138218
C	1	1	17	1	7	2	0.47131225	0.32234529	0.62557044	0.07985582
C	3	5	17	1	7	2	0.13640718	0.07724569	0.22960516	0.03815977
C	1	1	19	1	7	2	0.00054511	0	0.99999948	0.00611237
C	3	5	19	1	7	2	9.6627E-05	0	0.99999709	0.00108401
C	1	1	20	1	7	2	0.00033948	0	0.99998085	0.00326396
C	3	5	20	1	7	2	6.0166E-05	0	0.99989201	0.00057866
C	1	1	21	1	13	2	0.02821072	0.00371305	0.18441866	0.02871211
C	3	5	21	1	13	2	0.0051172	0.00065531	0.03878068	0.00535008
C	1	1	18	1	16	2	0.31051289	0.18522326	0.47150767	0.07467421
C	3	5	18	1	16	2	0.07389774	0.03829357	0.13786018	0.02427152
E	1	2	1	1	1	1	0.7625855	0.72702878	0.79481778	0.01730193
E	3	2	1	1	1	1	2.74E-07	1.24E-07	6.04E-07	1.11E-07
E	1	3	1	1	1	1	0.00000148	0	1	3.2543E-05
E	3	3	1	1	1	1	0.85439775	0.82618154	0.87870604	0.0133742

View publication stats