



THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

**Risk4DRaptors : Prédire les risques de collision des
grands oiseaux avec les infrastructures aériennes**

Soutenue par

Arzhela HEMERY

Le 4 décembre 2024

École doctorale n° 472

**École doctorale de l'École
Pratique des Hautes Études**

Spécialité

**Biologie des populations,
génétique et éco-éthologie**

Composition du jury :

Beatriz ARROYO Professeur, IREC-CSIC	<i>Rapportrice</i>
Blandine DOLIGEZ DR CNRS, LBBE	<i>Présidente du jury Rapportrice</i>
Arnaud BECHET DR, Tour du Valat	<i>Examineur</i>
Alexandre MILLON MC AMU, IMBE	<i>Examineur</i>
Aurélien BESNARD DE EPHE, CEFE	<i>Directeur de thèse</i>
Olivier DURIEZ MC UM, CEFE	<i>Co-directeur de thèse</i>
Pierre-Yves HENRY Professeur MNHN, MECADEV	<i>Co-directeur de thèse</i>
Christian ITTY CTE, OFB	<i>Invité</i>



Résumé

La perte de la biodiversité est une crise majeure de l'anthropocène à laquelle l'humanité est actuellement confrontée, dont le changement climatique est une des causes principales. Pour faire face à ce changement climatique, une des stratégies adoptées vise à décarboner la production d'énergie et à opter pour une électrification issue des énergies renouvelables. Ces orientations induisent la construction d'infrastructures aériennes comme les éoliennes et l'extension des réseaux de transport d'électricité, ce qui n'est pas sans conséquence pour la faune et la flore (pertes d'habitats, mortalités par collisions) et peut ainsi aggraver la perte de biodiversité.

Les grands oiseaux planeurs comme les accipitridés sont des espèces très sensibles au développement de ces infrastructures. Leur écologie et leurs modes de vol les placent en conflit de l'utilisation de l'espace aérien avec elles. Leur démographie est très sensible aux mortalités additionnelles. Plusieurs de ces espèces sont présentes sur la liste rouge de l'IUCN et protégées à l'échelle française et européenne. Ces espèces « à enjeux » sont donc à prendre en compte dans la planification et les études d'impacts précédant l'implantation des infrastructures aériennes.

Il est cependant difficile de définir sur le terrain les zones d'importance pour ces espèces et donc de préconiser des secteurs où il faudrait éviter d'implanter ces infrastructures. Les avancées technologiques récentes, avec la miniaturisation des balises GPS, permettent de suivre des individus en continu, en enregistrant les coordonnées X-Y et la hauteur de vol des oiseaux, avec une fréquence d'acquisition importante. L'objectif de cette thèse est de développer un cadre méthodologique pour prédire les zones à risque de collision pour les grands planeurs avec les infrastructures aériennes, en fonction des habitats et des hauteurs de vol. Cette démarche a été développée sur l'aigle royal, mais réfléchi pour être répliquable à d'autres espèces.

Dans un premier temps, j'ai étudié les conditions nécessaires à l'utilisation des données télémétriques obtenues en équipant des jeunes aigles royaux au nid afin d'augmenter le nombre d'individus mais aussi l'étendue géographique (et les habitats associés) dans les modèles statistiques. Ces jeunes sont peu mobiles lorsqu'ils sont au nid et donc plus faciles à capturer que les adultes. Cependant, après l'envol, ils passent par une période d'apprentissages où leurs techniques de vol et leur utilisation de l'espace et des habitats peuvent différer de celles des adultes. Les résultats obtenus montrent que, passé les deux premiers mois, les performances de vol sont ensuite établies et l'utilisation de l'espace et des habitats deviennent alors très similaires à celles des adultes. Les données télémétriques des jeunes aigles royaux peuvent donc être utilisées au même titre que celles des adultes, si l'on exclut les deux premiers mois après l'envol. Cette partie constitue une étape préliminaire, indispensable pour intégrer les données des juvéniles dans la démarche.

Dans un second temps, j'ai modélisé le risque qu'un aigle royal utilise un secteur pour ses déplacements, en fonction des habitats qui le composent et en tenant compte de la hauteur à laquelle il vole. Pour cela, j'ai adapté la méthode des « *step-selection functions* » classiquement utilisée pour modéliser la sélection d'habitats en déplacement en 2D, à une sélection d'habitats en 3D. En effet, ne pas tenir compte de la hauteur de vol peut conduire à surestimer le risque dans certains secteurs où, en réalité, les oiseaux volent très haut et ne sont donc pas en conflit d'utilisation de l'espace aérien avec les infrastructures. Ce modèle inclue aussi la troisième dimension dans les variables d'habitats via des paramètres décrivant l'espace aérien, à savoir les courants ascendants thermique et orographique. Les résultats sont consultables sous forme de cartes et ont été pensés comme un outil d'aide à l'évitement à destination des aménageurs et des décisionnaires.

Abstract

The loss of biodiversity is a major crisis of the Anthropocene that humanity is currently facing, with climate change being one of the main causes. One of the strategies adopted to tackle climate change is to decarbonize energy production and adopt electrification based on renewable energies. This is resulting in the construction of aerial infrastructures such as wind turbines and the extension of electricity transmission networks, which are not without consequences for flora and fauna (loss of habitat, death from collisions) and can thus increase the loss of biodiversity.

Large soaring birds such as accipitrids are very sensitive to the development of these infrastructures. Their ecology and flight modes place them in conflict with infrastructure in terms of airspace use. Their demography is highly sensitive to additional mortality. Several of these species are on the IUCN red list and are protected in France and Europe. These species therefore need to be considered in planning and impact surveys prior to the installation of aerial infrastructures.

However, it is difficult to define in the field the areas of importance for these species, and therefore to recommend sectors where these infrastructures should be avoided. Recent technological advances, with the miniaturization of GPS tags, make it possible to track individuals continuously, by recording the birds' X-Y coordinates and flight height. The aim of this thesis is to develop a methodological framework for predicting areas at risk of collision for large gliders with aerial infrastructures, as a function of habitats and flight heights. This approach has been developed for golden eagles, but is designed to be replicable for other species.

Firstly, I studied the conditions required to use telemetry data obtained by equipping young golden eagles at nest, in order to increase not only the number of individuals but also the geographical extent (and associated habitats) in statistical models. These young birds are not very mobile when they are in the nest and are therefore easier to capture than adults. However, after fledging, they go through a learning period during which their flight skills and their use of space and habitats may differ from those of adults. The results obtained show that, after the first two months, flight skills are established and the use of space and habitats becomes very similar to those of adults. Telemetry data from young golden eagles can therefore be used in the same way as those from adults, if we exclude the first two months after fledging. This section is a preliminary step, essential for integrating juvenile data into the approach.

Secondly, I modelled the risk of a golden eagle using an area for its movements, based on the habitats that compose it and considering the height at which it flies. To do this, I adapted the “*step-selection functions*” method classically used to model habitat selection during 2D movements, to 3D habitat selection. Indeed, not taking flight height into account can lead to an overestimation of the risk in certain sectors where, in reality, birds fly very high and are therefore not in conflict with infrastructure in terms of airspace use. This model also includes the third dimension in the habitat variables via parameters describing the airspace, namely thermal and orographic updrafts. The results can be consulted in the form of maps, and have been designed as an avoidance tool for planners and decision-makers.

Avant-propos

Ce travail de thèse a été pour moi comme un défi, celui de la reprise des études. 12 ans après mon diplôme d'ingénieure et autant d'années à alterner entre différents contrats en gestion de projets, sur le terrain ou les deux en même temps. Le défi aura été aussi de finir cette thèse avant le jour de mes 40 ans, avec tout au long de ces 3 ans un entremêlement entre questions existentielles pré-quarantaine et interrogations sur cette reprise d'étude. Ce manuscrit est l'aboutissement de ce long chemin intérieur, avec ses sommets et ses fonds de vallées, mais dont le cap est toujours resté constant : aller au bout de cette décision prise il y a 3 ans !

Cette thèse est également issue d'une envie de continuer à travailler sur cette espèce fascinante qu'est l'aigle royal, après avoir passé 4 ans « dans leur tête » pour essayer d'en capturer quelques uns et les équiper de balises GPS. Cette « première vie » auprès des aigles royaux a démarré grâce à Aurélien Besnard et Christian Itty, qui m'ont fait confiance pour mener à bien ce projet de suivis GPS des aigles dans les Hautes Alpes. A cette époque, je ne connaissais encore quasiment rien sur cette espèce, à part les discussions passionnantes avec Christian en attendant que les mouflons du Caroux se manifestent. Après autant de temps sur le terrain à observer ces oiseaux captivants, mais aussi derrière l'écran à suivre leurs déplacements et gérer les programmations des balises, l'envie de passer de l'autre côté pour « faire parler ces données » m'a poussée à me lancer dans l'aventure de la thèse.

Ce projet est né de réflexions entre nous trois, mais avec aussi Olivier Duriez et Pierre-Yves Henry qui ont accepté de s'embarquer dans cette aventure. Il a obtenu un financement de l'ADEME via l'appel à projets « R&D Energie durable », puis a été intégré au programme MAPE (réduction de la Mortalité Aviaire dans les Parcs Éoliens en exploitation, <https://mape.cnrs.fr>) porté par Aurélien et Olivier, pour bénéficier de la dynamique de ce programme. Par ailleurs, les résultats de ce projet de thèse devraient, je l'espère, intéresser directement plusieurs acteurs de MAPE.

Une des plus-values de ce projet reposait sur la prise en compte de l'utilisation des courants aériens par les grands planeurs, mais se procurer les variables nécessaires n'aura pas été une mince affaire... On peut même parler de « saga des courants aériens », avec de nombreux rebondissements jusqu'en juillet... 2024, 3 mois avant le rendu de ce manuscrit ! Heureusement que Sophie Alary, Marie Lothon, Jacinthe Paradis et Capucine Grignard m'ont aidée à ne pas lâcher l'affaire ! Une chance également que la Division Valorisation des Données de Météo-France ait compris l'urgence de la situation et traité notre demande en priorité au printemps dernier !

Jacinthe et Capucine, vous m'avez grandement aidé avec ces variables de courants aériens, je n'aurai jamais réussi à gérer ça toute seule dans le temps imparti ! Typhaine Rousteau et Nicolas

Courbin, les discussions avec vous sur les SSF m'ont beaucoup apportée, alors qu'au départ j'étais partie dans une autre direction. Tom Chaubet, Sébastien Waterlot et Lucas Mugnier-Lavorel, vos travaux de stage ont également tous contribué d'une manière ou d'une autre, à des petits bouts de cette thèse.

Cette thèse n'aurait pas pu se faire non plus sans ce fabuleux programme de suivis GPS des aigles royaux porté par Christian ! Ce programme repose aussi en partie sur l'aide de nombreuses personnes sur le terrain, sans qui les captures et les équipements auraient été plus compliqués voire souvent impossibles. Nombreux aussi sont ceux qui nous ont aidé pour les suivis post-équipements, notamment lorsque les signaux étaient au rouge et qu'il fallait se rendre sur place... pour parfois tomber sur un cadavre de lièvre ou de cerf au lieu de celui redouté d'un aigle !

Le déroulement de cette thèse aurait aussi été plus compliqué sans l'aide précieuse des personnes des services gestion et informatique du CEFE. Les frais de mission à rallonge, les problèmes de pc, les clusters de calculs, les API ou LizMap, tout cela aurait été une vraie prise de tête sans vous...

D'autant plus quand on n'est pas basé dans les locaux du CEFE mais à distance, dans ceux du Parc National des Ecrins. C'était une volonté de ma part, de rester dans les Hautes Alpes où j'avais posé mes valises en 2017. J'ai donc assumé les contraintes que cela m'imposait, comme les allers-retours réguliers à Montpellier. Le PNE m'a accueillie dans ses locaux, à la MdP de Châteauroux-les-Alpes, c'était vous mes collègues au quotidien, au milieu de ces montagnes qui me sont devenues indispensables !

Même si c'était avec plaisir que je squattais le troisième étage du CEFE à chacun de mes passages à Montpellier, toujours accueillie chaleureusement par la HAIR TEAM et les autres occupants de ce couloir !

Pour tout ça, merci à vous !

« And into the forest I go, to lose my mind and find my soul »

John Muir

Sommaire

Résumé.....	- 3 -
Abstract	- 4 -
Avant-propos.....	- 5 -
Sommaire	- 8 -
I. Introduction générale.....	- 11 -
I.1. Changement climatique et perte de biodiversité, des crises qui s’entremêlent	- 13 -
I.1.1. L’érosion de la biodiversité et ses cinq causes principales	- 13 -
I.1.2. Les énergies renouvelables en fort développement pour faire face au changement climatique.....	- 17 -
I.1.3. Des énergies renouvelables dont le développement n’est pas sans conséquence pour la biodiversité.....	- 18 -
I.2. Le cas spécifique des infrastructures aériennes vis-à-vis de la faune volante	- 20 -
I.2.1. Un espace aérien utilisé par ces espèces pour différentes activités.....	- 20 -
I.2.2. Les oiseaux planeurs, des espèces en conflit d’utilisation de l’espace aérien avec les infrastructures aériennes	- 21 -
I.2.3. Des répercussions potentiellement fortes sur la démographie des grands rapaces	- 25 -
I.3. La séquence « ERC » : une solution au « green-green dilemma » pour les grands rapaces ?	- 26 -
I.3.1. Définition et historique	- 26 -
I.3.2. Des difficultés de mise en œuvre pour les grands rapaces	- 28 -
I.3.3. L’évitement et les grands rapaces, une problématique rendue possible grâce au développement de la technologie des balises GPS miniaturisées	- 29 -
I.4. La problématique et les objectifs de cette thèse	- 32 -
II. Modèle biologique, matériels et méthodes	- 41 -
II.1. L’aigle royal comme modèle d’étude	- 43 -
II.1.1. Répartition, statut de protection et évolution des effectifs mondiaux et en France	- 43 -
II.1.2. Ecologie générale	- 46 -
II.2. Les méthodes de captures et le suivi télémétrique	- 50 -
II.2.1. Le programme de baguage et de suivi télémétrique de l’aigle royal en France	- 50 -
II.2.2. La méthode de capture des aigles adultes	- 51 -
II.2.3. La méthode de capture des aiglons.....	- 53 -
II.2.4. Les balises GPS, la méthode de pose et les effectifs équipés	- 55 -
II.3. Les paramètres environnementaux pour décrire les habitats des grands rapaces	- 61 -
II.3.1. La zone d’étude	- 61 -
II.3.2. L’habitat terrestre : l’occupation du sol et la topographie	- 62 -

II.3.3. L'habitat aérien : les courants ascendants	- 64 -
III. Première partie : à partir de quel âge le comportement spatial des jeunes rapaces est-il représentatif de celui de leurs parents ?	- 69 -
Chapitre 1	- 71 -
L'évolution des performances de vol chez les jeunes rapaces.....	- 71 -
Chapitre 2	- 95 -
L'utilisation du domaine vital des parents par les jeunes rapaces.....	- 95 -
Synthèse	- 119 -
IV. Seconde partie : développement d'une méthode de sélection d'habitats en trois dimensions-	123 -
Chapitre 3	- 125 -
La sélection d'habitats en trois dimensions par les aigles royaux territoriaux	- 125 -
V. Discussion générale.....	- 155 -
V.1. Nouvelles connaissances sur l'écologie de l'aigle royal et implications pour sa conservation dans un contexte d'expansion des infrastructures aériennes	- 157 -
V.1.1. La phase d'apprentissages des juvéniles auprès de leurs parents.....	- 158 -
V.1.2. Les explorations des juvéniles hors du territoire de naissance pendant leur phase d'apprentissages.....	- 161 -
V.1.3. L'erratisme des jeunes aigles royaux	- 162 -
V.1.4. La caractérisation des territoires des aigles royaux	- 164 -
V.2. Réflexions sur la démarche employée et améliorations envisagées	- 166 -
V.2.1. Des questions éthiques à différents niveaux	- 166 -
V.2.2. La mise au point d'une méthode applicable à d'autres espèces	- 168 -
V.2.3. L'outil développé et ses améliorations possibles.....	- 174 -
V.3. Conclusion	- 176 -
VI. Références.....	- 177 -
VII. Annexes	- 191 -

I. Introduction générale



Aquarelle d'Alexis Nouailhat, <https://alexis-nouailhat.com>

I.1. Changement climatique et perte de biodiversité, des crises qui s'entremêlent

I.1.1. L'érosion de la biodiversité et ses cinq causes principales

La communauté scientifique internationale est unanime sur le fait que la biodiversité mondiale décline de plus en plus du fait de multiples facteurs d'origine humaine. Les rapports de la Plateforme Intergouvernementale Scientifique et Politique sur la Biodiversité et les Services Ecosystémiques (IPBES) se succèdent et les constats restent identiques : l'érosion de la biodiversité est de plus en plus importante, et concerne tous les taxons. Depuis les années 1900, l'abondance moyenne des espèces endémiques a diminué de près de 20% dans la majorité des principaux biomes terrestres (IPBES 2019). 25% des espèces animales et végétales connues (soit environ un million d'espèces) sont menacées d'extinction dans les prochaines décennies (IPBES 2019) (Figure 1.1). En France, près de 20% des espèces présentes sur la liste rouge sont menacées de disparition voire éteintes (ONB 2021). Par ailleurs, parmi les espèces non encore éteintes, plusieurs subissent des pertes d'effectifs, voire des extinctions localement du fait de la disparition de certaines populations (IPBES 2019). Par exemple, entre 2006 et 2016, l'abondance des populations de chauve-souris de France métropolitaine a chuté de près de 40% (ONB 2018).

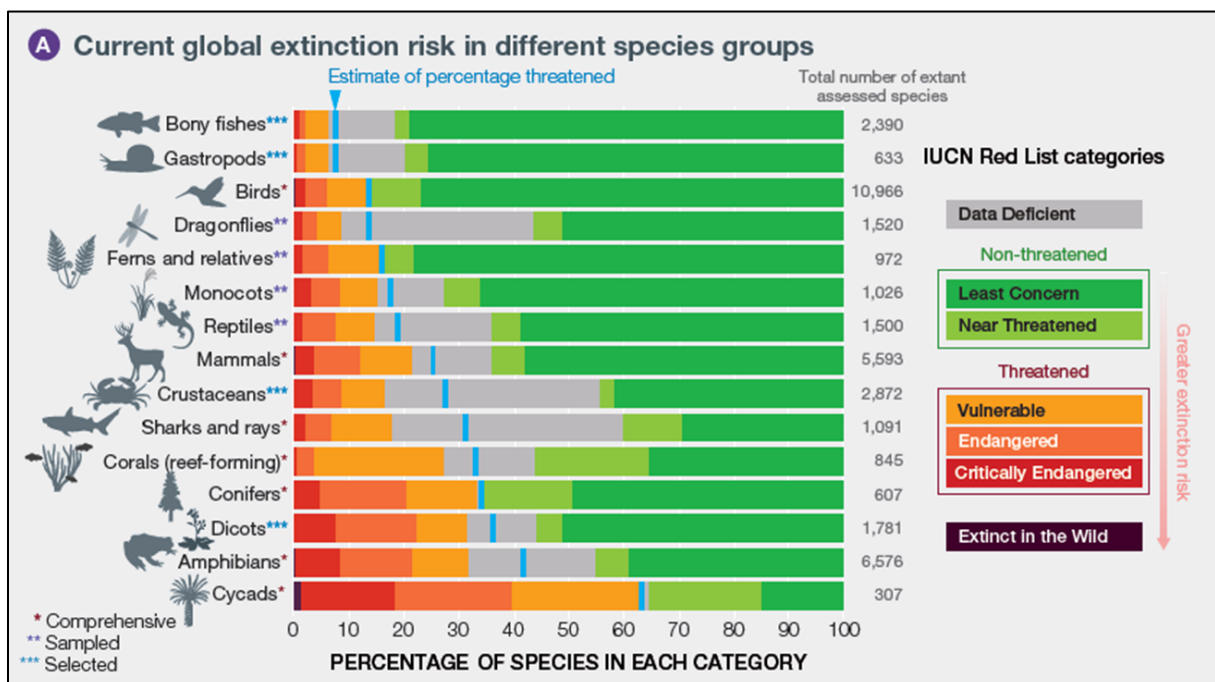


Figure 1.1 : Pourcentage d'espèces menacées d'extinction dans les groupes taxonomiques qui ont été évalués de manière complète, ou selon une approche par échantillonnage, ou dont des sous-groupes particuliers ont été évalués pour les besoins de la Liste rouge des espèces menacées de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN). Les groupes sont classés d'après la meilleure estimation du pourcentage d'espèces existantes considérées comme menacées (représentées par les lignes verticales bleues), dans l'hypothèse où les espèces pour lesquelles on dispose de données insuffisantes sont tout aussi menacées que les autres. Source : IPBES 2019

Les causes principales de ce déclin massif sont globalement bien identifiées et peuvent être regroupées en cinq catégories : (1) la destruction d'habitats et l'artificialisation des sols (environ 30% des impacts), (2) la surexploitation des ressources (environ 23% des impacts), (3) le changement climatique (environ 14% des impacts), (4) les pollutions (environ 14% des impacts), et (5) les espèces exotiques envahissantes (environ 11% des impacts) (IPBES 2019).

La destruction d'habitats et l'artificialisation des sols est la première cause de perte de biodiversité dans les milieux terrestres et d'eau douce (IPBES 2019). Depuis le début des années 1990, la superficie des zones urbanisées a été multipliée par deux à l'échelle mondiale. Ce doublement s'est accompagné d'un développement massif des infrastructures de transports (de personnes, d'énergie). Cet accroissement s'est fait en grande majorité au détriment des zones naturelles (forêts, zones humides), mais également agricoles (principalement prairies). En France, plus de 55 000 ha de prairies ont ainsi été artificialisés depuis 1990 (ONB 2021). Par ailleurs, l'augmentation de la population mondiale a conduit à une expansion des surfaces agricoles, avec actuellement un tiers des terres émergées dédiées à l'élevage ou aux cultures (IPBES 2019), surfaces à nouveau gagnées sur les zones naturelles.

La surexploitation des ressources est définie comme une exploitation à outrance des différentes ressources (énergies fossiles, métaux, bois, sols, faune, flore), compromettant leur renouvellement car aucune n'est illimitée (IPBES 2019). Concernant la faune et la flore, cela concerne tout type de prélèvement sur des populations naturelles (prélèvements industriels, de loisir ou accidentels) (IPBES 2019). Ce phénomène peut être directement à l'origine de l'effondrement de certaines populations d'espèces animales ou végétales. Par exemple, en France, 20% des stocks de poissons débarqués sont issus de populations surexploitées ou dégradées, dont la viabilité est menacée par cette surpêche (Vermard and Ulrich 2024). Cette surexploitation est également néfaste pour le fonctionnement des écosystèmes du fait des déséquilibres trophiques engendrés, et impacte donc indirectement de nombreuses espèces.

Le changement climatique, très médiatisé de par les impacts directs qu'il engendre sur les activités humaines, est également une cause majeure de l'effondrement de la biodiversité. En plus de se traduire par une augmentation de la température globale de la planète, le changement climatique est à l'origine de phénomènes météorologiques extrêmes dont l'ampleur et la fréquence ont augmenté, occasionnant notamment des incendies, inondations ou encore sécheresses d'ampleurs historiques. Par ailleurs, l'augmentation des températures entraîne une élévation du niveau des océans (IPBES 2019). Tous ces phénomènes ont des impacts directs sur les activités humaines, mais aussi sur la faune et la flore, et conduisent ainsi à des déplacements des populations (humaines, mais aussi animales et végétales), des extinctions locales voire globales lorsque des barrières empêchent

ces déplacements (îles, montagnes, matrice agro-industrielle), ainsi qu'à des modifications de la structure des communautés et du fonctionnement des écosystèmes. (Parmesan and Yohe 2003; Pörtner, H.O., *et al.* 2021).

Les pollutions chimiques, sonores et lumineuses des milieux (eau, air et sol) ont de nombreux impacts négatifs sur la biodiversité. La pollution des milieux est en partie due aux industries, mais également à l'intensification des pratiques agricoles qui s'accompagne de l'utilisation toujours croissante de milliers de tonnes de pesticides et d'engrais chimiques, s'infiltrant dans les sols et les cours d'eau. Cette intensification est responsable, en France, de la disparition de 43% des oiseaux nichant en milieux agricoles depuis 1996, et de la perte de 57% de ces mêmes populations à l'échelle européenne (Rigal *et al.* 2023). L'effet de la pollution lumineuse sur les écosystèmes est également bien documenté, avec pour conséquences de dérégler l'horloge biologique de plusieurs espèces, de fragmenter les milieux naturels la nuit et ainsi d'impacter plusieurs espèces nocturnes. (IPBES 2019).

Enfin, **les espèces exotiques envahissantes** (EEE) sont la cinquième cause majeure de l'érosion de la biodiversité, dont l'origine provient principalement de l'intensification des échanges internationaux, combinée à l'artificialisation des habitats (Didham *et al.* 2005). Une fois introduites dans des écosystèmes non adaptés à leur présence, ces espèces sont responsables de modifications des milieux, de prédation sur ou de compétition avec les espèces indigènes pouvant aller jusqu'à leur disparition (IPBES 2019). En France, par exemple, on dénombre 1379 espèces végétales envahissantes et 708 espèces animales envahissantes (MTE 2022). Depuis 2014, ces espèces font l'objet d'une réglementation européenne (Règlement de l'UE n°2243/2014), déclinée ensuite au niveau français (dans le code de l'environnement avec la loi n°2016-1087, dans le code rural et de la pêche maritime ainsi que dans le code de la santé publique). Malgré tout, le taux d'introduction de nouvelles espèces ne cesse d'augmenter chaque année (IPBES 2019). Par ailleurs, en milieux insulaires, les EEE passent au premier rang des causes majeures de l'érosion de la biodiversité, du fait des spécificités des écosystèmes insulaires (fort endémisme, absence de certains prédateurs) (Bertelsmeier *et al.* 2013; Bellard *et al.* 2014).

Les raisons à l'origine de la perte de biodiversité sont donc multiples. De ce fait, au regard de la biodiversité et des écosystèmes à l'échelle mondiale, le changement climatique est, au final, une crise imbriquée dans une crise d'une ampleur bien plus vaste : la sixième extinction de masse (Cowie *et al.* 2022). Cependant, le traitement médiatique de ces deux crises n'est incontestablement pas équilibré, avec par exemple huit fois plus de couverture dans les médias grand public anglophones pour le changement climatique par rapport à l'érosion de la biodiversité (Legagneux *et al.* 2018) (Figure

1.2). Il se reflète par ailleurs aussi dans les investissements publics et les décisions politiques partout dans le monde, avec par exemple deux fois plus de financements alloués au changement climatique qu'à la crise de la biodiversité (Legagneux *et al.* 2018; Caro *et al.* 2022).

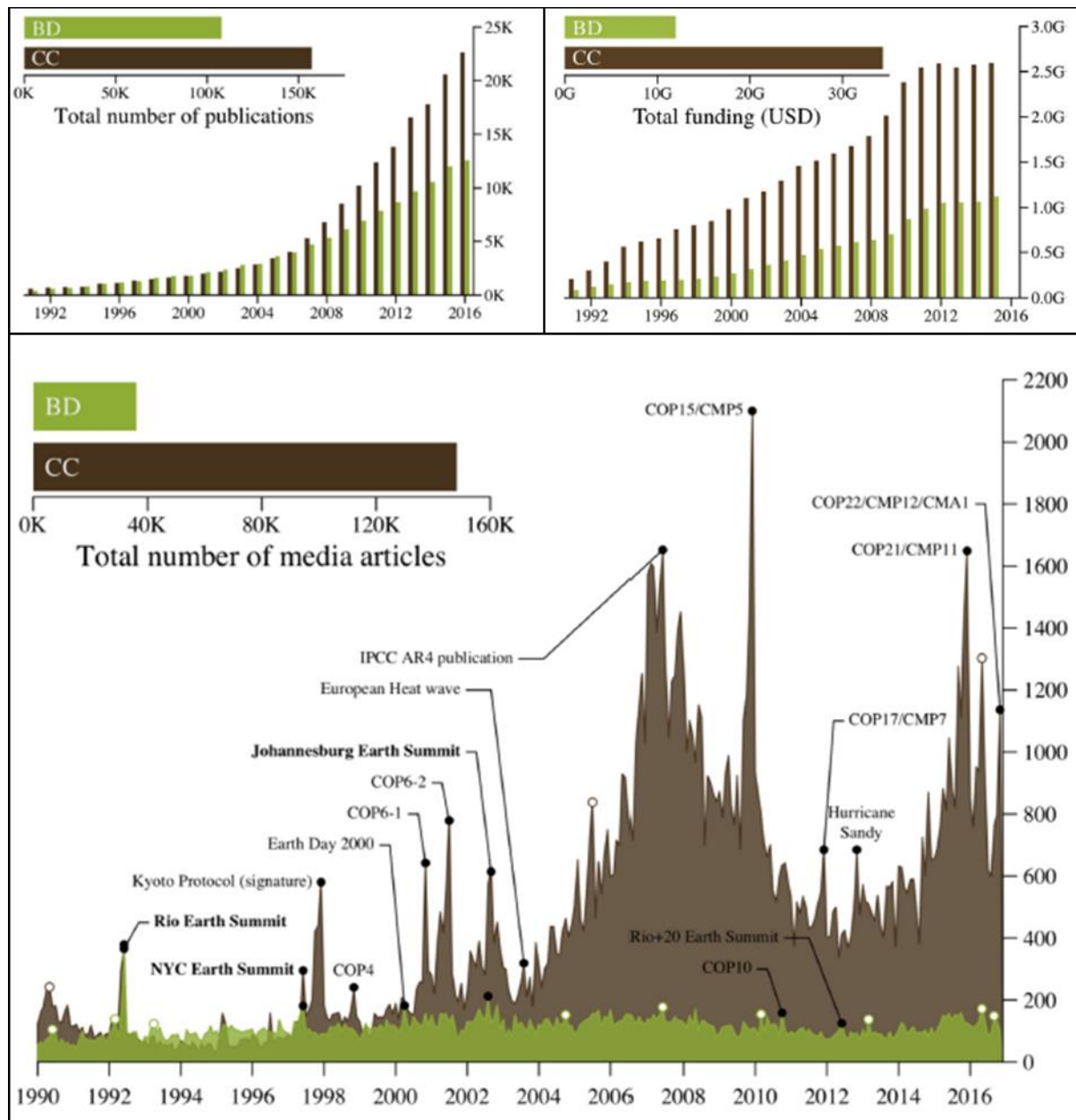


Figure 1.2 : Comparaison de traitements entre changement climatique (en marron) et érosion de la biodiversité (en vert) dans les publications scientifiques (en haut à gauche), en termes de financements de la recherche publique au Canada et aux Etats-Unis (en haut à droite), et dans les médias grand public au Canada, en Angleterre et aux Etats-Unis (en bas). Source : Legagneux *et al.* 2018.

I.1.2. Les énergies renouvelables en fort développement pour faire face au changement climatique

Un des leviers préconisés par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC, IPCC en anglais) pour faire face au changement climatique consiste à adopter des politiques de décarbonation de la production d'énergie. En effet, le consensus est établi sur le fait que le changement climatique est causé par la production anthropique de gaz à effet de serre, le dioxyde de carbone en tête (GIEC 2013). Les activités les plus émettrices de CO₂ sont les secteurs de l'énergie, de l'industrie et des transports routiers, mais également la combustion de combustibles fossiles et biocarburants à usage domestique (GIEC 2013). Entre 2000 et 2010, le secteur de la production d'énergie était responsable de 47% de l'augmentation de la teneur mondiale en gaz à effet de serre (GIEC 2014). Du côté des activités consommatrices d'énergies fossiles, 30% des émissions de gaz à effet de serre provient du secteur de l'industrie et 11% pour les transports (GIEC 2014). Au niveau mondial, en 2022, la production d'énergie était encore très majoritairement issue de sources fossiles et donc carbonées (36% de charbon, 22% de gaz naturel et 2% de fioul), contre 9% d'origine nucléaire et 26% d'origine renouvelable (15% d'hydraulique, 7% d'éolien et 4% de photovoltaïque), toutes les deux étant considérées comme des sources décarbonées (IEA 2023).

Pour respecter les Accords de Paris de 2015 signés lors de la COP21, et tenter de limiter la hausse des températures à 1.5°C en 2030 (limite remontée à 2°C dans le dernier rapport du GIEC (GIEC 2021)), les émissions mondiales de gaz à effet de serre doivent diminuer de 43% par rapport aux niveaux de 1990. Pour cela, la part d'énergie décarbonée doit largement augmenter dans le mix énergétique mondial (UNFCCC 2015). L'Agence Internationale de l'Energie (IEA) estime que, pour atteindre ces objectifs, les capacités mondiales en production d'énergie renouvelable doivent tripler entre 2022 et 2030, en s'appuyant principalement sur l'éolien et le solaire (IEA 2023). Pour y parvenir, de nombreux pays ou territoires ont mis en place des plans de développement des énergies renouvelables, comme le « China's Five-Year Plan », le « Europe's Green Deal Industrial Plan » ou encore le « USA's Inflation Reduction Act » (GWEC 2023).

En France, ces objectifs ont été déclinés dans la « Programmation Pluriannuelle de l'Energie » (PPE) de 2019-2023 puis 2024-2028, qui planifie les stratégies et orientations des politiques publiques pour augmenter la part d'énergie renouvelable dans la production d'énergie à l'échelle nationale. Cette PPE prévoit, entre autres, de doubler la capacité d'énergie renouvelable en 2028 par rapport à 2017, en se basant sur l'hydroélectricité, le photovoltaïque et l'éolien terrestre et en mer (MTE 2020). Concernant l'éolien terrestre, cela implique de passer de 8 000 mâts en 2018 à environ 14 500 mâts en 2028, et pour l'éolien en mer de zéro parc en 2020 à 50 parcs en 2050 (MTE 2020).

I.1.3. Des énergies renouvelables dont le développement n'est pas sans conséquence pour la biodiversité

Le fort développement de nouvelles centrales photovoltaïques et de nouveaux parcs éoliens, ainsi que l'augmentation du réseau de transport d'électricité nécessaire pour connecter ces lieux de production d'énergie aux lieux de distribution, se fait bien souvent sur des terres non dédiées initialement à la production d'énergie. Le déploiement de ces infrastructures implique de ce fait d'artificialiser des terres agricoles ou des milieux naturels, avec les conséquences que cela entraîne pour la biodiversité (Leu *et al.* 2008; McDonald *et al.* 2009; Northrup and Wittemyer 2013). Les habitats de nombreuses espèces se retrouvent alors fragmentés, voire disparaissent totalement, induisant une perte d'habitats de reproduction ou d'alimentation, ainsi que l'isolement de certaines populations (Northrup and Wittemyer 2013; Lucken *et al.* 2023). En plus des nombreux impacts indirects (la perte d'habitat étant considérée comme un impact indirect), ces infrastructures peuvent être à l'origine d'impacts directs sur la faune et la flore. Par exemple, la phase de travaux entraîne des mortalités de la petite faune du sol et d'espèces de plantes du fait des défrichements et des terrassements. C'est principalement le cas des centrales photovoltaïques implantées en milieux naturels, dont l'emprise au sol est bien plus importante que celle des parcs éoliens (Northrup and Wittemyer 2013; Marx 2017, 2022). Cependant, il a été démontré que les éoliennes pouvaient également entraîner une perte d'habitat, par effet barrière, pour certaines espèces d'oiseaux comme les milans noirs (*Milvus migrans*) à Gibraltar (Marques *et al.* 2020).

Les atteintes directes à la biodiversité par les parcs éoliens concernent principalement les oiseaux et les chauves-souris (Drewitt and Langston 2006; Marx 2017; Gaultier *et al.* 2019; Katzner *et al.* 2019). Ces espèces sont particulièrement sensibles au risque de collisions, notamment lorsque les éoliennes sont installées à proximité de lieux de regroupements (haltes migratoires, zones de nourrissage, lieux de reproduction) ou dans des lieux de passages (couloirs de migration, corridors entre zones d'alimentation et zones de repos) (Drewitt and Langston 2006; Thaxter *et al.* 2017; Frick *et al.* 2017). Environ 300 000 chauves-souris seraient ainsi tuées chaque année en Allemagne dans des parcs éoliens (Voigt *et al.* 2012; Lehnert *et al.* 2014), et environ 500 000 en Amérique du nord (Smallwood 2013; Hayes 2013), du fait de collisions ou de barotraumatismes. Concernant l'avifaune, lorsqu'ils ont pu être estimés, les chiffres sont sensiblement les mêmes, avec une évaluation entre 140 000 et 328 000 oiseaux tués par an aux Etats-Unis (Loss *et al.* 2013). En France, cette estimation n'est pas disponible à l'échelle nationale. Cependant, une étude menée sur 7 parcs a montré qu'environ 7 oiseaux étaient tués par éolienne chaque année (entre 6.6 et 7.2) (Marx 2017). Une extrapolation à l'ensemble du parc éolien français (environ 9 000 éoliennes en 2022) conduirait à une estimation entre 60 000 et 65 000 oiseaux tués chaque année en France. La fiabilité de ces chiffres est

malgré tout à relativiser du fait du faible nombre de parcs pris en compte dans l'étude citée ci-dessus et que les sites pris en compte ne sont peut-être pas représentatifs de l'ensemble des parcs éoliens français (environnements différents ou cortèges d'espèces différents). Enfin, les impacts directs sur l'avifaune peuvent également impliquer le réseau de transport d'électricité dont le développement accompagne celui des énergies renouvelables. Les lignes électriques sont en effet à l'origine de mortalités par électrocution, mais également par percussion avec les câbles, causant par exemple chaque année aux Etats-Unis entre 12 et 64 millions de mortalités d'oiseaux (Loss *et al.* 2014).

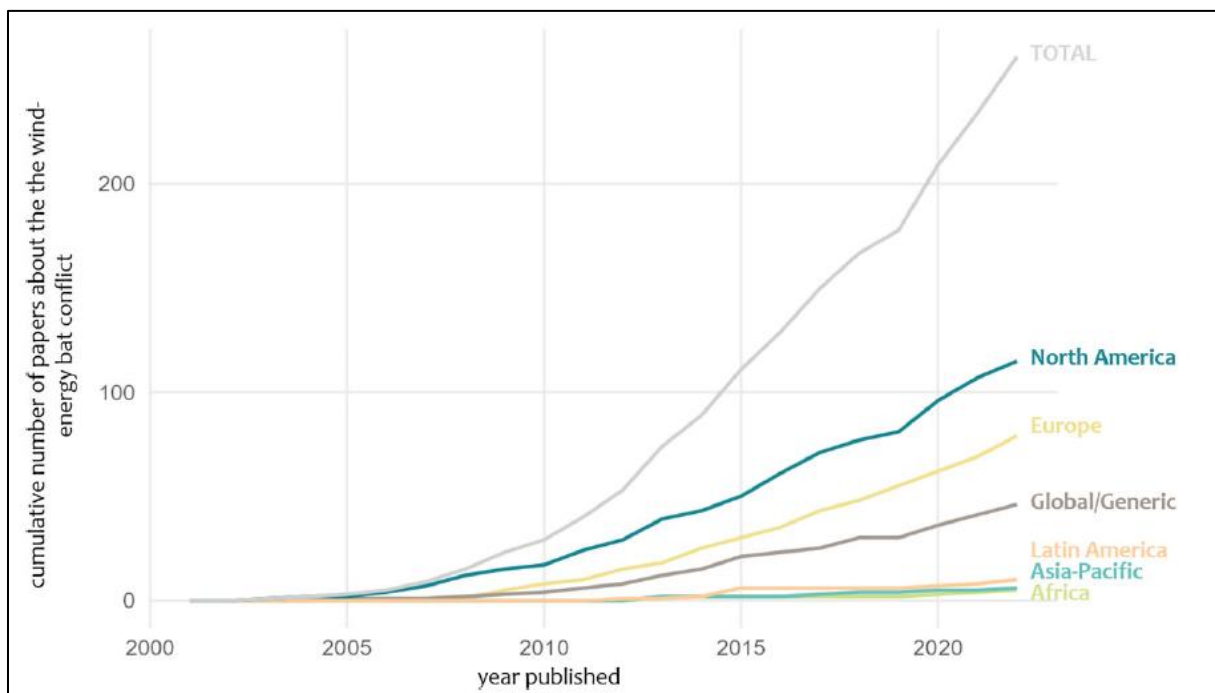


Figure 1.3 : Nombre cumulé d'articles scientifiques dans des revues à comité de lecture sur le « green-green dilemma » entre la production d'énergie éolienne et la conservation des chauves-souris. Source : Voigt et al. 2024.

Lorsque ces mortalités concernent des espèces dont le statut de conservation est déjà défavorable, comme plusieurs espèces de rapaces ou de chiroptères, ces mortalités additionnelles peuvent aggraver localement leur statut de conservation (Carrete *et al.* 2009; Beston *et al.* 2016; May *et al.* 2019). Or la biodiversité ne se définit pas seulement en nombre d'espèces, mais également en termes de diversités au sein même de chaque espèce (génétiques, phénotypiques), notamment à travers ses différentes populations adaptées aux environnements dans lesquels elles sont établies (Richards and Lavorel 2023). L'IPBES rappelle que la biodiversité est essentielle aux sociétés humaines car elle fournit de nombreux services écosystémiques comme les matières premières, la séquestration du carbone ou encore des services culturels (IPBES 2019; Ellis *et al.* 2019; Meacham *et al.* 2022). De

plus, les pays signataires de la Convention sur la diversité biologique de Rio de Janeiro en 1992 se sont engagés à préserver la biodiversité en mettant en place les politiques publiques nécessaires pour en stopper l'érosion. La viabilité de nombreuses populations de faune et de flore est de ce fait menacée par des impacts directs et indirects liés au développement de nouvelles infrastructures de production d'énergie renouvelable (Carrete *et al.* 2009; Smith and Dwyer 2016). Si ces atteintes à la biodiversité ne sont pas prises en compte dans les choix d'emplacements de ces infrastructures, on se retrouve alors face à un dilemme qui consiste à devoir choisir entre lutter contre le « changement climatique » ou contre la « perte de biodiversité », nommé « green-green dilemma » (Dulluri and Rat 2019; Voigt *et al.* 2019; Straka *et al.* 2020). De plus en plus d'études scientifiques mettent le doigt sur ce dilemme (par exemple pour les chauves-souris ((Voigt *et al.* 2024), Figure 1.3) et alertent sur le fait que la biodiversité doit impérativement être mieux prise en compte dans les stratégies de développement des énergies renouvelables.

I.2. Le cas spécifique des infrastructures aériennes vis-à-vis de la faune volante

I.2.1. Un espace aérien utilisé par ces espèces pour différentes activités

Pour des espèces volantes telles que les oiseaux et les chauves-souris, l'espace aérien (ou aérosphère) peut être défini comme un habitat à part entière (Diehl 2013; Diehl *et al.* 2017). Morrison et collaborateurs (2006) définit en effet un habitat comme « *une zone présentant une combinaison de ressources et de conditions environnementales qui favorise l'occupation par des individus d'une espèce donnée et qui permet à ces derniers de survivre ou de se reproduire* » (Morrison *et al.* 2006). Les espèces de la faune volante effectuent ainsi différentes activités dans l'aérosphère telles que la recherche alimentaire, les interactions intraspécifiques (marquages territoriaux, parades amoureuses), les transits, par exemple, entre secteurs de repos et secteurs d'alimentation. Certaines espèces, comme les martinets, sont capables de dormir dans les airs et de réaliser ainsi des vols de plusieurs jours, voire plusieurs mois, sans avoir besoin de se poser (Liechti *et al.* 2013). Il a par ailleurs été démontré que certaines espèces de chauves-souris étaient également capables de s'accoupler en volant (Cryan and Brown 2007).

Cependant, comme pour les habitats terrestres, les espèces utilisant l'espace aérien doivent le partager avec les activités et infrastructures anthropiques. Comme vu précédemment dans la partie I.1.3., ce partage occasionne alors des impacts directs et indirects sur ces espèces, comme la fragmentation des habitats ou des mortalités par collisions (Davy *et al.* 2017; Chen *et al.* 2024), les infrastructures anthropiques devenant des obstacles à leurs déplacements. Ces obstacles peuvent être fixes, comme les immeubles, les éoliennes ou les réseaux de transport d'électricité, mais également

mobiles comme les avions, les hélicoptères, les drones ou les planeurs (Figure 1.4) (Lambertucci *et al.* 2015; Shamoun-Baranes *et al.* 2017b; Bullock *et al.* 2024).

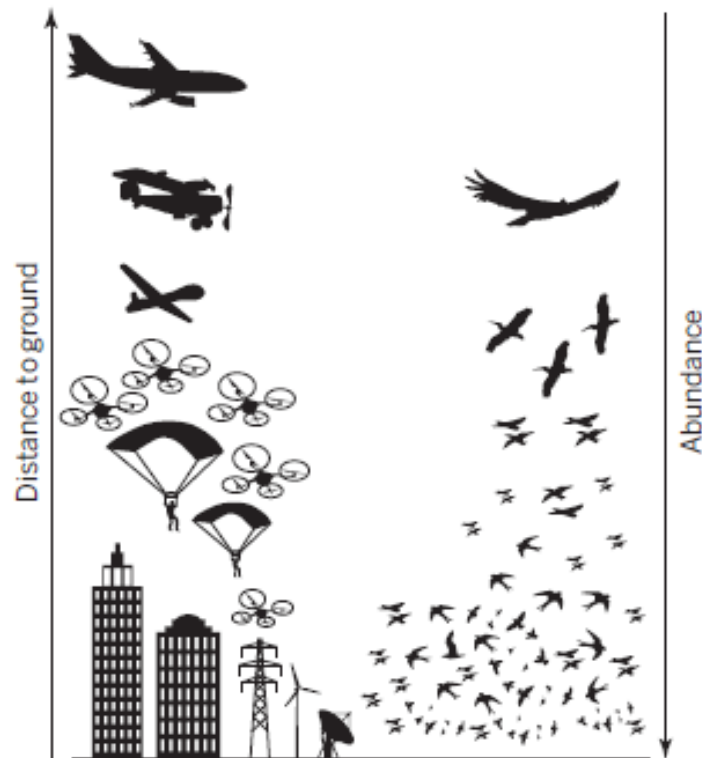


Figure 1.4 : Schéma des conflits aériens liés aux infrastructures et véhicules anthropiques qui empiètent sur l'aérosphère et l'abondance relative de la faune volante utilisant le même espace aérien (les infrastructures et les espèces ne sont pas à la même échelle). Source : Lambertucci *et al.* 2015.

I.2.2. Les oiseaux planeurs, des espèces en conflit d'utilisation de l'espace aérien avec les infrastructures aériennes

L'espace aérien est un habitat dynamique, du fait des courants qui l'animent, auquel les espèces volantes sont adaptées pour s'y déplacer à moindre risque mais également à moindre coût (Shepard *et al.* 2016). Les oiseaux planeurs présentent une diversité d'adaptations dans leur vol, optimisant ce dernier sous diverses conditions aérologiques, et notamment les **vols planés** (« gliding »), les **vols d'ascension en thermique** (« thermal soaring ») et les **vols d'ascension linéaire** (« linear soaring ») (Figure 1.5) (Harel *et al.* 2016b). Ces trois types de vols, que l'on peut regrouper sous le terme de « **vols à voile** », permettent aux planeurs de se déplacer à moindre coût car ils profitent des courants aériens pour se laisser porter sans battre des ailes, ce qui s'oppose au vol battu très énergivore (Duriez *et al.* 2014). Ils peuvent ainsi parcourir de longues distances ou gagner de l'altitude tout en économisant de l'énergie (Spaar 1997; Shamoun-Baranes *et al.* 2003, 2016). Les vols d'ascension thermique consistent

à prendre de la hauteur en planant, en profitant d'un courant aérien ascendant de type thermique, le planeur s'élève alors en cerclant dans la colonne d'air. Les vols d'ascension linéaire permettent également aux planeurs de monter en altitude, mais cette fois-ci en profitant d'un courant aérien dynamique, ils sont alors portés par un vent ascendant. Les vols planés quant à eux ne leur permettent pas de prendre de la hauteur, mais plutôt de parcourir de longues distances en se laissant porter par la masse d'air et en perdant progressivement de l'altitude sans chuter brutalement (Pennycuik 2008).

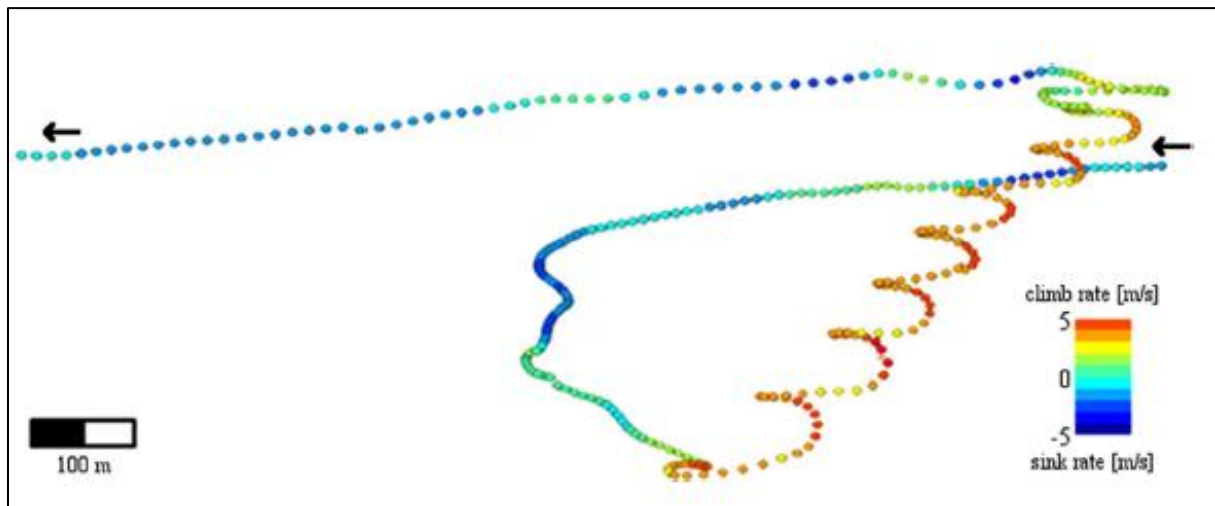


Figure 1.5 : Exemple de trajectoire de vol d'un vautour fauve adulte (*Gyps fulvus*). Le vol alterne entre le mode plané (sections bleues et vertes) et le mode thermique (allant du jaune au rouge), « *climbing rate* » = taux d'ascension et « *sink rate* » = taux de chute. Source : Harel et al. 2016.

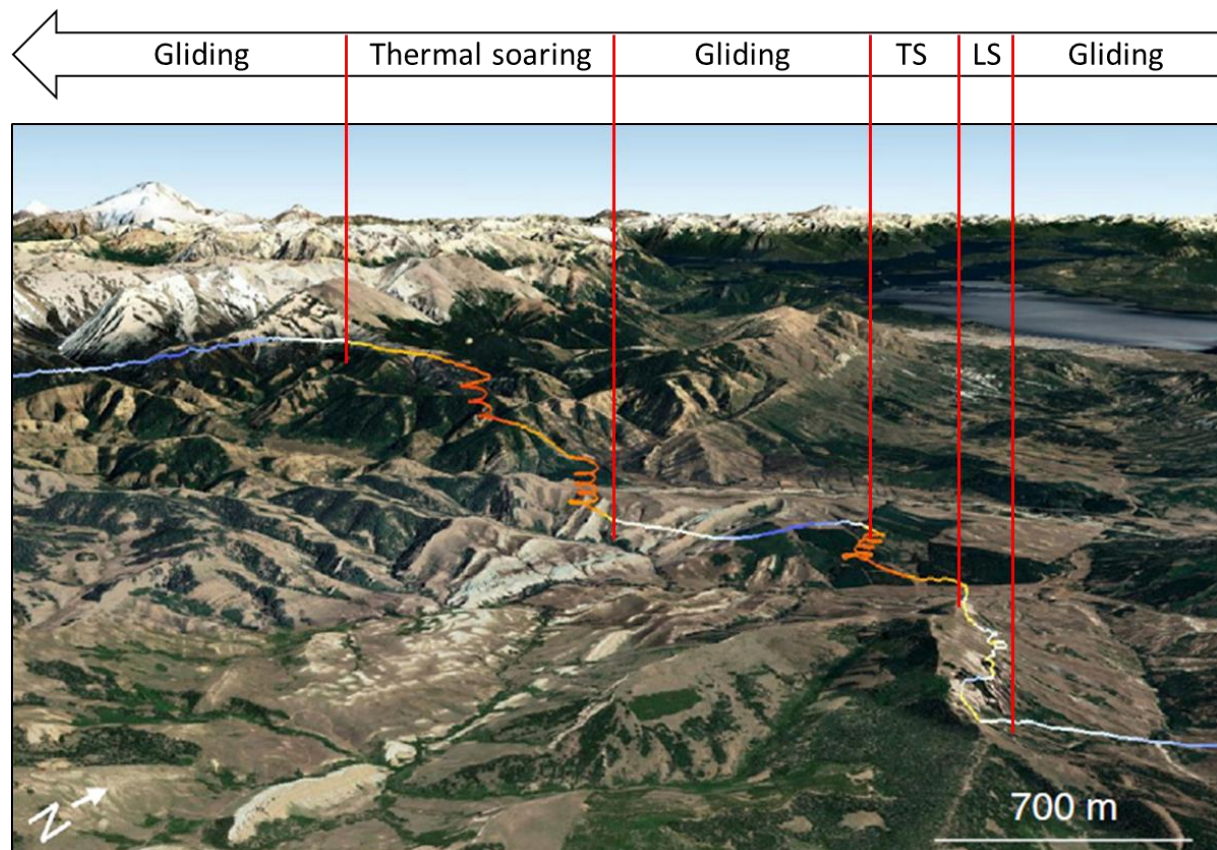
Les **courants ascendants thermiques** se déclenchent lors d'une différence d'échauffement de l'air entre deux surfaces différentes (par exemple une clairière au milieu d'une forêt), et résultent donc d'une interaction entre ensoleillement et occupation du sol (Figure 1.6). La masse d'air réchauffée va alors s'élever par mouvement de convection (Aupetit 2020; Martens 2021). Par ailleurs, des courants ascendants dynamiques peuvent se créer lorsque le vent rencontre un relief, on parle alors de **courants orographiques** (Figure 1.6). Lorsque le vent est face à la pente, il va la remonter et créer une ascendance, qui pourra se prolonger à la verticale du sommet et permettre aux planeurs de prendre de la hauteur. Lorsque le vent passe le sommet et se retrouve dans le sens descendant de la pente, la masse d'air va avoir tendance à faire perdre rapidement de l'altitude aux planeurs, situation qu'ils vont plutôt éviter (Aupetit 2020; Martens 2021). La présence des courants aériens de types thermiques ou orographiques dépend donc de la topographie et de l'occupation du sol. Une bonne lecture du paysage permet ainsi aux pratiquants du vol à voile (planeurs, parapentistes, etc.) de repérer les secteurs potentiellement propices au déclenchement de ces ascendances (Figure 1.7).



Figure 1.6 : Formation des courants de types thermique et orographique. Source : www.nps.gov

Plusieurs espèces d'oiseaux utilisent le vol plané et les courants thermiques et orographiques : les Accipitriformes (aigles, vautours, busards, etc.), les Falconiformes (faucons), les Ciconiformes (cigognes), les Apodiformes (martinets), les Pelecaniformes (pélicans, frégates), les Coraciformes (guêpiers) ou encore les Passeriformes (corvidés, hirondelles). Les grands oiseaux planeurs, comme les Accipitriformes, favorisent leurs déplacements à l'aide de ces vols à voile, car moins énergivores, comme explicité ci-dessus. Cependant, ce type de vol est moins manœuvrable qu'un vol battu (Shepard 2022), ce qui peut s'avérer problématique à l'approche d'un obstacle. Par ailleurs, les courants orographiques se développant relativement proche du sol, les planeurs vont donc avoir tendance à voler à basse altitude lors d'un vol ascendant linéaire (Katzner *et al.* 2012). Cette pratique prépondérante du vol à voile rend de ce fait les Accipitriformes particulièrement sensibles au risque de collisions avec les infrastructures aériennes. En effet, les grands rapaces est le groupe d'oiseaux le plus fréquemment victimes de collisions avec des éoliennes (Thaxter *et al.* 2017; Watson *et al.* 2018).

Ils sont également très souvent victimes de percussions ou d'électrocutions avec les réseaux de distribution d'électricité (Bernardino *et al.* 2018; Serratosa *et al.* 2024). Le choix des emplacements de ces infrastructures est donc crucial pour limiter les risques de collisions avec ces oiseaux. Plusieurs études ont montré que les cas de mortalité intervenaient souvent dans des configurations spécifiques : par exemple, lorsque les infrastructures sont installées en ligne de crête, où des courants orographiques risquent de conduire les rapaces à proximité immédiate de ces obstacles (Barrios and Rodríguez 2004; Ferrer *et al.* 2012; Katzner *et al.* 2012; Poessel *et al.* 2018; Hanssen *et al.* 2020). Ces situations peuvent également se produire en plaine, dans des zones propices à la création d'ascendances thermiques ou dans des contextes paysagers favorisant la présence de ces rapaces, comme les zones d'alimentation ou de repos (Hoover and Morrison 2005; Marques *et al.* 2014; Santos *et al.* 2017).



I.2.3. Des répercussions potentiellement fortes sur la démographie des grands rapaces

Les Accipitriformes sont pour la plupart des espèces à stratégie démographique de type K (Thiollay 1994). Cela signifie que ce sont des espèces à cycle de vie « lent » avec une maturité sexuelle tardive, une faible production de jeunes par an, ainsi qu'une grande longévité avec une sénescence tardive (Stearns 1992; Engen *et al.* 2013; Chantepie *et al.* 2016). Cependant, certaines espèces, comme les busards et les éperviers, peuvent tout de même avoir un cycle de vie « intermédiaire » et élever quatre à cinq jeunes par an. A l'inverse, les grands rapaces comme les aigles et les vautours ne vont élever qu'un à deux jeunes par an, voire qu'un jeune tous les deux ans, avec des soins parentaux pouvant durer plusieurs mois (Mendelssohn and Leshem 1983; Thiollay 1994). Chez les grands rapaces, la première reproduction intervient tardivement : 3 à 4 ans pour les aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) et les vautours fauves (*Gyps fulvus*), et jusqu'à 8 ou 10 ans pour les gypaètes barbus (*Gypaetus barbatus*) (Newton 1979; Thiollay 1994). Ces espèces sont particulièrement longévives, pouvant vivre jusqu'à 30 ans en milieu naturel, et le taux d'accroissement de leurs populations est relativement faible (Katzner *et al.* 2020; Margalida *et al.* 2020).

Par ailleurs, pour les espèces longévives, il a été démontré que la dynamique de leurs populations était particulièrement sensible à des variations du taux de survie adulte (Lebreton and Clobert 1991; Sæther *et al.* 2016; Tack *et al.* 2017). Par exemple, chez l'aigle royal, une diminution de 5% de la survie des adultes a le même effet sur la dynamique de population qu'une baisse de 82% de la fécondité (Chambert *et al.* 2020a). Les populations de ces espèces étant généralement de petites tailles (Newton 1979), ces caractéristiques démographiques font que les populations de ces grands rapaces sont particulièrement sensibles à une mortalité additionnelle d'individus adultes, qui pourrait mettre en cause leur viabilité locale (Chambert *et al.* 2020a; Duriez *et al.* 2022). Les mortalités induites par les infrastructures aériennes représentent donc une menace pour ces espèces, pouvant se traduire par un fort impact sur la démographie de leurs populations à l'échelle locale, mais également à l'échelle globale selon le degré d'exposition aux infrastructures des différentes populations d'une même espèce (Bastos *et al.* 2016; Duriez *et al.* 2022).

Les populations de grands rapaces ont pour beaucoup frôlé l'extinction au cours du 20^e siècle, en Europe comme dans de nombreux pays de par le monde, du fait notamment du braconnage et de persécutions liées à des croyances populaires (Newton 1979). En Europe, la première version de la Directive Oiseaux, en 1979, a permis d'instaurer pour la première fois un statut de protection de ces espèces au niveau continental, protection établie auparavant au niveau français par la loi de Protection de la Nature de 1976 (voir la partie II.1.1. pour plus de détails). A présent, en France, plusieurs de ces espèces font l'objet d'un Plan National d'Action (voir : [Liste des PNA en faveur des espèces menacées](#)), impliquant de nombreuses actions de conservation. De plus, la destruction et le dérangement de ces

oiseaux étant interdits, ces espèces doivent être prises en compte dans les études d'impact environnemental préalables aux projets d'aménagements, et notamment pour la construction d'infrastructures aériennes.

I.3. La séquence « ERC » : une solution au « green-green dilemma » pour les grands rapaces ?

I.3.1. Définition et historique

La séquence « Eviter - Réduire - Compenser », dite « ERC », est une des procédures par lesquelles sont traduits les engagements nationaux, européens et internationaux pris par la France pour préserver la biodiversité et les milieux naturels (Quétier and Lavorel 2011; Laignel *et al.* 2021). La loi relative à la protection de la nature de 1976 est la première en France à prendre en compte la biodiversité dans les projets d'aménagements afin d'en atténuer les impacts. Cependant, il faudra attendre les années 2010 et la loi « Grenelle 2 » pour une mise en application systématique de ces mesures dans les études d'impacts, et la généralisation de cette séquence « ERC » (Laignel *et al.* 2021).

La séquence « ERC » s'applique à tous les projets d'aménagements, tels que les constructions de routes, de zones industrielles, l'installation ou l'extension de carrières, les implantations de parcs éoliens ou photovoltaïques (Laignel *et al.* 2021; Millon 2022). Elle concerne l'intégralité des projets susceptibles de dégrader, voire de détruire, des écosystèmes et de porter atteinte à l'environnement. Mais cette séquence s'applique également en amont, à tous les documents de planification, c'est-à-dire aux plans et programmes répondant à des objectifs de politique publique (schéma régional de cohérence écologique, plan local d'urbanisme, schéma national des infrastructures de transport) (Alligand *et al.* 2018). Appliquée aux documents de planification, la séquence « ERC » a pour but d'identifier tous les enjeux environnementaux à l'échelle considérée, ainsi que les impacts cumulés des projets envisagés, afin qu'ils soient anticipés dans les politiques publiques d'aménagements (Alligand *et al.* 2018; Laignel *et al.* 2021) (voir Figure 1.8 pour un schéma des acteurs impliqués dans la mise en œuvre de la séquence « ERC » (Hubert and Morandeau 2013)).

La séquence « ERC » repose donc sur trois piliers : l'évitement, la réduction et la compensation (Quétier and Lavorel 2011; Millon 2022). L'**évitement** a pour objectif de supprimer tous les impacts négatifs identifiés lors des études préalables à l'élaboration d'un projet, en modifiant si besoin le projet pour aller vers une préservation stricte de l'environnement (par exemple, par un évitement « géographique » en changeant l'emplacement du projet par rapport à la localisation initialement envisagée). Pour cela, il est impératif d'identifier toutes les espèces à enjeux et leurs zones de présence

au sein du secteur envisagé pour le projet. Si des impacts négatifs ne peuvent pas être évités, la **réduction** consiste à mettre en place des solutions pour diminuer les impacts résiduels (par exemple en adaptant la période des travaux par rapport à l'écologie des espèces à enjeux). Enfin, si des impacts négatifs persistent, la **compensation** doit apporter une contrepartie positive pour contrebalancer les impacts subsistants, et aboutir ainsi à une absence de perte nette de biodiversité (par exemple en restaurant un site, à proximité de l'emplacement du projet, dont l'écosystème a été dégradé dans le passé). La séquence « ERC » est une procédure hiérarchisée où l'évitement doit être priorisé, car c'est la seule solution qui permette une non-atteinte aux écosystèmes et plus généralement à l'environnement. Au contraire, la compensation doit être mise en œuvre en dernier recours, si et seulement si les impacts négatifs n'ont pas pu être évités ou suffisamment réduits (Quétier and Lavorel 2011; Alligand *et al.* 2018; Millon 2022).

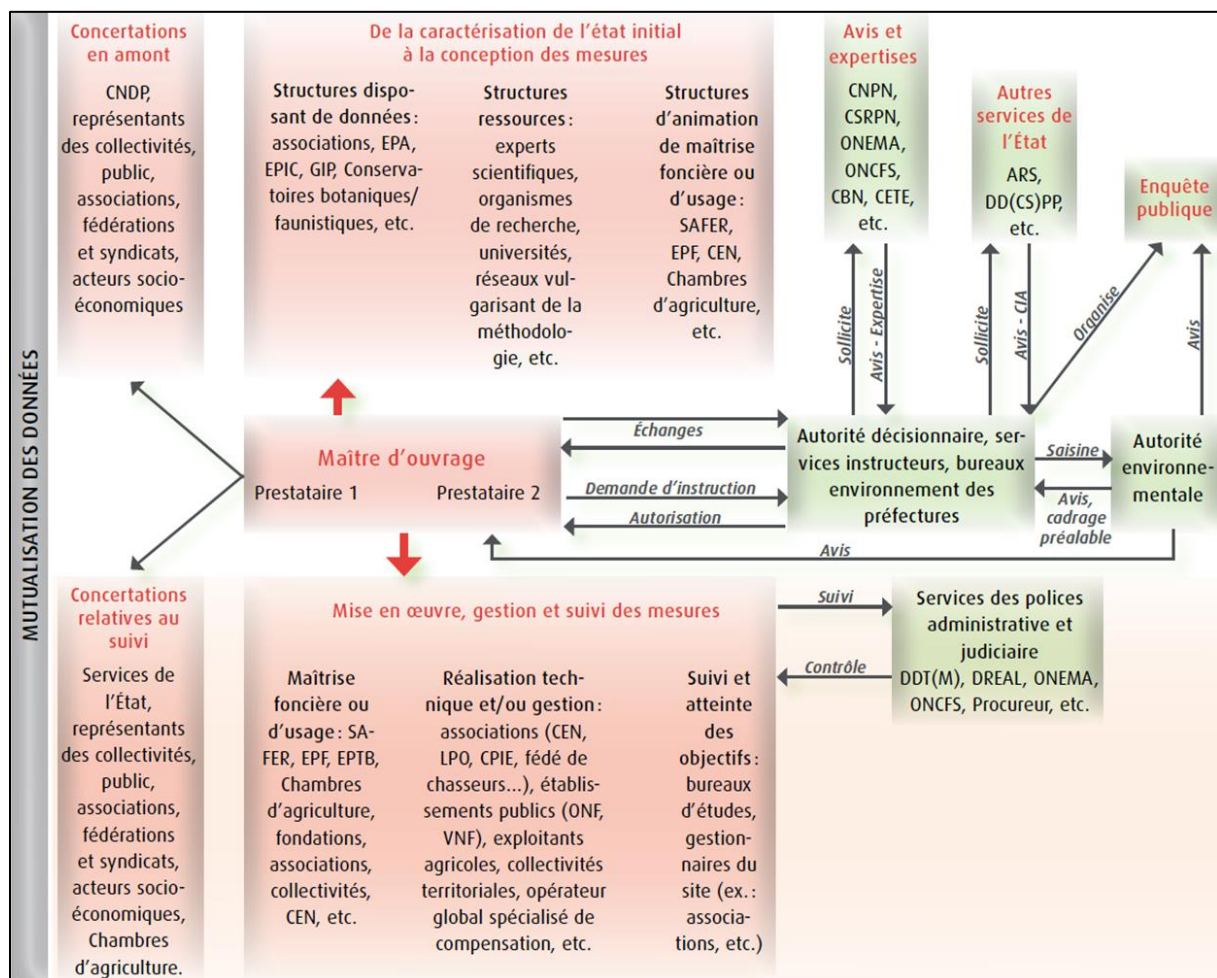


Figure 1.8 : Schéma des acteurs impliqués dans la mise en œuvre de la séquence « ERC », dans le cadre d'un projet. Les structures concernées sont globalement identiques dans le cadre d'un document de planification, mais peuvent différer légèrement selon la nature de ce document. Source : Hubert and Morandeau 2013.

I.3.2. Des difficultés de mise en œuvre pour les grands rapaces

Pour pouvoir mettre en œuvre la séquence ERC de manière efficace, il est nécessaire d'identifier correctement les secteurs d'importance pour les espèces considérées « à enjeux » dans la zone concernée (Millon 2022). Pour certaines espèces, cela peut s'avérer complexe, ce qui est notamment le cas pour les grands rapaces. En effet, ces espèces exploitent souvent de grands domaines vitaux (par exemple en moyenne 100 km² pour les aigles de Bonelli (*Aquila fasciata*) (Borner *et al.* 2022), et jusqu'à plus de 1000 km² pour les vautours fauves (Monsarrat *et al.* 2013)) dont il est difficile, voire illusoire, de définir les contours et les secteurs d'intérêts par de simples visites sur le terrain, dans le temps imparti aux études d'impacts (Turchin 1998; Kernohan *et al.* 2001; Kie *et al.* 2010). Un observateur va manquer toute l'activité qui se déroule en dehors de son champ de vision. De même, les observations ne sont jamais réalisées en continu, sur une année complète, durée minimale pour définir correctement le domaine vital d'un animal du fait des variations saisonnières pouvant exister (Burt 1943; Powell 2000; Kie *et al.* 2010). Par ailleurs, l'œil humain est très mauvais pour évaluer les distances, notamment s'il faut ajouter une troisième dimension en estimant la hauteur de vol (Figure 1.9) (Williams *et al.* 2007; Dokter *et al.* 2013; Nolte *et al.* 2016; McClure *et al.* 2018; Ballester *et al.* 2024). Une hétérogénéité entre observateurs est de ce fait omniprésente dans les suivis de terrain à partir desquels sont établies les études d'impacts préalables aux projets d'aménagements, résultant dans bien des cas en une mauvaise évaluation des secteurs d'importance pour ces espèces, et sur lesquels il serait nécessaire d'éviter toute construction pouvant avoir un impact négatif (Dokter *et al.* 2013; Nolte *et al.* 2016; McClure *et al.* 2018).

Par ailleurs, chez ces grands rapaces, un même individu peut être confronté à plusieurs projets d'aménagements différents, du fait de la superficie importante de son domaine vital, les impacts négatifs de chaque projet se cumulant alors pour cet individu. Cet effet cumulé doit, de ce fait, être considéré dans les documents de planification, dont l'échelle géographique est plus étendue que celle d'un unique projet, et dont la vision sur les impacts cumulés est plus globale. Toutefois, jusqu'à présent, ces documents de planification ont été établis eux aussi à partir de visites sur le terrain, et comportent donc les mêmes hétérogénéités entre observateurs que les études d'impacts préalables à l'élaboration de projets. Une meilleure mise en œuvre de l'évitement vis-à-vis des grands rapaces dans la planification et les projets d'aménagements nécessite donc une meilleure connaissance de l'utilisation des domaines vitaux par ces espèces, et donc d'outils adaptés pour le faire.

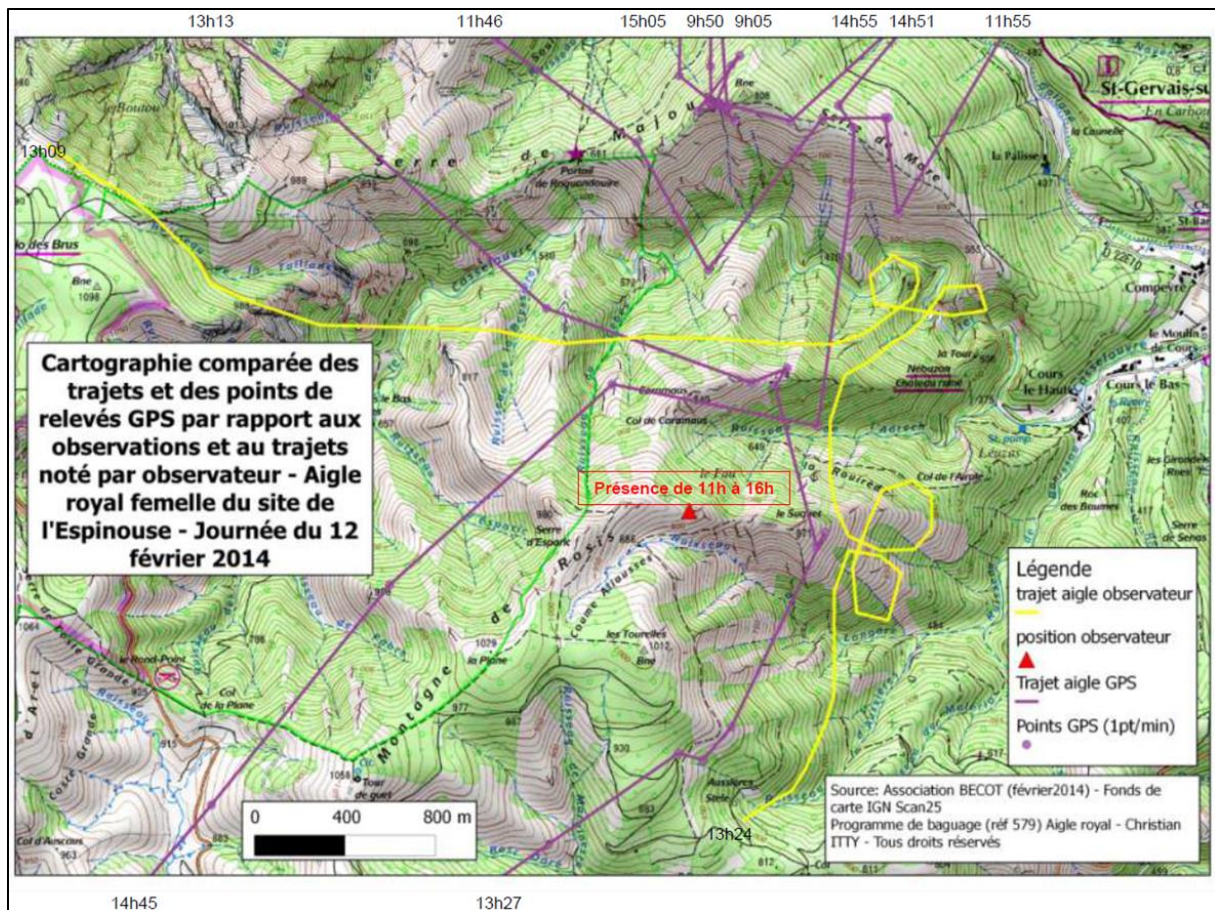


Figure 1.9 : Déplacements d'un aigle royal équipé d'un émetteur GPS (en violet) dont la trajectoire a été reconstituée par un observateur expérimenté (en jaune). L'observateur (Christian Itty) n'a pas réussi à détecter tous les trajets effectués dans son champ de vision par l'oiseau, et lorsqu'il a détecté l'oiseau, il a de plus mal décrit la trajectoire réellement réalisée. Source : Itty, 2014, non publié.

I.3.3. L'évitement et les grands rapaces, une problématique rendue possible grâce au développement de la technologie des balises GPS miniaturisées

Les suivis télémétriques de la faune sauvage sont pratiqués depuis les années 1960-1970 et les premiers équipements par colliers « radio-télémetres » de wapitis (*Cervus canadensis*) à proximité du Parc National du Yellowstone aux Etats-Unis ("[Monique the space elk](#)"). Depuis, ces suivis ont permis d'améliorer les connaissances sur l'écologie de différentes espèces, les comportements des individus, leurs interactions avec les autres individus mais également avec leur milieu (Silvy 2020). Les capteurs intégrés aux balises télémétriques peuvent être divers et multiples, tels que des capteurs de température, des accéléromètres ou encore des GPS, afin d'étudier différentes variables biologiques (Figure 1.10) (Cooke *et al.* 2004). Très rapidement, des règles éthiques ont été imposées par la communauté scientifique afin de limiter les impacts sur les individus, dont la survie pouvait être fortement impactée par certains équipements lourds, imposants ou non adaptés à leur mode de vie

(Bodey *et al.* 2018; Portugal and White 2018). Un des leviers possibles a été de réduire le poids des appareils (mais aussi leur encombrement) dont sont équipés les animaux : pour la majorité des espèces, la totalité des équipements ne devrait pas dépasser les 5% de la masse de l'individu concerné, et pour la faune volante il est même conseillé de se limiter à un seuil de 3% (Kenward 2001; Fair *et al.* 2023). Ces impacts potentiels sur les individus ont longtemps représenté un obstacle aux suivis GPS à haute fréquence des oiseaux, car cette technique de géolocalisation nécessite une bonne capacité de batterie, et donc des balises volumineuses. La miniaturisation de la technologie, avec notamment l'intégration de panneaux solaires, a permis de réduire considérablement le poids et l'encombrement de ces balises GPS et de pouvoir ainsi envisager un suivi très précis des déplacements de plus en plus d'espèces (Taylor *et al.* 2017; Kays *et al.* 2021; Gould *et al.* 2024).

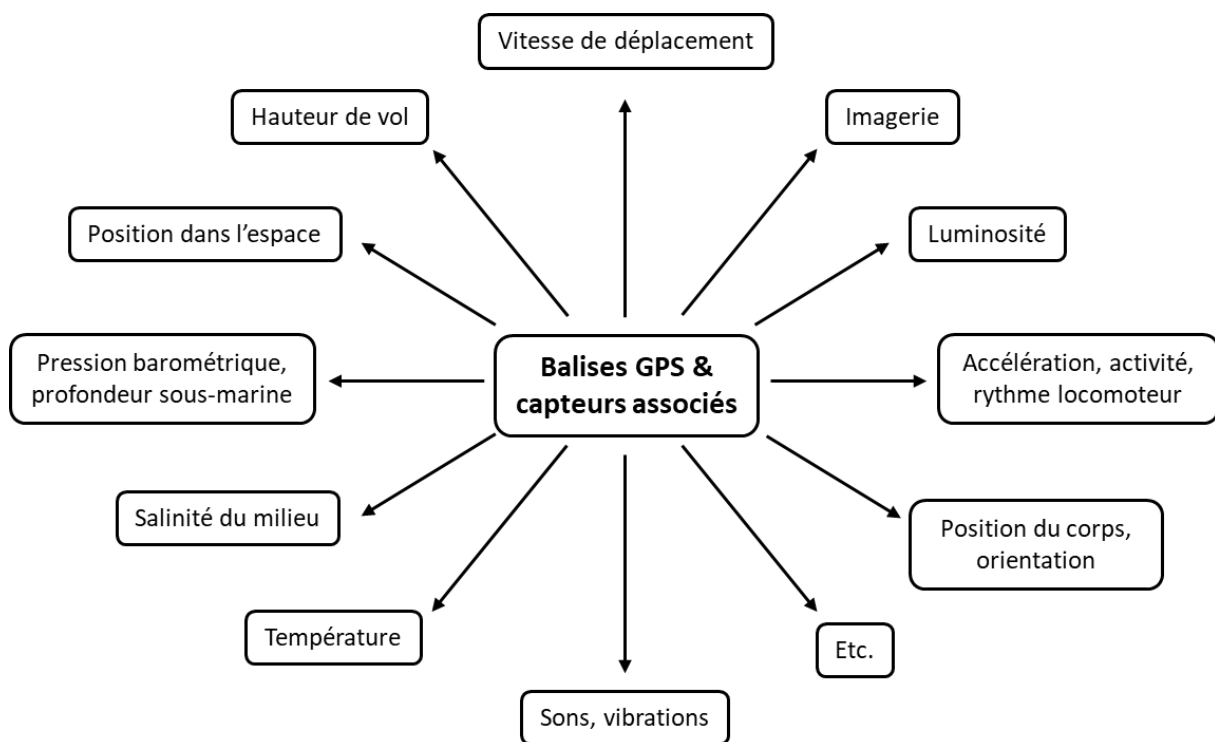


Figure 1.10 : Exemples de variables biologiques pouvant être mesurées à l'aide de balises GPS et leurs capteurs associés, lorsqu'ils sont posés sur différentes espèces animales. Source : adaptation de Cooke *et al.* 2004.

Ce développement technologique a rendu possible l'équipement par des balises GPS de plus en plus d'espèces de grands rapaces afin d'étudier leurs déplacements, pour par exemple définir leurs domaines vitaux (Chiang *et al.* 2012; Braham *et al.* 2015; Forsman *et al.* 2015; Fluhr *et al.* 2021) ou les couloirs de migration qu'ils empruntent (Gschweng *et al.* 2008; Bedrosian *et al.* 2018; Duriez *et al.* 2018; Assandri *et al.* 2024). Par conséquent, ces suivis sont devenus très utiles pour mettre en évidence les secteurs que les individus équipés vont exploiter préférentiellement, secteurs qu'il est alors

important de préserver. Quelques études scientifiques ont été conduites ces dernières années, dans différents pays et sur diverses espèces de grands rapaces (Tableau 1.1), afin de déterminer les secteurs à préserver en vue de l'implantation d'infrastructures aériennes comme les éoliennes ou les réseaux de transport d'électricité. Pour étudier le risque de collision, il est essentiel de considérer que seules certaines situations sont à risque vis-à-vis des infrastructures aériennes : lorsque les oiseaux et autres espèces volantes se déplacent à une hauteur « à risque », c'est-à-dire dans la gamme de hauteurs des infrastructures considérées, où ils sont alors exposés à un risque de collision avec ces infrastructures (Poessel *et al.* 2018; Schaub *et al.* 2020; Gauld *et al.* 2022).

Tableau 1.1 : Liste d'études scientifiques traitant de la problématique de la mise en évidence de zones à risque de collision entre grands rapaces et infrastructures aériennes.

Espèces		Pays	Références
Aigle de Verreaux	<i>Aquila verreauxii</i>	Afrique du Sud	(Murgatroyd <i>et al.</i> 2021)
Aigle royal	<i>Aquila chrysaetos</i>	Etats-Unis	(Sandhu <i>et al.</i> 2022)
		Finlande	(Tikkanen <i>et al.</i> 2018)
Gypaète barbu	<i>Gypaetus barbatus</i>	Suisse	(Vignali <i>et al.</i> 2021, 2022)
		Afrique du Sud	(Reid <i>et al.</i> 2015)
Vautour du Cap	<i>Gyps coprotheres</i>	Afrique du Sud	(Cervantes <i>et al.</i> 2023)
Vautour fauve	<i>Gyps fulvus</i>	Espagne	(Morant <i>et al.</i> 2024)
Percnoptère d'Egypte	<i>Neophron pecnopterus</i>	Oman	(McGrady <i>et al.</i> 2024)

En France, les porteurs de projets d'aménagements, les bureaux d'études mais également les services de l'Etat sont conscients de ces exemples de plus en plus nombreux démontrant l'importance des suivis télémétriques dans la mise en évidence des secteurs à éviter, pour les grands rapaces mais plus généralement toutes les espèces « à enjeux ». Il n'est pas rare à présent que des mesures d'accompagnement, telles que l'acquisition de connaissance, via le financement d'équipements par balises GPS, soient proposées en parallèle des études d'impacts environnementaux, afin de mieux appréhender la fréquentation d'un secteur ciblé par une ou plusieurs espèces « à enjeux » (voire même comme mesure compensatoire, voir exemple ci-dessous). Cependant, ces équipements restent des situations isolées, dans le but de faire du « *micro-siting* » (ajustement local des implantations en fonction des spécificités du lieu considéré) pour un projet d'aménagement prédéfini, et donc à l'échelle locale du projet considéré (voir (Hoover and Morrison 2005; Dahl *et al.* 2013; Dohm *et al.* 2019) pour des exemples « site-centré » ayant fait l'objet de publications scientifiques, mais hors France). Par

conséquent, ces initiatives isolées, basées sur un faible nombre d'individus et dans un contexte géographique déterminé, ne permettent généralement pas de transférer les connaissances acquises à un autre site car les contextes locaux sont bien souvent trop différents et l'inférence statistique trop faible (Wiens 1989; Mayor *et al.* 2009; May *et al.* 2015). La mutualisation de ces études de très faible ampleur est de ce fait nécessaire pour aboutir à des études sur l'évitement et les grands rapaces, qui soient bénéfiques à plus large échelle que celle d'un projet déterminé.

Exemple de demande de « mesure compensatoire » via la pose de balises GPS, reçue par le CRBPO ces dernières années et anonymisée :

« Cette demande de Programme Personnel (PP) fait suite à l'obtention d'un budget, lié à une mesure compensatoire, ciblée sur la réalisation d'une étude sur l'évaluation de la taille du territoire de rapaces. Suite à l'arrêté préfectoral n°A autorisant la compagnie B à exploiter une carrière en milieu forestier, des mesures compensatoires sous forme de contributions financières sont attribuées à C. Parmi ces mesures, un budget de 20 000 € est défini pour la mise en œuvre d'un « suivi sur les rapaces X de Y ». C confie cette mesure à l'association D en charge de la gestion écologique. »

I.4. La problématique et les objectifs de cette thèse

La problématique du risque de collision pour les rapaces avec les infrastructures aériennes est une thématique qui intéresse de nombreux chercheurs de par le monde, du fait des enjeux présentés plus haut (Bullock *et al.* 2024). Les études citées dans le tableau 1.1 traitent un aspect précis de cette problématique : la mise en évidence de zones à risque de collision entre les grands rapaces et les infrastructures aériennes, afin de fournir des outils d'aide à l'évitement pour optimiser les emplacements de ces infrastructures. Ces études ont montré qu'il était possible de mettre en exergue des secteurs dangereux pour les rapaces, en se basant sur leurs déplacements et leur utilisation de l'habitat (Tikkanen *et al.* 2018; Murgatroyd *et al.* 2021; Vignali *et al.* 2021). Pour cela, leurs auteurs ont utilisé des données de suivis télémétriques et des méthodes statistiques de sélection d'habitats. Certains d'entre eux ont utilisé des données décrivant l'espace aérien comme les courants ascendants (Sandhu *et al.* 2022; Morant *et al.* 2024) ou le vent (Vignali *et al.* 2022). Cependant, la majorité de ces études (six sur neuf) se sont limitées à des paramètres environnementaux décrivant les habitats terrestres sans prendre en considération l'espace aérien (Reid *et al.* 2015; Tikkanen *et al.* 2018; Murgatroyd *et al.* 2021; Vignali *et al.* 2021; Cervantes *et al.* 2023; McGrady *et al.* 2024), omettant de ce fait l'importance de cet habitat dans les déplacements des grands rapaces. Par ailleurs, les méthodes statistiques de sélection d'habitats n'étant pas encore développées pour l'analyse des données GPS en trois dimensions, ces auteurs ont alors utilisé des méthodes développées pour des animaux se

déplaçant sur un plan en deux dimensions. En procédant ainsi, ils ignorent alors pour certains (e.g. Tikkanen *et al.* 2018; Vignali *et al.* 2021; McGrady *et al.* 2024) le fait que seules certaines situations sont à risque : lorsque les oiseaux volent dans la gamme de hauteurs des infrastructures aériennes (Poessel *et al.* 2018; Schaub *et al.* 2020; Gauld *et al.* 2022). Les autres auteurs ont contourné le problème en utilisant un seuil de hauteur de vol et en classant les données GPS « au-dessus / en-dessous du seuil » (Reid *et al.* 2015; Murgatroyd *et al.* 2021; Vignali *et al.* 2022; Cervantes *et al.* 2023; Morant *et al.* 2024). Cependant, l'utilisation d'un seuil unique est discutable pour différentes raisons : 1) seules les infrastructures aériennes dont la hauteur est inférieure à ce seuil sont alors prises en compte dans ces analyses ; pour intégrer celles au-dessus de ce seuil il faudrait refaire les analyses avec un ou plusieurs seuils supplémentaires ; 2) plusieurs infrastructures de hauteurs différentes peuvent être présentes sur la même zone d'étude et sont donc regroupées sous un unique seuil de hauteur, or il se pourrait que les rapaces ne volent que dans la gamme de hauteurs des infrastructures les plus élevées de cette zone, les plus basses présentant alors un faible risque de collision ; 3) ne pas prendre en compte la hauteur de vol dans les analyses peut conduire à une mauvaise estimation de l'influence des différents habitats sur la hauteur de vol des oiseaux, amenant ainsi à surestimer le risque de collision pour certains secteurs ou à l'inverse à le sous-estimer.

La prise en compte de la hauteur de vol des oiseaux est donc cruciale lorsque l'on souhaite prédire les zones à risque de collision pour les grands rapaces avec les infrastructures aériennes. Il est également déterminant de caractériser de l'espace aérien dans lequel ils se déplacent, en intégrant des paramètres décrivant notamment les courants ascendants qu'ils utilisent pour optimiser leurs déplacements. L'objectif principal de cette thèse est de concevoir une démarche standardisée afin de développer une méthode de prédiction du risque de collision, pour des grands planeurs et des infrastructures aériennes, en considérant le fait que ces oiseaux se déplacent en trois dimensions dans l'espace aérien. Cette démarche a pour objectif d'aboutir à l'élaboration d'un outil d'aide à l'évitement, qui sera disponible à tous les acteurs de cette problématique et qui pourra être consulté lors de l'établissement d'études d'impacts préalables à des projets d'aménagements, mais également pour les documents de planifications à plus large échelle. En effet, actuellement en France, les services de l'Etat et les acteurs de l'aménagement (promoteurs, bureaux d'études) disposent de peu d'outils adaptés pour traiter la problématique de l'évitement relatif à des espèces « à enjeux » tels que les grands rapaces, et ainsi sélectionner des emplacements sans impact pour ces espèces.



Figure 1.11 : Exemples de rapaces équipés en France d'émetteurs GPS : (A) milan royal, (B) faucon crécerellette, (C) vautour fauve, (D) gypaète barbu et (E) balbuzard pêcheur. Crédits : Olivier Duriez.

L'avènement de la technologie des balises GPS miniaturisées permet maintenant d'équiper de nombreux rapaces dans des situations variées et des contextes paysagers différents (Figure 1.11) (Bildstein and Bird 2007; Silvy 2020; García *et al.* 2021). Par ailleurs, les balises récentes mesurent également la hauteur de vol des oiseaux (voir (Bouten *et al.* 2013) pour les premières balises avec localisations en 3D), ce qui permet d'identifier les situations où les individus se déplacent dans la tranche altitudinale avec un risque de collision plus élevé (Poessel *et al.* 2018; Schaub *et al.* 2020; Gauld *et al.* 2022). L'objectif de cette thèse est donc de prendre en compte cette hauteur de vol afin de mettre en évidence les conditions associées aux vols à basse altitude. De plus, en mutualisant toutes les données GPS disponibles pour une même espèce, il est alors possible de disposer d'un large jeu de

données permettant d'obtenir une très bonne généricité dans les modèles statistiques utilisés (Wiens 1989; Mayor *et al.* 2009; May *et al.* 2015). C'est ce qui est fait dans cette thèse, pour développer le cadre méthodologique à partir d'un modèle d'étude, **l'aigle royal**. Cette espèce a été choisie comme modèle d'étude principal pour plusieurs raisons. L'aigle royal est une espèce longévive dont les effectifs sont actuellement en augmentation, mais qui est particulièrement sensible aux infrastructures aériennes de par son écologie et sa dynamique de population, pour les raisons exposées en I.2. Cette espèce a fait l'objet d'un programme de suivis GPS depuis 2014 par l'association BECOT (Baguages et Etudes pour la Conservation des Oiseaux et de leurs Territoires, programme personnel 579 (PP-579) porté par Christian Itty), initié dans le sud du Massif Central dans un contexte de fort développement éolien. Ces équipements ont ensuite été étendus aux Hautes-Alpes où une partie du réseau électrique à très haute tension a été modifiée, puis à d'autres secteurs de l'aire de répartition française de cette espèce. Cette multitude de secteurs géographiques permet d'obtenir des suivis GPS d'une même espèce dans des contextes paysagers très différents (moyenne et haute montagne, milieux méditerranéens, paysages des Causses et des Cévennes), sur une grande partie de son aire de répartition nationale, et d'acquérir ainsi des données à partir d'individus ne fréquentant pas les mêmes milieux, ne chassant pas les mêmes proies et donc ne présentant pas les mêmes secteurs d'intérêts qu'il est nécessaire de préserver. Une fois la démarche développée sur l'aigle royal, elle a vocation à être généralisée à d'autres espèces de grands rapaces pour lesquelles des données de suivis GPS seraient disponibles en quantité suffisante, en particulier le vautour fauve.

Le jeu de données « aigle royal » sur lequel repose cette thèse est constitué d'environ 15% d'individus cantonnés sur un territoire, d'environ 44% d'individus juvéniles en apprentissages sur le territoire de leurs parents, et d'environ 41% d'individus immatures ayant quitté leur territoire de naissance mais ne s'étant pas encore cantonnés sur un territoire leur permettant d'accéder à la reproduction (voir partie II.2.4. pour plus de détails). Chez l'aigle royal, comme chez beaucoup d'espèces d'oiseaux, il est plus difficile et plus risqué de capturer les adultes, que de capturer les juvéniles lorsque ces derniers sont encore au nid et donc peu mobiles (Ruaux *et al.* 2020), ce qui explique ce fort déséquilibre en faveur des juvéniles dans le jeu de données du modèle d'étude. Plusieurs de ces juvéniles ont été équipés sur des territoires où aucun individu adulte n'a été équipé. Pouvoir intégrer dans les modèles statistiques les données de suivis télémétriques de ces juvéniles au même titre que les données des adultes permettrait d'augmenter la couverture géographique et donc de diversifier les contextes paysagers du jeu de données (Guisan and Thuiller 2005). Cependant, ces juvéniles sont en pleine période d'apprentissages (appelée « PFDP » pour « *post-fledging dependence period* ») afin de perfectionner leurs techniques de vols ou de chasse, et il n'est pas certain que leurs comportements soient représentatifs de ceux des individus ayant déjà acquis ces apprentissages. La

première partie de cette thèse est de ce fait consacrée à l'étude de cette PFDP, comme une étape préliminaire à la démarche de développement d'une méthode de prédiction du risque de collision. Cela permettra de déterminer à quel âge le comportement spatial des juvéniles est représentatif de celui de leurs parents, afin de pouvoir intégrer leurs données de suivis télémétriques dans les analyses. Selon l'âge à partir duquel les comportements spatiaux des juvéniles deviennent similaires à ceux de leurs parents, il pourra être nécessaire de mettre de côté les données correspondant à la durée pendant laquelle ces comportements diffèrent. Dans l'hypothèse où les comportements spatiaux des juvéniles et des adultes seraient complètement différents, il faudrait alors considérer ces juvéniles comme une classe d'âge à part, dans une analyse séparée, car ils présentent peut-être plus de risques de collision avec les infrastructures aériennes du fait de leur inexpérience.

Chez les espèces de grands rapaces, l'envol du nid est suivi d'une période plus ou moins longue d'apprentissages auprès des parents, la PFDP, qui prend fin lorsque le juvénile quitte son territoire de naissance (Newton 1979). La durée de cette période est très variable selon les espèces et les individus, pouvant aller en moyenne d'environ deux mois chez l'aigle de Bonelli (Cadahía *et al.* 2008) jusqu'à près de deux ans chez la harpie féroce (*Harpia harpyja*) (Muñiz-López *et al.* 2012). Au cours de cette période, les juvéniles vont perfectionner leurs techniques de vols au fur et à mesure que leur musculature se développe et que leur apprentissage du milieu aérien s'affine (Donazar and Ceballos 1990; Bustamante 1993). La maîtrise de ces techniques de vols est primordiale à leur survie, puisqu'elle leur permet de se déplacer en évitant au maximum les obstacles mais également en optimisant les coûts énergétiques associés au vol, grâce au choix de la technique la mieux adaptée à la situation rencontrée (Shamoun-Baranes *et al.* 2016). Cependant, la phénologie de ces apprentissages a été peu étudiée, avec notamment des inconnues quant au temps nécessaire depuis l'envol du nid pour maîtriser les techniques de vol. En effet, tant que ces techniques ne sont pas acquises, les juvéniles pourraient s'exposer dangereusement aux obstacles du fait de leur inexpérience et d'une moins bonne manœuvrabilité. **Dans le premier chapitre de cette thèse**, j'ai donc cherché à caractériser cet apprentissage des techniques de vols par les jeunes aigles royaux au cours de leur période de dépendance auprès de leurs parents. La PFDP durant en moyenne six mois chez cette espèce (Ricaud and Decorde 2009), j'ai étudié l'évolution temporelle, de l'envol jusqu'au départ du territoire de naissance, de différentes métriques permettant de décrire les performances de vols, afin d'estimer la durée nécessaire aux jeunes aigles royaux pour maîtriser les techniques de vols. Si cette durée d'apprentissages est identique à la longueur de la PFDP, et donc un départ en erratisme concordant avec une maîtrise enfin acquise des techniques de vols, les données de suivis télémétriques des juvéniles devront être traitées séparément de celles des adultes dans la démarche de prédiction des zones à risque de collision, ces juvéniles présentant alors un risque de collision différent des adultes.

Au contraire, si cette maîtrise est rapide mais que les juvéniles restent sur leur territoire de naissance pour d'autres raisons, leurs données de suivis télémétriques pourront être intégrées au même titre que celles des adultes, en écartant tout de même la période au cours de laquelle a lieu l'acquisition des techniques de vols.

La PFDP est également la période pendant laquelle les juvéniles vont apprendre à chasser, en explorant notamment le domaine vital de leurs parents (Newton 1979; Watson 2010). Ces apprentissages se font par observations et imitations des parents, mais également par des expériences en solitaire où le juvénile s'essaie au repérage de proies et aux techniques de chasse (Newton 1979). Cependant, chez les grands rapaces, les proportions de temps que les jeunes passent ou non avec leurs parents ne sont pas connues, de même que les proportions du domaine vital adulte que le juvénile va explorer. Chez les mammifères, le concept de « *follower* » (Espmark 1971) suggère que les juvéniles, à partir du moment où ils sont capables de suivre leur mère, arpenteront son domaine vital à ses côtés et exploiteront les mêmes habitats. En mammalogie, certains auteurs se basent alors sur ce comportement de « *follower* » en utilisant les suivis télémétriques des mères pour caractériser l'environnement utilisé par les juvéniles et le mettre en relation avec les habitats qu'ils fréquentent ensuite lors de leur phase de dispersion ou sur le domaine vital où ils se sont établis (Larue *et al.* 2018; Aben *et al.* 2024). Les observations scientifiques vont également dans ce sens en ce qui concerne certains grands planeurs comme les oies et les grues, notamment en période de migration où les jeunes de l'année suivent les adultes, apprenant ainsi à voler en groupe mais aussi les routes migratoires et les lieux de haltes (Rotics *et al.* 2016; Kölzsch *et al.* 2020; Batbayar *et al.* 2021). Les observations des naturalistes font aussi état ce comportement de « *follower* » lors de la PFDP chez plusieurs espèces de grands rapaces, mais aucune étude scientifique ne s'est jusqu'à présent penchée sur cette question. **Dans le deuxième chapitre de cette thèse**, je me suis donc intéressée à un autre aspect de la PFDP des grands rapaces, en me demandant si les juvéniles et les adultes avaient les mêmes comportements spatiaux au sein du territoire de naissance. En effet, si les juvéniles explorent l'intégralité du domaine vital de leurs parents et avec la même intensité qu'eux, les suivis télémétriques de ces juvéniles vont pouvoir être intégrés au même titre que ceux des adultes dans la démarche de prédiction du risque de collision avec les infrastructures aériennes. Ces juvéniles pourront alors servir de substituts aux adultes sur les territoires où seuls des juvéniles ont pu être équipés, ce qui permettra d'augmenter la couverture géographique et donc de diversifier les contextes paysagers du jeu de données, et ainsi mieux caractériser les secteurs à risque de collision pour ces rapaces. Pour répondre à la question de ce second chapitre, j'ai donc comparé l'utilisation des domaines vitaux par des binômes « adultes - juvéniles » d'aigles royaux, sur des territoires où ces deux classes d'âges avaient été équipées de balises GPS.

Cette première partie est composée de deux chapitres, correspondant chacun à un article scientifique publié en anglais, et précédé d'un résumé en français. Une synthèse en français conclut cette partie accompagnée d'un schéma récapitulatif.

La seconde partie de cette thèse est consacrée au développement d'une méthode permettant de prédire les zones à risque de collision pour les grands rapaces avec les infrastructures aériennes, en prenant en compte le fait qu'ils se déplacent en trois dimensions dans l'espace aérien. Cette méthode repose sur le concept de sélection d'habitats (Manly *et al.* 2002; Hirzel *et al.* 2006), car elle a pour objectif de mettre en évidence, pour chaque espèce cible, les secteurs d'intérêts où l'implantation de nouvelles infrastructures serait à éviter car l'espèce les fréquente de manière privilégiée. Chaque individu identifie et sélectionne les secteurs présentant les ressources (alimentaires, abris) lui fournissant les meilleures chances de survie ou de reproduction, ces ressources étant toutefois spécifiques à chaque espèce (Garshelis 2000; Morrison *et al.* 2006). Au sein de l'aire de répartition d'une espèce, les préférences individuelles peuvent varier du fait de la disponibilité ou non de certaines ressources, mais l'ensemble des ressources nécessaires pour qu'un secteur fournisse un habitat adéquat reste dans l'ensemble homogène au sein d'une même espèce (Krausman and Cain 2022). Les individus vont donc chercher à sélectionner les habitats regroupant les conditions qui leur sont favorables et à éviter ceux qui le sont moins (Manly *et al.* 2002). Les analyses de sélection d'habitats permettent de mettre en évidence les habitats qui vont être utilisés préférentiellement par les individus d'une même espèce parmi tous les habitats à leur disposition (Manly *et al.* 2002; Buskirk and Millspaugh 2006). Parmi les méthodes statistiques disponibles pour étudier la sélection d'habitats d'une espèce, la méthode des « *step-selection function* » est particulièrement adaptée aux données de trajectométrie (suivis télémétriques à fréquence suffisamment rapprochée pour correspondre aux trajets effectués par l'animal). En effet, elle a été développée pour prendre en compte les spécificités de ce type de données telles que les autocorrélations spatiales et temporelles (Thurfjell *et al.* 2014; Duchesne *et al.* 2015). L'autocorrélation est le fait que deux points rapprochés, dans le temps et/ou dans l'espace, ne sont pas indépendants du fait de cette proximité, ce qui peut alors introduire des biais dans les estimations des paramètres de sélection d'habitats (Dale and Fortin 2002; Fortin *et al.* 2005). Cependant, cette méthode a été développée pour l'étude d'espèces animales se déplaçant sur un plan 2D (Thurfjell *et al.* 2014; Duchesne *et al.* 2015), même si certains auteurs l'ont employée pour étudier la sélection d'habitats d'espèces volantes, sans alors tenir compte de la troisième dimension dans laquelle elles évoluent (Aben *et al.* 2021; Frankish *et al.* 2022; Cervantes *et al.* 2023). **Dans le troisième chapitre de cette thèse**, j'ai donc développé une méthode de « *step-selection function* » en trois dimensions afin de faire le lien entre la hauteur de vol et la sélection d'habitats, lors des

déplacements des aigles royaux. Cette méthode permet ensuite de prédire les secteurs où les habitats sont favorables à des vols à basse altitude, pour pouvoir les cartographier et visualiser les zones à risque de collision pour les aigles royaux avec les infrastructures aériennes. Ce troisième chapitre est présenté sous la forme d'un article scientifique en anglais en préparation, précédé d'un résumé en français.

La démarche globale de la thèse est résumée dans le schéma récapitulatif de la figure 1.12 et a vocation à être appliquée à d'autres espèces de grands rapaces pour lesquelles des données de suivis GPS sont disponibles en quantité suffisante.

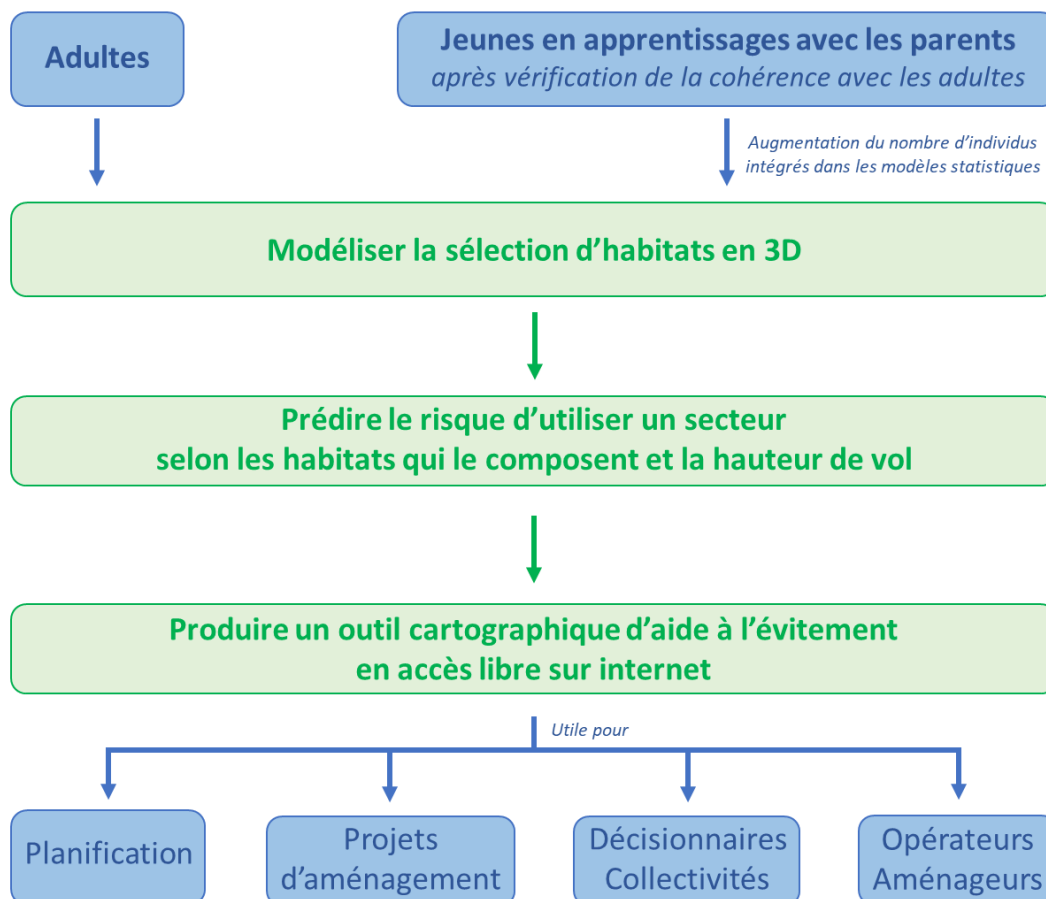
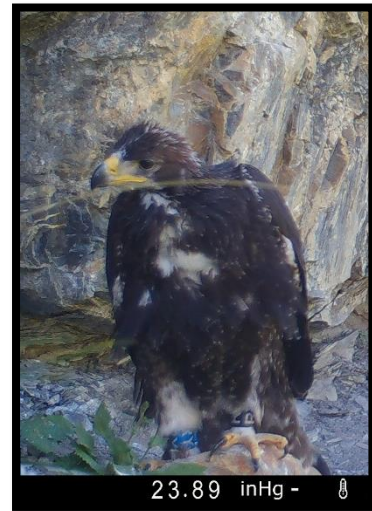


Figure 1.12 – Schéma récapitulatif de la démarche Risk4DRaptors.

II. Modèle biologique, matériels et méthodes



En haut : les trois juvéniles 'HE', 'ME' et 'RY' de la cohorte 2023 dans les Ecrins.
Crédits : Carla Campon - PNE, Cyril Coursier - PNE et piège photographique - PNE.

En bas : équipement d'un aigle royal adulte. Crédits : Mireille Coulon - PNE.

II.1. L'aigle royal comme modèle d'étude

II.1.1. Répartition, statut de protection et évolution des effectifs mondiaux et en France

L'aigle royal est un rapace diurne de la famille des Accipitridae et du genre *Aquila* (Tableau 2.1) qui est réparti dans tout l'hémisphère nord (Figure 2.1). On trouve à la fois des populations résidentes, dont les couples restent toute l'année sur leur territoire, et des populations migratrices alternant entre zones de reproduction et zones d'hivernage généralement plus au sud. L'espèce est divisée en six sous-espèces différentes, dont les répartitions géographiques se chevauchent théoriquement très peu voire pas du tout (Tableau 2.2). Certaines de ces sous-espèces sont strictement résidentes, les populations migratrices faisant partie uniquement des sous-espèces *A.c. chrysaetos* et *A.c. canadensis*. (Ricaud and Decorde 2009; Watson 2010; Katzner *et al.* 2020).

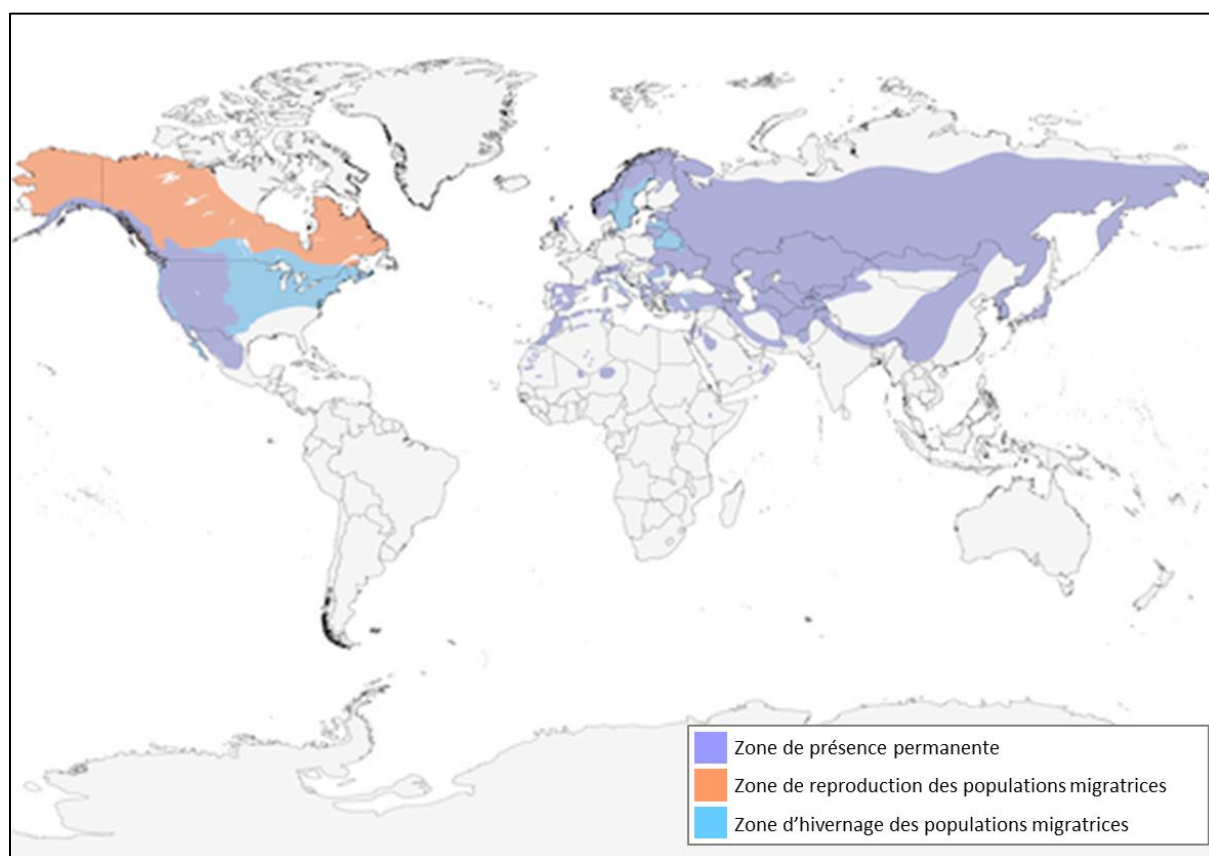


Figure 2.1 : Carte de répartition mondiale de l'aigle royal, avec en violet les populations sédentaires, en orange les zones où l'espèce n'est présente qu'en période de reproduction des populations migratrices et en bleu les zones où l'espèce n'est présente qu'en période d'hivernage des populations migratrices.

Source : <https://birdsoftheworld.org/bow/species/goleag>

En France métropolitaine, l'espèce est présente au sud d'une diagonale allant des Pyrénées Atlantique au Jura, ainsi qu'en Corse (Figure 2.3). On est principalement en présence de la sous-espèce

A.c. chrysaetos, mais la présence de la sous-espèce *A.c. homeyeri* est notée comme possible dans les Pyrénées (Ricaud and Decorde 2009). A noter que la sous-espèce *A.c. canadensis* est également présente à St Pierre et Miquelon (MNHN and OFB 2024) (Figure 2.2). Ces sous-espèces ont été décrites sur critères morphologiques mais les premières analyses génétiques montreraient que la population française est mélangée entre les haplotypes méditerranéens et holarctiques (Nebel *et al.* 2015, 2019; Karabanina *et al.* 2024), sans lien établi entre ces haplotypes et les différentes sous-espèces.

Tableau 2.1 : Classification de l'aigle royal. Photographie : piège photographique - Arzhela Hemery - CNRS.

Règne	Animal
Embranchement	Chordés
Classe	Oiseaux
Groupe	Rapaces
Ordre	Accipitriformes
Famille	Accipitridae
Sous-famille	Aquilinae
Genre	<i>Aquila</i>
Espèce	<i>chrysaetos</i>

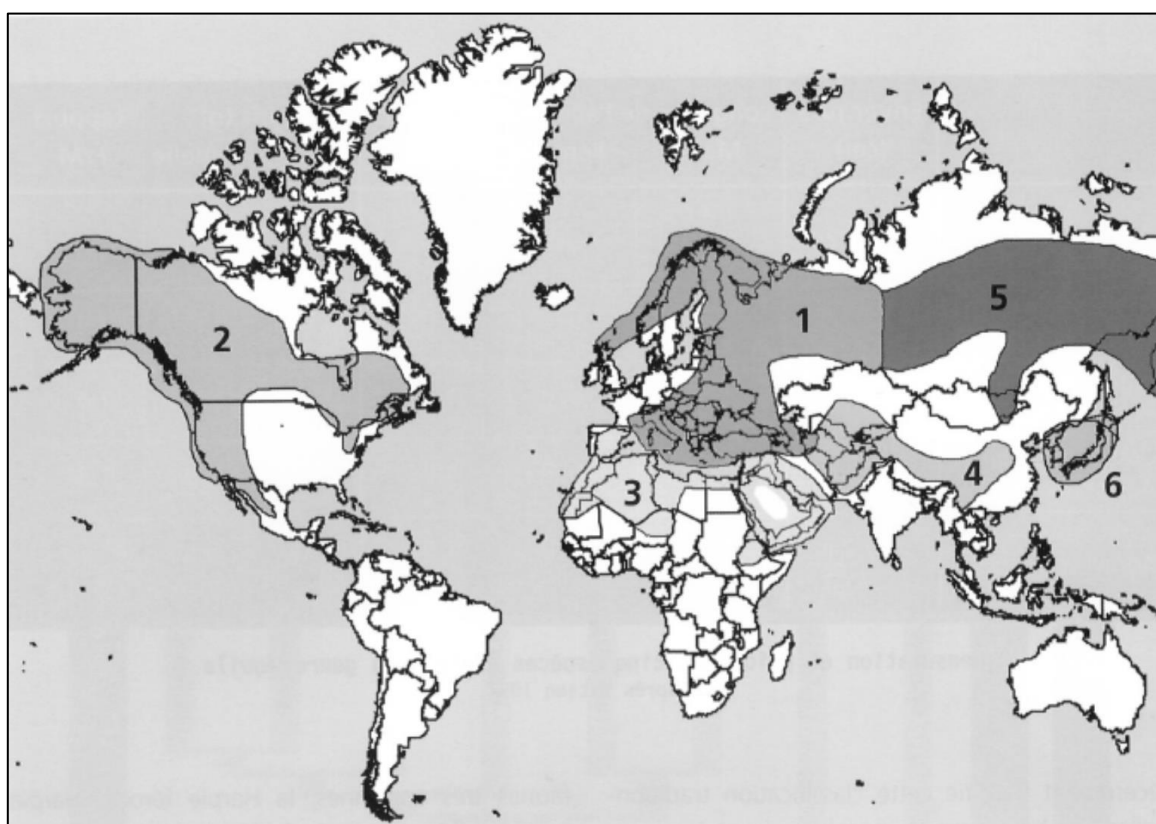
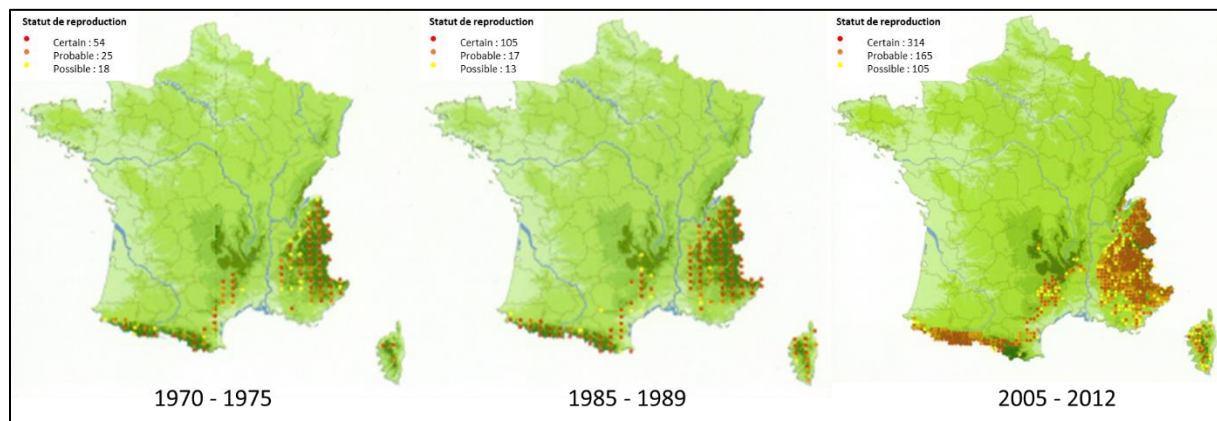


Figure 2.2 : Carte de répartition mondiale des sous-espèces de l'aigle royal, 1) *A. chrysaetos chrysaetos*, 2) *A. chrysaetos canadensis*, 3) *A. chrysaetos homeyeri*, 4) *A. chrysaetos daphanea*, 5) *A. chrysaetos kamtschatica*, 6) *A. chrysaetos japonica*. Source : Ricaud & Decorde 2009.

Tableau 2.2 : Différentes sous-espèces d’aigles royaux.

Sous-espèce	Répartition	Migrateurs / Résidents
<i>Aquila chrysaetos chrysaetos</i>	Europe du nord et de l’est	Les deux
<i>Aquila chrysaetos homeyeri</i>	Sud-ouest de l’Europe et Afrique	Résidents
<i>Aquila chrysaetos daphanea</i>	Asie centrale	Résidents
<i>Aquila chrysaetos kamtschatica</i>	Nord-est de l’Asie	Résidents
<i>Aquila chrysaetos japonica</i>	Japon et Corée	Résidents
<i>Aquila chrysaetos canadensis</i>	Amérique du nord	Les deux

L’aigle royal est une espèce protégée aux niveaux français, européens et internationaux par différentes conventions que la France a ratifié : annexe II de la convention de Berne (protection de la faune sauvage et de ses habitats), annexe II de la convention de Bonn (conservation des espèces migratrices) et annexe II de la convention de Washington (CITES). En France, l’espèce est strictement protégée, comme tous les rapaces, depuis la loi du 10 juillet 1976 sur la protection de la nature (loi n°76-629), et l’arrêté du 17 avril 1981 fixant la liste des mammifères et oiseaux protégés en métropole (Ricaud and Decorde 2009; MNHN and OFB 2024).

**Figure 2.3** : Cartes de répartition de l’aigle royal en France, de 1970 à 2012. Source : Issa & Muller 2015.

Avant ces différentes mesures de protection, l’espèce était chassée, désairée, braconnée ou empoisonnée en France comme partout dans le monde, à tel point que, après la seconde guerre mondiale, ses effectifs avaient considérablement diminué. En France, dans les années 1980, l’espèce n’était plus présente que dans les massifs montagneux des Alpes et des Pyrénées, ainsi qu’un petit noyau d’une dizaine de couples dans le Massif Central (Ricaud and Decorde 2009; Issa and Muller 2015) (Figure 2.3). Son statut de protection ainsi que les mesures de conservations prises à son égard ont permis aux effectifs d’augmenter à nouveau (estimés à 190-236 couples en 1982 contre 450-500 couples en 2012 (Issa and Muller 2015)), et à l’espèce de recoloniser de nombreux secteurs

montagneux du sud-est de la France, du Massif Central, du nord des Alpes, du Jura et du piémont pyrénéen. L'aigle royal est classé par l'IUCN en « préoccupation mineure » aux niveaux européen et mondial, et « vulnérable » au niveau français (Tableau 2.3) (MNHN and OFB 2024).

Tableau 2.3 : Catégorie au regard de liste rouge de l'IUCN et ses déclinaisons à différents échelons géographiques, et tendance d'évolution des effectifs au cours des dernières décennies.

LC = préoccupation mineure ; VU = vulnérable ; EN = en danger ; CR = en danger critique.

Source : https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2645/tab/statut#ancStatutEspece

	CATEGORIE	EVOLUTION
MONDE	LC	Stable
EUROPE	LC	En augmentation
FRANCE	VU	En augmentation
OCCITANIE	VU	En augmentation
PROVENCE-ALPES-COTE D'AZUR	VU	En augmentation
AUVERGNE-RHONE-ALPES	VU	En augmentation
BOURGOGNE-FRANCHE-COMTE	CR	En augmentation
CORSE	EN	En augmentation
NOUVELLE-AQUITAINE	?	En augmentation

II.1.2. Ecologie générale

Dans l'hémisphère nord, l'aigle royal occupe un large éventail d'habitats, de la toundra arctique aux déserts subtropicaux (Katzner *et al.* 2020). En France, les individus reproducteurs sont cantonnés en majorité dans les zones montagneuses des Pyrénées, des Alpes, du Massif Central et de la Corse, résultat de siècles d'extermination dans les secteurs plus faciles d'accès. Depuis que les effectifs augmentent à nouveau, ces secteurs sont arrivés à saturation et l'espèce s'établit de plus en plus dans des zones de moyenne et basse montagne, des Pré-Alpes du nord au sud, du Jura, du piémont Pyrénéen ainsi que des marges du Massif Central, en bordure des territoires occupés et arrivés à saturation (Ricaud and Decorde 2009; Issa and Muller 2015).

Les couples cantonnés sont monogames et défendent un territoire, qui constitue leur domaine vital (Encadré n°2.1). Ces territoires comportent plusieurs zones de chasse, ainsi que les secteurs de reproduction (aires) et des perchoirs ou reposoirs composés d'arbres, de promontoirs rocheux ou parfois d'infrastructures anthropiques (pylônes). Dans le Massif Central, les territoires ont une superficie comprise entre 90 et 170 km² alors que dans les Alpes la superficie est plutôt de 30 à 50 km² (Hemery and Itty *unpub data*). Ces différences sont probablement dues à la topographie mais également à la disponibilité en proies. L'aigle royal chasse à l'affût ou en vol, dans des milieux ouverts,

différents types de mammifères (petits, moyens et jeunes ongulés, comme par exemple des écureuils, des renards ou des jeunes chamois) ainsi que des oiseaux et parfois des reptiles. Il est également charognard quand les proies vivantes sont moins disponibles (par exemple en hiver) ou difficiles à attraper (pour un jeune inexpérimenté) (Ricaud and Decorde 2009).

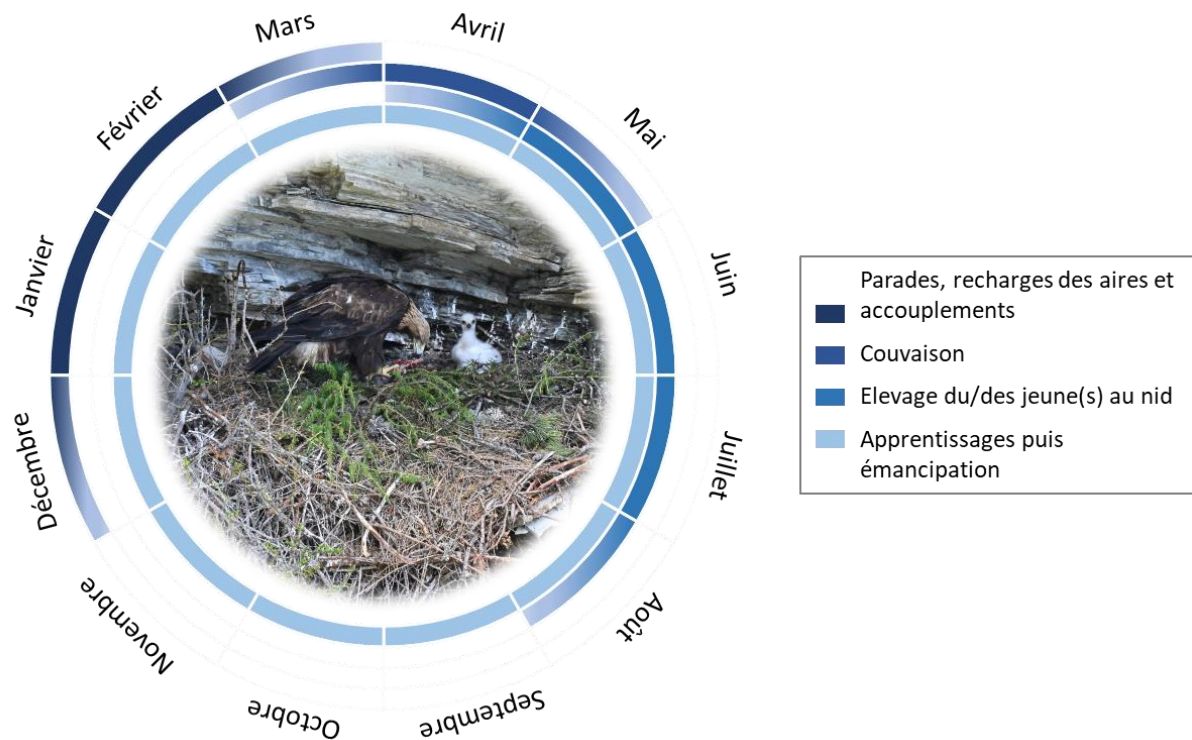


Figure 2.4 : Phénologie de la reproduction des aigles royaux en France. Photographie : Rodolphe Papet - PNE.

L'espèce niche majoritairement dans des falaises, mais on trouve également des aires dans des résineux, exceptionnellement dans des feuillus (Ricaud and Decorde 2009). La période de reproduction commence en décembre ou janvier, avec la recharge des aires, les parades puis les accouplements (Figure 2.4). En France, les pontes ont lieu en mars voire début avril, selon les secteurs de la zone de répartition (Ricaud and Decorde 2009; Hemery *et al.* 2023). Les aigles royaux pondent en général deux œufs, très rarement trois. La couvaison dure 42 à 45 jours et se termine entre avril et mai, l'éclosion du deuxième œuf ayant lieu deux à cinq jours après le premier. Il s'ensuit alors plusieurs semaines d'élevage du/des jeune(s) au nid, les envols se déroulant entre début juillet et mi-août, à l'âge de 75-85 jours. Les jeunes restent ensuite plusieurs mois en apprentissages avec leurs parents afin de maîtriser les techniques de vol et de chasse. La durée de cette période est très variable mais dure en moyenne six mois (Chapitre 1) (Figure 2.4).

La période d'apprentissages du jeune prend fin lorsque celui-ci quitte définitivement le territoire de ses parents et entame sa période d'erratisme (Weston *et al.* 2013b). Cette phase de dispersion peut durer plusieurs années, pendant laquelle les jeunes vont parfaire leurs techniques de chasse, les interactions avec les autres individus et également prospecter de larges secteurs géographiques (Watson 2010). Les suivis GPS en France ont mis en évidence que les individus erratiques prospectaient bien au-delà de la zone de répartition de l'espèce. C'est également la période pendant laquelle les individus vont chercher un territoire où se cantonner ainsi qu'un partenaire (Ricaud and Decorde 2009; Watson 2010).

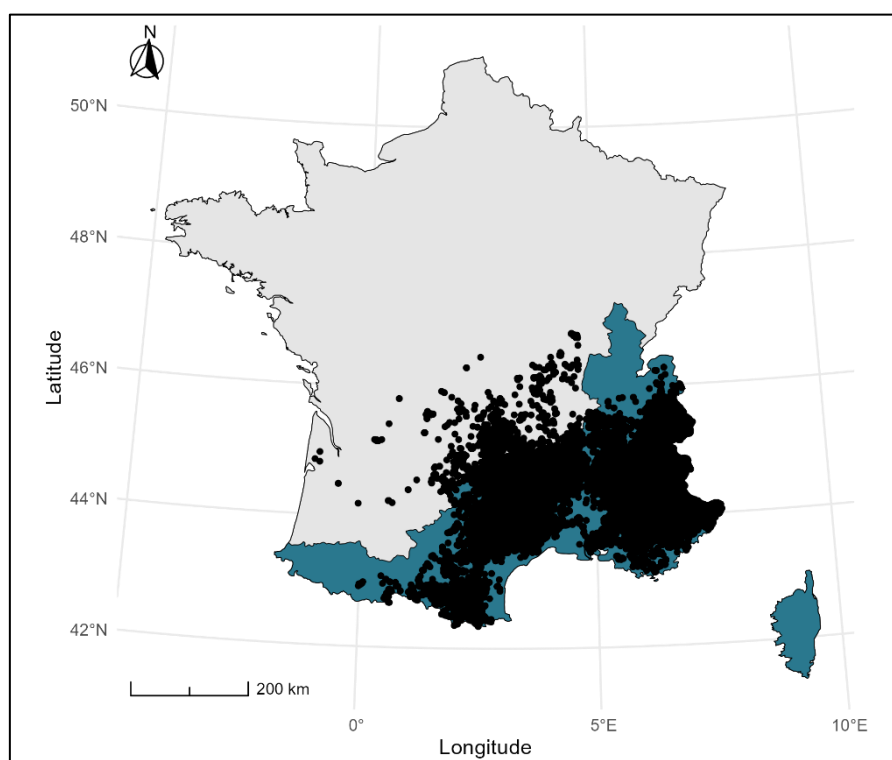


Figure 2.5 : Erratisme d'une centaine d'individus équipés dans le cadre du PP-579, après filtres pour ne conserver qu'un point par jour. En bleu, les départements dans lesquels au moins un couple reproducteur est présent.

Encadré 2.1 : Territoire et domaine vital chez l'aigle royal en France

Domaine vital : « Secteur traversé par un animal au cours de ses activités normales de recherche de nourriture, de reproduction et de soins à sa progéniture. Les sorties occasionnelles en dehors de ce secteur, peut-être de nature exploratoire, ne doivent pas être considérées comme faisant partie du domaine vital. » (Burt 1943). Le domaine vital peut être défini à partir de la méthode des Kernels (Worton 1987). On prend alors le Kernel à 50% (secteur regroupant 50% des localisations de l'individu) pour délimiter la zone cœur du domaine vital, et le Kernel à 95% (voire 99%) pour le domaine vital.

Territoire : « Le territoire est la partie du domaine vital d'un animal qui est défendue, protégée contre les intrus, pouvant représenter l'intégralité du domaine vital comme uniquement le nid. » (Burt 1943)

Pour les populations d'aigles royaux en France, qui sont sédentaires, le territoire d'un individu cantonné correspond à l'intégralité de son domaine vital. Dans ce cas précis, ces deux termes peuvent être utilisés comme des synonymes.

En phase d'erratisme, les immatures alternent entre phases d'explorations, à plus ou moins longues distances, et phases de cantonnement temporaire, dans des secteurs qu'ils vont alors prospecter plus activement, pouvant s'apparenter à un pseudo-cantonnement (Weston 2014; Chaubet *et al.* in prep). Les secteurs de cantonnement temporaire peuvent se situer dans des secteurs non encore occupés par des individus territoriaux, mais ils peuvent également recouvrir partiellement le domaine vital d'un couple cantonné (Figure 2.1.1).

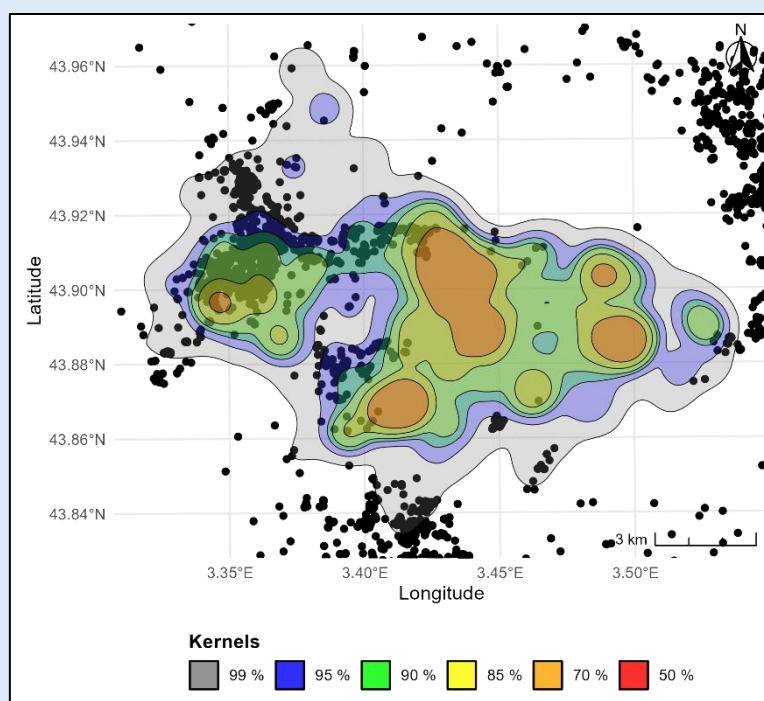


Figure 2.1.1 : Exemple de domaine vital d'un individu cantonné sur un territoire (matérialisé par les différents niveaux de Kernels), dont une partie est recoupée partiellement par un secteur de cantonnement temporaire d'un individu erratique (points noirs visibles par transparence jusqu'au sein d'un noyau du cœur de domaine vital, Kernel à 50 %).

II.2. Les méthodes de captures et le suivi télémétrique

II.2.1. Le programme de baguage et de suivi télémétrique de l'aigle royal en France

Les données « aigle royal » de cette thèse sont issues du PP-579, autorisé par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), et porté par Christian Itty de l'association BECOT. Ce programme s'est concentré au départ sur la population d'aigles royaux du sud du Massif Central (Hérault, Gard, Aveyron, Lozère, Ardèche) (Figure 2.6). Il a été initié en 2012 avec deux objectifs principaux :

- Dans un premier temps, étudier les paramètres démographiques et les échanges d'individus entre sites de reproduction, grâce au suivi d'individus bagués (par des bagues de couleurs avec identifiants uniques et identifiables à distance).
- Dans un second temps, étudier l'utilisation du territoire des couples cantonnés, notamment dans des contextes d'implantations d'infrastructures aériennes, mais aussi la dispersion des jeunes, grâce au suivi télémétrique d'individus équipés de balises GPS.

Depuis 2021, l'association AETOS porte également un programme personnel de suivi télémétrique des aigles royaux, en Savoie (PP-1097 porté par Mylène Herrmann), mais seules les données du PP-579 sont traitées dans cette thèse.

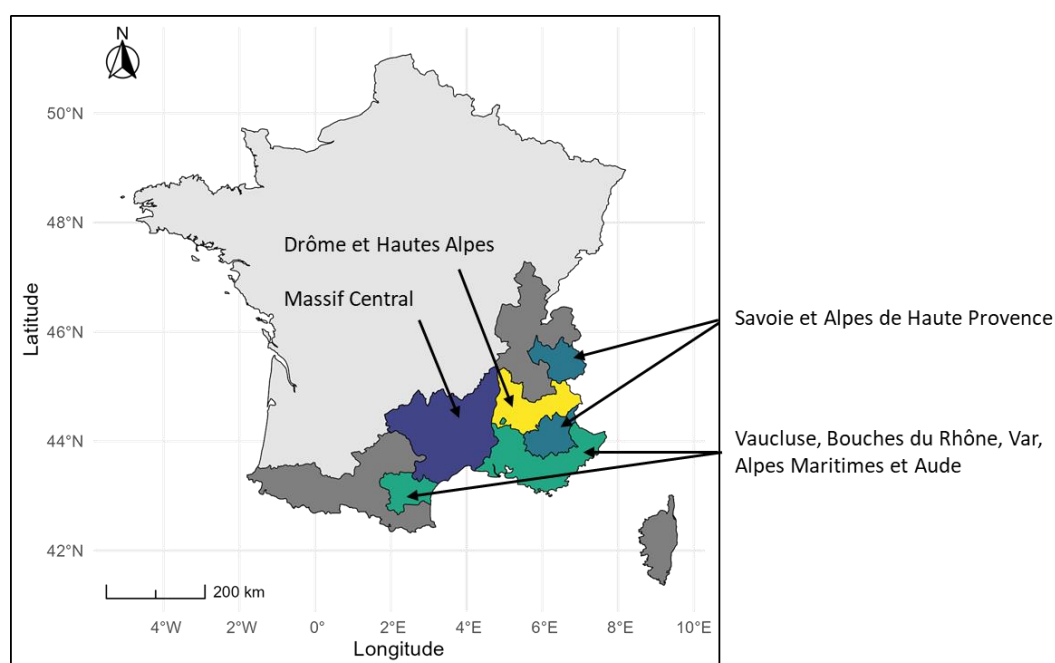


Figure 2.6 : Départements où des aigles royaux ont été suivis par télémétrie dans le cadre du PP-579. En violet, le secteur « historique » du Massif Central. En jaune, les deux départements ajoutés en 2018. En vert, les départements ajoutés à partir de 2021. En bleu, les départements où des individus équipés se sont cantonnés, mais sans équipement dans le cadre du PP-579. En gris foncé, les départements dans lesquels au moins un couple reproducteur est présent.

En 2018, les populations d'aigles royaux de deux nouveaux départements ont été intégrées : les Hautes Alpes et la Drôme (Figure 2.6). L'intégration des Hautes Alpes est liée à un projet de suivi télémétrique dans le cadre de la rénovation du réseau de lignes à Très Haute Tension de la Haute Durance, afin d'identifier des zones à risque qui nécessiteraient d'être équipées en balises avifaune (dispositifs conçus pour rendre les câbles plus visibles par les oiseaux). L'ajout de la Drôme s'est fait quant à lui dans une logique de réunion des deux zones d'études « Massif Central » et « Hautes Alpes », afin d'étudier les possibles connexions entre ces deux populations. A partir de 2021, le programme d'équipement GPS s'est progressivement étendu aux départements des Pré-Alpes du sud (Vaucluse, Bouche du Rhône, Var et Alpes-Maritimes) ainsi qu'à l'Aude, zones de recolonisation de l'espèce, où elle peut notamment entrer en concurrence avec l'aigle de Bonelli (Figure 2.6). Parallèlement, depuis 2018, des individus ayant séjournés en centre de soins pour faune sauvage sont également équipés au moment de leur relâché, afin d'étudier leur réintégration dans leur milieu naturel et dans la population (mais les données de suivis GPS de ces individus n'ont pas été intégrées dans les analyses de cette thèse).

Les premières années du PP-579, seul le baguage d'aiglons au nid a été réalisé. Les déploiements de balises GPS ont démarré en 2014 avec les premières captures d'aigles royaux adultes dans le Massif Central. Les juvéniles ont quant à eux été équipés de balises GPS à partir du printemps 2016.

II.2.2. La méthode de capture des aigles adultes

Plusieurs méthodes sont décrites dans la littérature pour capturer des aigles adultes (Silvy 2020). La plus commune consiste à capturer les individus durant l'hiver, en les attirant sur des proies mortes (García *et al.* 2021). En effet, à cette période de l'année, les ressources alimentaires sont limitées et les aigles adoptent des comportements charognards (Watson 2010). C'est la méthode adoptée par Christian Itty dans le Massif Central et celle qui a été utilisée ensuite dans les Hautes Alpes. La capture se réalise avec un piège (filet projeté spécifiquement développé pour les aigles royaux par Victor Garcia-Mattaranz et adapté par Christian Itty et Frédéric Chapalain). Deux personnes expérimentées sont nécessaires à la capture. Une de ces personnes est cachée dans un affût à proximité du piège, l'autre est postée à l'écart pour observer les mouvements des aigles sur le territoire. Le temps entre l'installation du piège et la capture est très variable selon les individus. Cela peut aller d'un à deux jours à plus de quinze jours... voire plusieurs années et même ne jamais intervenir. Ces captures peuvent avoir lieu d'octobre-novembre à février-mars, période durant laquelle les aigles royaux peuvent être charognards, avant le début des couvaisons. A noter qu'un individu en erratisme peut tout autant être

attiré par la proie que des adultes territoriaux et venir sur le dispositif. Selon le contexte, ils ont parfois été capturés par cette méthode.

Le matériel de capture est relativement lourd et encombrant, ce qui implique de pouvoir aller en voiture à proximité immédiate des lieux de capture identifiés. Ce paramètre est à prendre en compte dans le choix des emplacements de capture, en plus du caractère attractif du site pour les aigles, restreignant parfois beaucoup les options possibles sur certains territoires. La décision de capturer ou non revient à la personne expérimentée qui attend dans l'affût non loin du système. Cette décision se base sur le comportement de l'oiseau, pour déterminer si c'est le bon moment ou non pour déclencher le piège. Le choix de ce moment est crucial : il ne peut pas être réalisé n'importe quand, au risque de voir la capture échouer, ou pire, de blesser l'oiseau si le timing est mauvais. L'expérience des bagueurs est donc le facteur clé dans ce type d'opération (Figure 2.7).



Figure 2.7 : Site de capture, une fois le piège installé et bien camouflé (à gauche). Comportement charognard d'un aigle royal durant l'hiver (à droite). Crédits : Cyril Coursier - PNE (à gauche) et pièges photographiques - Arzhela Hemery - CNRS (à droite).

Lorsque l'individu est capturé, il est équipé d'un chaperon sur la tête et de manchons sur les serres. Les risques sont ensuite considérés comme nuls pour les expérimentateurs, et la personne accompagnant le bagueur est alors mobilisée pour le baguage, la réalisation des mesures morphométriques (Figure 2.8) et l'aide à l'installation de la balise GPS. Les mesures morphométriques permettent, entre autres, de sexer les individus. Deux à trois petites plumes de couverture sont systématiquement prélevées et conservées au sec dans une enveloppe en papier. En cas de doute sur le sexe de l'individu, un sexage ADN a été réalisé à partir d'une de ces plumes, à l'aide des primeurs 2550F - 2718R (Fridolfsson and Ellegren 1999). Le temps de manipulation de l'aigle est d'environ 30-45 minutes. L'individu est alors relâché soit en le posant au sol soit en lui donnant une impulsion pour l'envol.



Figure 2.8 : Prises de mesures morphométriques sur des aigles adultes. Crédits : Mireille Coulon - PNE (à gauche) et Thierry Maillet - PNE (à droite).

II.2.3. La méthode de capture des aiglons

L'équipement des juvéniles est très différent de celui des adultes. Il se réalise au nid dans une fenêtre temporelle assez contrainte (à un âge compris entre 46 et 58 jours). Le choix de l'âge est crucial car il assure que les individus soient assez grands pour supporter le poids de la balise mais encore trop jeunes pour avoir le réflexe de se jeter dans le vide à l'approche de la personne venant le capturer. Ces captures s'étalent de début juin à mi-juillet, selon le caractère précoce ou tardif de la reproduction. La capture implique de ce fait un suivi très précis de la reproduction (passages réguliers et rapprochés pour connaître les dates de ponte et/ou d'éclosion) afin d'être certain de l'âge des poussins, et implique donc un temps de terrain conséquent en amont de l'équipement. Cette méthode requiert aussi que l'accès au nid soit repéré en amont (soit par le haut, le cas le plus général d'une descente en rappel, éventuellement par le bas) (Figure 2.9).

La méthode de capture et d'équipement des aiglons est relativement courte. Elle consiste à aller chercher le poussin dans le nid (Figure 2.9) et l'apporter au bagueur, qui se trouve dans un endroit dégagé et accessible pour le baguage, les mesures morphométriques (Figure 2.10) et l'équipement avec la balise GPS. Chaperon et manchons sont généralement posés aussi (au moins le chaperon, les juvéniles n'ayant pas le réflexe de préhension). Comme pour les adultes, les mesures morphométriques permettent, entre autres, de sexer les individus. Deux à trois petites plumes en pousse sont systématiquement prélevées et conservées dans un tube hermétique avec de l'alcool à 90%. En cas de doute sur le sexe de l'individu, un sexage ADN a été réalisé à partir d'une de ces plumes, avec les primeurs 2550F - 2718R (Fridolfsson and Ellegren 1999). Le juvénile équipé est ensuite remis au nid. L'opération complète prend entre une journée ou une demi-journée selon la difficulté d'accès

au nid. La capture se réalise par une personne très expérimentée, à la fois au travail sur corde et à gérer la réaction des oiseaux.



Figure 2.9 : Accès à des aires d'aigles par des cordistes expérimentés. Crédits : Cyril Coursier - PNE (à droite), Constant Separi - PNE (au centre), Arzhela Hemery - CNRS (à gauche).

Contrairement à la capture d'adultes qui mobilise deux personnes pendant huit jours en moyenne, l'équipement de juvéniles mobilise uniquement trois personnes pour une demi-journée ou une journée selon l'accessibilité de l'aire. Deux captures peuvent donc parfois se dérouler dans la même journée selon la synchronisation des pontes (même âge des poussins sur deux couples différents, à des distances raisonnables) et l'accessibilité des aires. À noter que cette possibilité est relativement rare dans les Hautes Alpes du fait de la difficulté d'accès des aires dans la zone d'étude, mais fréquente dans le Massif Central.

En parallèle de l'équipement de l'aiglon, du matériel biologique est systématiquement prélevé dans les nids. Il peut s'agir de restes alimentaires, utiles pour déterminer le régime alimentaire des aigles juvéniles, et évaluer notamment les différences entre territoires et/ou massifs. Les plumes d'adultes laissées dans les nids sont également récoltées, pour des analyses génétiques ultérieures. Ces plumes ont, par exemple, servi à mettre au point un protocole de suivi démographique non invasif (voir article scientifique publié dans la revue *Ibis*, disponible en annexe 8), protocole qui va ensuite être testé en conditions réelles dans le Parc National des Ecrins et le Massif Central.



Figure 2.10 : Prises de mesures morphométriques sur des aiglons. Crédits : Cyril Coursier - PNE (à gauche) et Olivier Le François - PNE (à droite).

II.2.4. Les balises GPS, la méthode de pose et les effectifs équipés

La fixation des balises GPS sur les individus diffère légèrement entre les adultes et les juvéniles. Pour les adultes, le harnais est fait sur mesure au moment de la pose, alors que pour les juvéniles le harnais est évolutif, c'est-à-dire que sa taille va suivre la progression en croissance de l'aiglon (Figure 2.11 à droite). Dans les deux cas, elles sont fixées avec des rubans en Téflon qui permettent à la fois une très grande résistance et qui sont suffisamment lisses pour ne pas blesser les individus. Elles sont fixées en harnais (méthode dite « wing loop ») sur le dos des individus, entre les ailes (Anderson *et al.* 2020). Aucun des individus repris avec leur équipement (parmi les 54 individus retrouvés morts ou recapturés pour changement de balise GPS) ne présentait le moindre signe de blessure ou d'abrasion de la peau ou des plumes avec ce dispositif et cela même plusieurs années après équipement. A noter que le harnais dispose d'un « lien faible » constitué de nœuds de couture en fil de coton, qui assure que le dispositif se détache si l'individu l'accroche quelque part (Figure 2.11 à gauche). Cela garantit un maximum de sécurité à l'aigle.



Figure 2.11 : Pose du harnais du GPS sur des aigles royaux. A gauche : fermeture du harnais par un « lien faible ». A droite : ajustement du harnais évolutif sur un aiglon. Crédits : Mireille Coulon - PNE.

Depuis 2014, quatre fournisseurs différents de balises GPS ont été utilisées dans le cadre du PP-579 : Ecotone, E-Obs, Microwave et Ornitela (Figure 2.12, Tableaux 2.4 et 2.5). Depuis 2017, toutes les balises neuves sont des modèles OT50 d'Ornitela, présentant le meilleur rapport qualité - prix. En plus de mesurer l'altitude et la vitesse instantanée associées à chaque localisation GPS, les balises Ornitela peuvent prendre les localisations en haute fréquence, à savoir un point par seconde. Cette haute fréquence peut être prise par intervalles de temps définis par l'utilisateur (« bursts », c'est-à-dire « séquences à haute fréquence ») mais également dans des « geofences » (c'est-à-dire « clôtures virtuelles »), qui sont des secteurs géographiques définis par l'utilisateur, ainsi qu'en « détection du vol », où la haute fréquence se met en marche lorsque la balise détecte un envol (via les données d'accélérométrie).



Figure 2.12 : Exemples de bagues et de balises GPS (Ornitela - OT50 à gauche, Ecotone - Skua à droite) utilisées pour équiper les aigles royaux. Crédits : Arzhela Hemery - CNRS (à gauche) et Christian Itty - BECOT (à droite).

Tableau 2.4 : Détails sur les balises GPS utilisées, les différentes marques et les différents modèles. Les altitudes mesurées par rapport au géoïde peuvent être utilisées sans retraitement alors que les altitudes mesurées par rapport à l'ellipsoïde nécessitent d'être converties.

Marque - modèle	Altitude	Vitesse	Bursts	Geofences	Détection vol
Ornitela - OT50	Oui (géoïde)	Oui	Oui	Oui	Oui
Ornitela - OT30	Oui (géoïde)	Oui	Oui	Oui	Oui
Ornitela - OT25	Oui (géoïde)	Oui	Oui	Oui	Oui
Microwave	Oui (géoïde)	Oui	Oui	Non	Non
E-Obs	Oui (ellipsoïde)	Oui	Oui	Non	Non
Ecotone - Skua	Oui (ellipsoïde)	Oui	Non	Non	Non
Ecotone - Saker	Non	Non	Non	Non	Non

Géoïde : la surface terrestre n'a pas une forme géométrique de sphère mais est aplatie aux pôles et déformées selon les continents. Cette surface bosselée est appelée « géoïde ».

Ellipsoïde : forme géométrique quasiment sphérique car aplatie aux pôles, et servant de modélisation de la surface terrestre, notamment pour les projections cartographiques.

Source : <https://geoconfluences.ens-lyon.fr/glossaire/geoide-ellipsoide>

Au total, depuis 2014 (et sans compter la cohorte de 2024), ce sont 51 individus cantonnés, 151 juvéniles en apprentissages et 141 individus en erratisme qui ont été suivis par télémétrie dans le cadre du PP-579 (Tableau 2.5). Parmi les individus cantonnés, certains ont été capturés alors qu'ils étaient déjà présents sur leur territoire, et d'autres se sont cantonnés sur des territoires alors qu'ils avaient été équipés au nid ou capturés lorsqu'ils étaient en erratisme, et dont les balises GPS fonctionnaient toujours au moment de leur cantonnement. Parmi les individus erratiques, la plupart sont des individus équipés au nid et ayant quitté leur territoire de naissance, mais quelques individus ont également été capturés et équipés alors qu'ils étaient déjà en erratisme. Ce qui fait un total de 192 individus différents équipés de balises GPS dans le cadre du P-579 : 100 dans le Massif Central depuis 2014, 43 dans les Alpes depuis 2018, 38 dans les Pré-Alpes du sud depuis 2018, 2 dans les Pyrénées en 2023, et 9 suite à un passage en centre de soins pour faune sauvage depuis 2018 (Tableau 2.6).

Tableau 2.5 : Nombre d'individus équipés avec les différentes marques et les différents modèles de balises GPS, selon leur statut au moment de l'équipement (cantonné sur un territoire, juvénile en apprentissages sur son territoire de naissance, individu en erratisme capturé à la place d'un individu cantonné).

Statut	Cantonnés	Juvéniles	Erratiques	Total
Ornitela - OT50	35	125	113	273
Ornitela - OT30	0	1	1	2
Ornitela - OT25	0	4	6	10
Microwave	1	1	1	3
E-Obs	2	2	1	5
Ecotone - Skua	12	8	10	30
Ecotone - Saker	1	10	9	20
Total	51	151	141	343

Tableau 2.6 : Détails des études Movebank où sont archivées les données GPS du PP-579. Les chiffres entre parenthèses correspondent à des individus qui se sont cantonnés alors qu'ils avaient été équipés juvéniles ou erratiques, dont une nouvelle fiche a été créée, et qui sont issus soit de la même étude soit d'une autre étude du PP-579.

Nom de l'étude sur Movebank	Départements concernés	Nombre d'individus
Aquila Chrysaetos Golden Eagle France/ Central massif [ID_PROG 579]	07, 12, 30, 34, 48 + 11	100 (+ 9)
Aquila Chrysaetos Golden Eagle France/ Hautes Alpes [ID_PROG 579]	04, 05, 73	43 (+ 4)
Aquila chrysaetos Golden Eagle France/ Pre-Alpes du Sud [ID_PROG 579]	06, 13, 26, 83, 84	38 (+ 2)
Aquila chrysaetos Golden Eagle France/ Corbieres [ID_PROG 579]	11	2 (+ 1)
Aquila Chrysaetos Golden Eagle France/ wildlife rescue centers [ID_PROG 579]	France	9

A la date du 1^e janvier 2024 et parmi tous les aigles royaux équipés, les suivis télémétriques se sont arrêtés pour environ 38.5% des individus, pour des raisons techniques (arrêt ou perte de la balise, casse du panneau solaire, etc.), environ 10% sont morts naturellement (maladie, compétition, dénutrition, etc.) et environ 13.5% sont morts pour des raisons anthropiques. Parmi les causes d'origine humaine, le braconnage (tir avéré ou très probable, empoisonnement) représente environ 28.5% de la totalité des cas de mortalités (13 sur 46) et les infrastructures aériennes (lignes électriques et éoliennes) représentent environ 21.5% de ces mêmes mortalités (10 sur 46). Au total, les mortalités d'origine anthropique représentent 56.5% des cas, contre 43.5% des cas pour les mortalités naturelles.

Les données GPS du PP-579 sont archivées sur la plateforme en ligne www.movebank.org, réparties dans cinq études différentes (Tableau 2.6). L'accès à ces études est strictement confidentiel, car les données GPS peuvent amener à localiser les aires utilisées par les individus cantonnés lors de leur reproduction, ainsi que les perchoirs et secteurs fréquemment utilisés par les individus. Afin d'éviter tout dérangement de cette espèce protégée, l'accès à ces données nécessite une demande argumentée auprès du gestionnaire et propriétaire des données, Christian Itty.

A l'automne 2017, j'ai commencé la formation au baguage d'aigles royaux et à la pose de balises GPS en « sac à dos », sur individus adultes et juvéniles, formation validée par le CRBPO en juin 2019. Entre le printemps 2018 et le printemps 2024, j'ai donc équipé 39 poussins, 13 adultes ou erratiques capturés au filet et 5 individus passés en centres de soins.

Encadré 2.2 : Evaluation de la justesse et de la précision de la mesure de la hauteur de vol par les balises GPS avant leur pose sur des oiseaux

La plupart des balises GPS actuelles permettent d'obtenir la hauteur de vol de l'individu en mesurant l'altitude de vol, à laquelle on soustrait ensuite l'altitude du sol obtenue via un modèle numérique de terrain (MNT). Cependant, des études ont montré qu'il existait plusieurs sources d'erreur dans ces mesures de hauteur de vol (Péron *et al.* 2017) liées notamment à l'incertitude autour de la mesure d'altitude par le capteur intégré dans les balises GPS, mais également à cause d'une incertitude dans l'altitude fournie par le MNT (Péron *et al.* 2020) (Figure 2.2.1). Les fabricants de capteur ne communiquent pas cette incertitude aux fabricants de balises GPS (Zydelis, pers. comm. pour Ornitela).

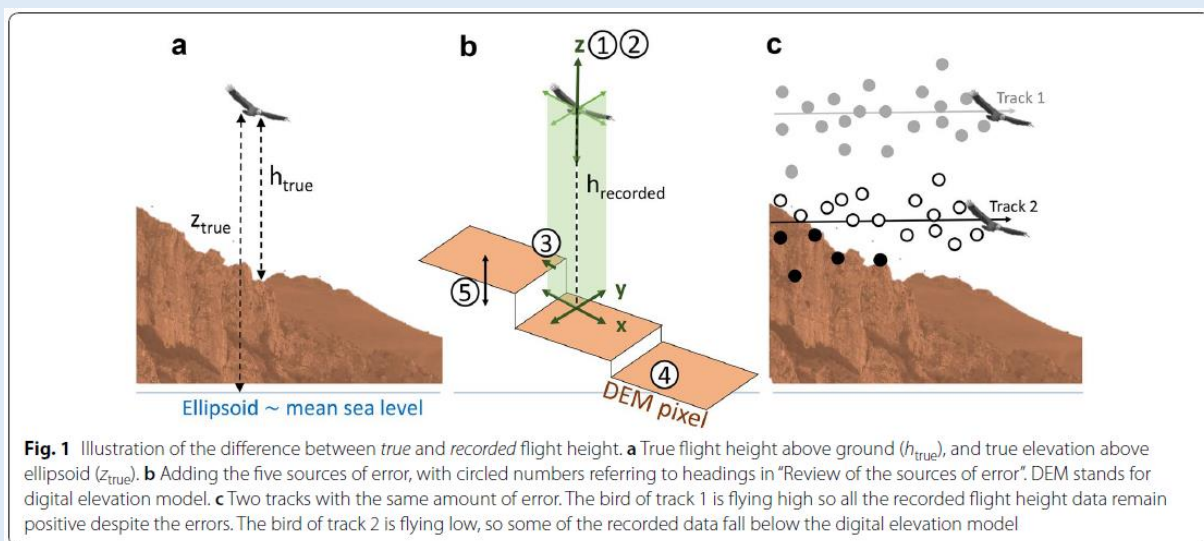


Figure 2.2.1 : Sources d'erreurs d'estimation de la hauteur de vol par les balises GPS. Source : Péron *et al.* 2020.

Pour prendre en compte ces erreurs dans les analyses faisant appel à la hauteur de vol, certains auteurs préconisent de les corriger via une étape préliminaire (approche de type « *state-space models* ») (Ross-Smith *et al.* 2016; Péron *et al.* 2017). Cependant ces modèles sont complexes à mettre en œuvre et leurs temps de calculs peuvent être très longs. Une faible incertitude autour de cette mesure peut cependant permettre d'éviter d'employer ce type de modèles. Afin de décider si ce type de procédure était nécessaire avec les données de suivis télémétriques des aigles royaux, nous avons testé les balises GPS que nous utilisons pour évaluer l'incertitude autour de leur mesure des altitudes.

Pour cela, nous avons testé 5 balises GPS OT-50 et 8 OT-9 de la marque Ornitela et ainsi que 4 balises Axytreck de la marque TechnoSmart. Les tests ont été effectués en position statique et en déplacement pour toutes les balises, avec différentes programmations et à chaque fois à une altitude connue et constante (voir Annexe 1 du présent manuscrit pour les détails de la méthode). Les programmations testées allaient d'un point toutes les cinq minutes à un point par heure, avec ou sans « burst » (intervalle d'une minute pendant lequel la balise prend un point par seconde). Nous avons ensuite calculé la différence entre l'altitude connue et l'altitude mesurée afin d'évaluer la fiabilité de la mesure par les capteurs.

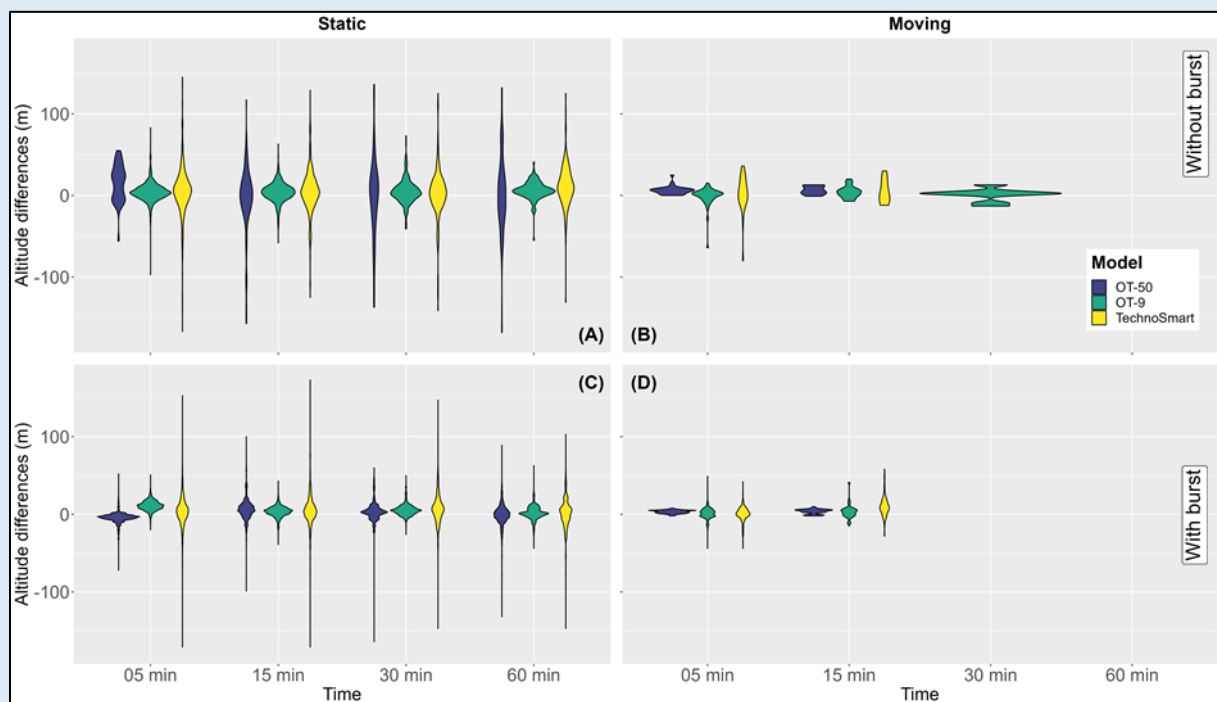


Figure 2.2.2 : Différence entre l’altitude mesurée par les balises testées et l’altitude connue, pour les tests effectués en statique (A et C) et en déplacement (B et D), ainsi qu’avec des bursts après chaque localisation (C et D) ou sans burst après chaque localisation (A et B), pour quatre intervalles de programmations différents.

Lorsque les balises sont en déplacement, peu importe le modèle, l’incertitude autour de la mesure de l’altitude est plus faible que lorsque les balises sont statiques (Figure 2.2.2). Par exemple, pour les OT-50, l’écart en valeur absolue à l’altitude connue est de 6.27 m [± 5.00 m] en déplacement pour une programmation d’un point toutes les 5 minutes sans burst, contre 15.15 m [± 22.40 m] pour la même programmation mais en statique. De même, en déplacement, une fréquence rapprochée de localisations (un point toutes les 5 minutes) réduit cette incertitude par rapport à une fréquence plus espacée (un point toutes les 15 minutes). Enfin, pour les balises Ornitela, l’ajout de bursts réduit également l’incertitude par rapport aux localisations non suivies de burst, ce qui n’est pas le cas pour les balises Technosmart.

Les résultats obtenus pour la mesure de l’altitude par les balises Ornitela nous permettent de conclure que l’incertitude autour de cette mesure est faible (inférieure à 10m pour la plupart des programmations testées). Le modèle OT-50 d’Ornitela a été utilisé pour équiper environ 80% des aigles royaux de notre jeu de données. Ces résultats ont donc guidé notre choix d’utiliser directement la valeur de l’altitude mesurée par les balises OT-50, dans des analyses de déplacements à partir de données GPS, sans nécessiter de corriger au préalable ces altitudes à l’aide de « *state-space models* ».

II.3. Les paramètres environnementaux pour décrire les habitats des grands rapaces

II.3.1. La zone d'étude

Les suivis télémétriques des jeunes aigles royaux équipés au nid ont montré que, pendant leur phase d'erratisme, leurs prospections ne se limitaient pas à la zone de répartition de l'espèce, définie à partir des départements dénombant au moins un couple reproducteur. Ils explorent plus au nord, mais sans dépasser une ligne allant des Pyrénées Atlantiques à la Suisse (Figure 2.5). Par ailleurs, les habitats du nord et de l'ouest de la France sont très peu favorables à l'installation de l'espèce (Ricaud and Decorde 2009) et jusqu'à présent jamais visités par des jeunes aigles royaux en erratisme.

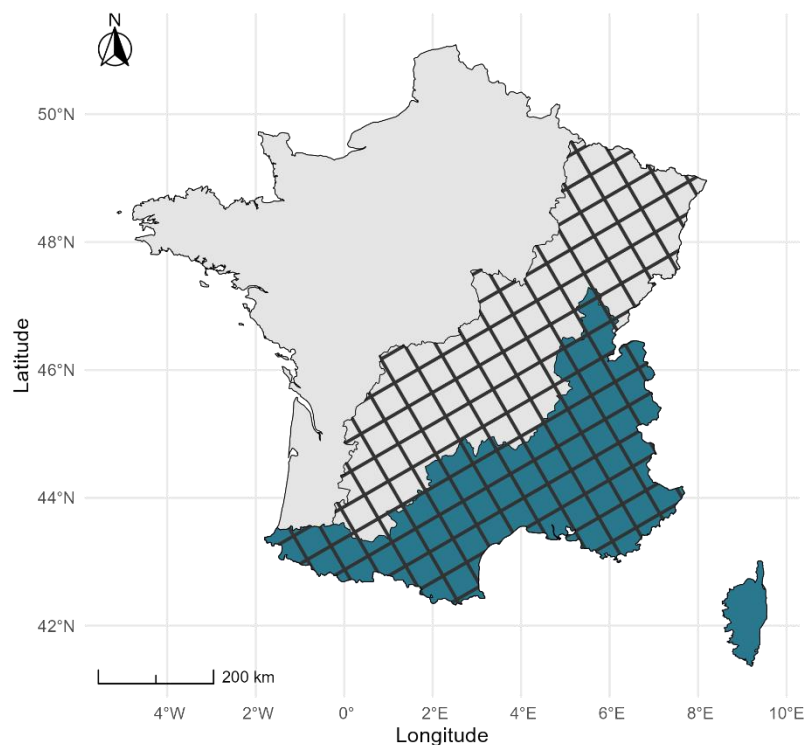


Figure 2.13 : Carte de la « zone d'étude » de cette thèse, en hachuré. En bleu, la répartition actuelle des couples d'aigles royaux en France. La zone d'étude est une extension aux départements métropolitains pouvant potentiellement héberger dans le futur des couples d'aigles royaux, sur la base des habitats montagneux et de l'erratisme des jeunes équipés de balises GPS.

Afin de gagner en temps de calculs pour les modèles du troisième chapitre, le choix a donc été fait de réduire la zone d'étude « aigle royal » à la moitié sud-est de la France, au sud d'une ligne allant des Pyrénées Atlantique aux Vosges. Cette zone a été définie à la fois à partir des suivis télémétriques des jeunes en erratisme (Figure 2.5), mais également sur la base des habitats montagneux pouvant potentiellement, dans le futur, héberger des couples d'aigles royaux (Figure 2.13). Par ailleurs, aucune

donnée de suivis télémétriques ne sont disponibles en Corse et le contexte insulaire peut être à l'origine de spécificités locales, par rapport aux populations d'aigles royaux de métropole. La Corse n'a donc pas non plus été retenue dans la définition de la zone d'étude. Les cartes de la deuxième partie de cette thèse seront donc produites pour cette zone d'étude « aigle royal ».

II.3.2. L'habitat terrestre : l'occupation du sol et la topographie

Dans l'optique de développer une démarche qui soit transférable du modèle d'étude « aigle royal » à d'autres espèces d'accipitriformes, le choix a été fait de caractériser l'habitat terrestre à l'aide de variables génériques. En effet, des variables pouvant avoir une importance écologique pour les grands rapaces dans leur ensemble ont été retenues, plutôt que des variables très précises, n'ayant de sens que pour l'aigle royal. De plus, le traitement de ces données à l'échelle de la France entière, pour une résolution spatiale à fine échelle (250m par 250m), demande beaucoup de temps de calculs. Le choix de l'optimisation a donc été fait afin d'obtenir des variables d'habitats déjà prêtes pour l'adaptation de la démarche à une ou plusieurs autres espèces.

Pour caractériser l'occupation du sol, les données de l'OSO de Théia (<https://www.theia-land.fr/carte-doccupation-des-sols-millesime-2018>) ont été utilisées, à une résolution de 10 m pour la France entière, issues des images de télédétection du satellite Sentinel-2 (Inglada *et al.* 2017). Les données d'origines regroupent les types d'occupation du sol en 23 classes, rassemblées ici en six catégories plus génériques : les zones forestières, les zones ouvertes végétalisées, les zones ouvertes minéralisées, les zones urbaines, les zones cultivées et les zones humides (Tableau 2.7).

Tableau 2.7 : Détails des regroupements des 23 classes de l'OSO en 6 variables plus génériques.

Catégorie	Variable	Codes OSO	Description	Source
Occupation du sol	Zones ouvertes	13, 18	Prairies et pâtures	OSO (Theia-land)
	Zones urbaines	1, 2, 3, 4	Zones urbaines et routes	
	Zones rocheuses	20, 21, 22	Zones rocheuses et glaciers	
	Zones humides	23	Rivières, lacs et zones humides	
	Zones forestières	16, 17, 19	Forêts de feuillus et/ou conifères	
	Zones cultivées	5 à 12, 14, 15	Zones cultivées, vignes et vergers	

Les proportions de chacun de ces six habitats ont été calculées à l'aide de fenêtres mobiles circulaires de 1 km² (Vignali *et al.* 2021) (Figure 2.14). Les calculs ont été réalisés à une résolution de 10 m, puis redimensionnés à une résolution de 50 m (Chapitre 2) ou 250 m (Chapitre 3) pour avoir la même résolution que les variables de topographie (voir ci-dessous).

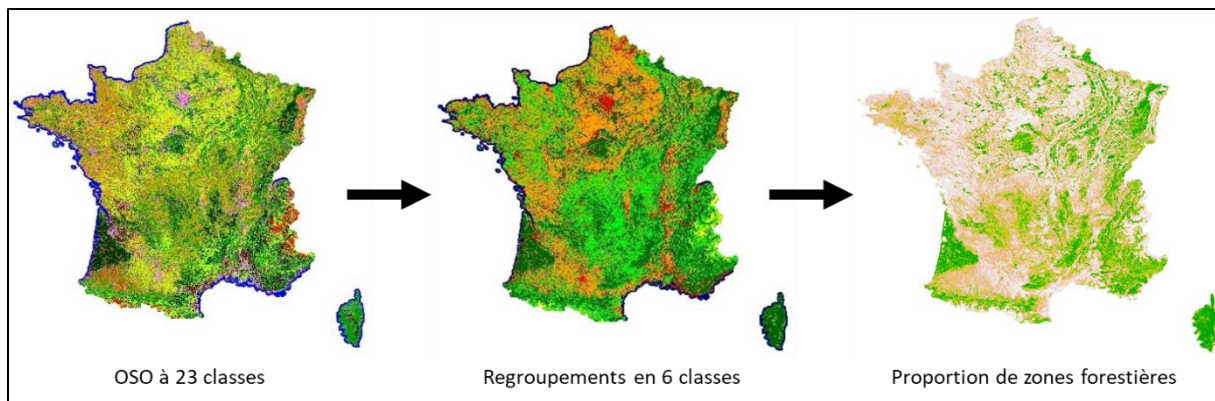


Figure 2.14 : Exemple de passage des 23 classes de l'OSO à une carte de la proportion d'habitats forestiers à l'échelle de la France entière.

Le modèle numérique de terrain (MNT) à 25 m de la base de données altimétriques (BDalti) de l'Institut National Géographique (IGN) (<https://geoservices.ign.fr>) a été utilisé pour calculer des métriques de topographie, à l'échelle de la France entière. Six métriques ont été retenues : l'altitude, la pente, l'orientation, le « eastness » (orientation est-ouest de la pente, en radians), le « northness » (orientation nord-sud de la pente, en radians) et le « vector ruggedness measure » (VRM (Sappington *et al.* 2007), vecteur mesurant la rugosité du milieu, c'est-à-dire l'hétérogénéité du profil du terrain). Le VRM a ensuite été classé en trois catégories : « plat », « vallonné » et « accidenté » (Hobson 1972) (Tableau 2.8). Les calculs ont été réalisés à une résolution de 25 m, puis redimensionnés à une résolution de 50 m (Chapitre 2) ou 250 m (Chapitre 3) pour avoir une résolution similaire à celle des variables d'occupation du sol. Contrairement aux variables d'occupation du sol, une fenêtre mobile carrée de huit pixels autour du pixel central a été utilisée pour la topographie, seule méthode disponible pour ce type de métriques.

Tableau 2.8 : Détails des variables topographiques retenues.

Catégorie	Variable	Description et unité	Source
Topographie	Altitude	En mètres	BDALTI (IGN)
	Pente	En degrés	
	Orientation	Orientation de la pente, en degrés	
	Eastness	Orientation est-ouest, en radians	
	Northness	Orientation nord-sud, en radians	
	VRM	Rugosité, sans unité	
	Terrain plat	VRM < 0.01	
	Terrain vallonné	VRM in [0.01 ; 0.05]	
	Terrain accidenté	VRM > 0.05	

Les variables d'habitats terrestres ont toutes été calculées à l'échelle de la France entière, dans l'optique de transférer la démarche à d'autres espèces, et découpées selon la zone d'étude « aigle royal » pour le modèle d'étude de cette thèse.

II.3.3. L'habitat aérien : les courants ascendants

Le déplacement d'un objet ou d'un animal dans l'espace aérien est régi par des forces à la fois sur le plan horizontal et sur le plan vertical, décrites par les lois de Newton (Figure 2.15). Sur le plan horizontal, la traînée s'oppose à la direction du déplacement. Sur le plan vertical et en vol battu, la portance est une force opposée au poids, permettant de compenser la gravité et de se maintenir dans les airs (Pennycuick 2008; Jenni-Eiermann and Srygley 2017). En vol plané, il n'y a plus de propulsion dynamique vers l'avant et l'oiseau perd alors de l'altitude s'il ne rencontre pas un courant ascendant lui permettant de se maintenir à une altitude constante voire d'en gagner (Pennycuick 2008; Lovette and Fitzpatrick 2016; Ménégos and Jacques 2021). On peut alors calculer son taux de chute, c'est-à-dire sa vitesse verticale négative (la perte d'altitude par unité de temps, en m.s^{-1}). S'il rencontre un courant ascendant dont la vitesse verticale est supérieure à son taux de chute, il va pouvoir prendre de l'altitude. Au contraire, si la vitesse verticale de l'ascendance rencontrée est inférieure à son taux de chute, il lui sera impossible de profiter de ce courant ascendant pour prendre de l'altitude et chutera d'autant plus rapidement que la différence entre son taux de chute et la vitesse verticale de l'ascendance sera élevée (Pennycuick 2008; Aupetit 2020; Martens 2021).

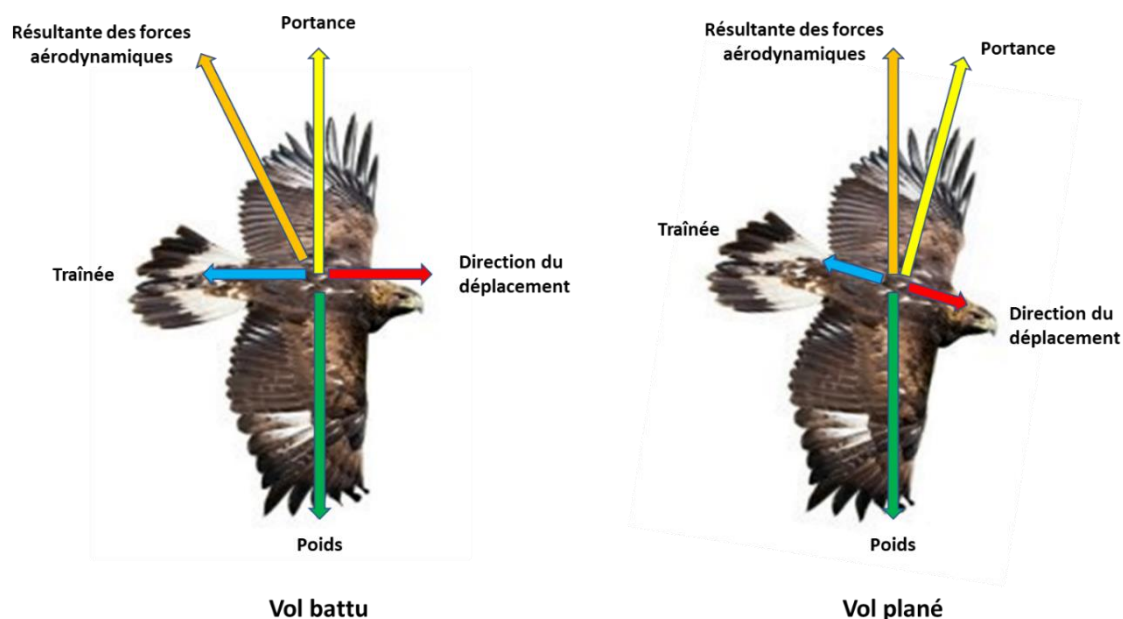


Figure 2.15 : Schéma simplifié des forces entrant en action lorsqu'un oiseau se déplace de manière active dans les airs (à gauche) et passive (à droite).

Le taux de chute dépend de la morphologie de l'oiseau, comme par exemple son poids, son envergure, la largeur de ses ailes, etc. Pennycuik a mis au point un logiciel (*Flight*) permettant de calculer ce taux de chute pour différentes espèces d'oiseaux, selon leurs mesures morphométriques (Pennycuik 2008). Nous avons calculé ces taux de chute pour 26 espèces d'oiseaux, classés ensuite en trois catégories selon leurs valeurs (Tableau 2.9).

Tableau 2.9 : Taux de chute minimal calculé pour 26 espèces d'oiseaux, à l'aide du logiciel *Flight*, et classés en trois catégories selon leur valeur.

Catégories	Espèce	Taux de chute minimal (en m.s ⁻¹)
Seuil à 0.4 m.s ⁻¹	Busard cendré (<i>Circus pygargus</i>)	0,31
	Martinet à ventre blanc (<i>Apus melba</i>)	0,35
	Faucon crécerellette (<i>Falco naumanni</i>)	0,38
	Goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>)	0,39
Seuil à 0.6 m.s ⁻¹	Milan royal (<i>Milvus milvus</i>)	0,41
	Circaète Jean le blanc (<i>Circaetus gallicus</i>)	0,43
	Busard des roseaux (<i>Circus aeruginosus</i>)	0,49
	Bondrée apivore (<i>Pernis apivorus</i>)	0,49
	Aigle botté (<i>Hieraetus pennatus</i>)	0,50
	Balbusard pêcheur (<i>Pandion haliaetus</i>)	0,53
	Epervier d'Europe (<i>Accipiter nisus</i>)	0,54
	Vautour percnoptère (<i>Neophron percnopterus</i>)	0,54
	Faucon pèlerin (<i>Falco peregrinus</i>)	0,56
	Grand corbeau (<i>Corvus corax</i>)	0,57
	Aigle de Bonelli (<i>Aquila fasciata</i>)	0,58
	Buse variable (<i>Buteo buteo</i>)	0,59
	Autour des palombes (<i>Accipiter gentilis</i>)	0,59
	Cigogne blanche (<i>Ciconia ciconia</i>)	0,63
	Pygargue à queue blanche (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	0,63
Seuil à 0.8 m.s ⁻¹	Grand-duc d'Europe (<i>Bubo bubo</i>)	0,69
	Grue cendrée (<i>Grus grus</i>)	0,69
	Aigle royal (<i>Aquila chrysaetos</i>)	0,73
	Vautour moine (<i>Aegypius monachus</i>)	0,75
	Vautour fauve (<i>Gyps fulvus</i>)	0,75
	Cigogne noire (<i>Ciconia nigra</i>)	0,78
	Vautour de Rüppell (<i>Gyps rueppellii</i>)	0,78

La puissance d'un courant ascendant se mesure par sa vitesse verticale, qu'il est possible de calculer si on dispose des paramètres nécessaires. Pour les courants de type orographique, la vitesse verticale w_0 se calcule à l'aide des deux équations suivantes (Brandes and Ombalski 2004; Bohrer *et al.* 2012; Sandhu *et al.* 2022) :

$$(1) \quad C_\alpha = \sin(\theta) \times \cos(\alpha - \beta)$$

$$(2) \quad w_0 = v \times C_\alpha$$

où θ est l'angle d'inclinaison de la pente (en radians), β est l'angle d'orientation de la pente par rapport au nord (en radians, dans le sens horaire), et α est l'angle entre le vecteur d'origine du vent et le nord. Cet angle est mesuré dans le sens horaire (un vent qui vient de l'est correspond à un angle de $\pi/2$). C_α est le coefficient d'ascendance. v est la vitesse du vent, en m.s^{-1} . Lorsque $\alpha = \beta$ (le vent vient face à la pente), w_0 est positif et uniquement dépendant de la vitesse du vent et de l'inclinaison de la pente. Au contraire, lorsque $\alpha = -\beta$ (le vent descend la pente), w_0 est négatif.

Les rasters de pente et d'orientation de la pente calculés à une résolution de 250 m à partir des données du MNT de l'IGN (voir point II.3.2) ont été utilisés pour calculer le w_0 des courants orographiques. Les données de vents sont issues du modèle AROME de Météo-France (<https://portail-api.meteofrance.fr/web/fr/api/AROME>), à une résolution spatiale de 2.5 km, descendue à 250 m par interpolation pour obtenir des courants orographiques à une résolution spatiale de 250 m. Ces données de vents étaient disponibles par pas de temps horaire (de 6:00 UTC à 18:00 UTC), tous les jours pendant cinq ans (de 2017 à 2021). La fréquence de dépassement de quatre seuils (0.2 m.s^{-1} , 0.4 m.s^{-1} , 0.6 m.s^{-1} et 0.8 m.s^{-1}) a ensuite été calculée, ainsi que la fréquence de valeurs négatives (voir Annexe 5 du présent manuscrit pour les détails de la méthode). Ces seuils correspondent aux catégories de taux de chute minimaux calculés ci-dessus pour 26 espèces. Par exemple, le seuil à 0.8 m.s^{-1} correspond aux courants orographiques suffisamment puissants pour qu'un aigle royal ou un vautour fauve puisse exploiter ces courants pour gagner en altitude. Cinq rasters (un pour chaque seuil) à l'échelle de la France entière ont ainsi été obtenus, permettant de visualiser les secteurs propices à la prise d'ascendances orographiques, ou défavorables dans le cas des valeurs négatives (Figure 2.16).

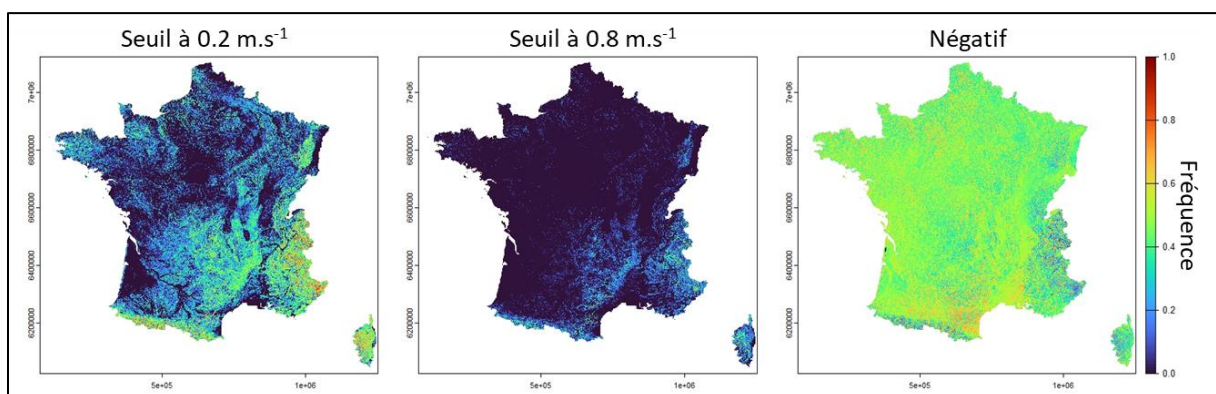


Figure 2.16 : Exemples de cartes de fréquence de dépassement de seuil (pour les seuils à 0.2 m.s^{-1} , 0.8 m.s^{-1} et négatif), pour les courants orographiques. L'échelle de couleur représente le pourcentage de temps (exprimé en fréquence de 0 à 1) où w_0 dépasse le seuil indiqué.

La vitesse verticale des courants de type thermique w^* se calcule à l'aide de l'équation suivante (Deardorff 1970; Stull 1988; Bohrer *et al.* 2012) :

$$(3) \quad w^* = \left[\frac{g \times z \times w\theta_v}{\theta_v} \right]^{1/3}$$

où g correspond à l'accélération de la gravité ($= 9.81 \text{ m.s}^{-2}$), z à la hauteur de la couche limite atmosphérique (en m), $w\theta_v$ est le flux de flottabilité (en m.K.s^{-1}) et θ_v est la température potentielle virtuelle (en Kelvin). La contribution de la vapeur d'eau étant négligeable, quand w^* n'est pas calculé au-dessus de la mer, l'équation (3) peut être approximée par l'équation (3') (Bohrer *et al.* 2012; Treep *et al.* 2016; Nourani *et al.* 2021) :

$$(3') \quad w^* \approx \left[\frac{g \times z \times \left(\frac{H}{\rho \times c_p} \right)}{T} \right]^{1/3}$$

Où H est le flux de chaleur sensible (en W.m^{-2}), T est la température à 50 m au-dessus du sol (en Kelvin), ρ correspond à la densité de l'air sec au niveau de la mer ($= 1.225 \text{ kg.m}^{-3}$) et c_p correspond à la capacité calorifique de l'air à pression constante ($= 1005 \text{ J.K.kg}^{-1}$). Après une pluie ou durant la nuit, H peut être négatif, ce qui va donner un w^* négatif (Bohrer *et al.* 2012).

Les paramètres H , T et z sont issus de la base de données AROME de Météo-France, à une résolution spatiale de $2.5 \text{ km} \times 2.5 \text{ km}$. Les données étaient disponibles par pas de temps horaire (de 6:00 UTC à 18:00 UTC), tous les jours pendant cinq ans (de 2018 à 2022). Sous nos latitudes, les courants thermiques ont un diamètre moyen de 1000 m à leur sommet, une hauteur moyenne de 1000 à 2000 m au meilleur moment de la journée, et la distance entre deux thermiques équivaut à environ 2.5 fois leur hauteur (Aupetit 2020; Martens 2021). La résolution spatiale des données AROME est donc en accord avec la configuration spatiale des courants thermiques. Comme pour les courants orographiques, la fréquence de dépassement de quatre seuils (0.2 m.s^{-1} , 0.4 m.s^{-1} , 0.6 m.s^{-1} et 0.8 m.s^{-1}) a ensuite été calculée, ainsi que la fréquence de valeurs négatives (voir Annexe 5 du présent manuscrit pour les détails de la méthode). Cinq rasters (un pour chaque seuil) à l'échelle de la France entière ont ainsi été obtenus, permettant de visualiser les secteurs propices à la prise d'ascendances thermiques, ou défavorables dans le cas des valeurs négatives (Figure 2.17).

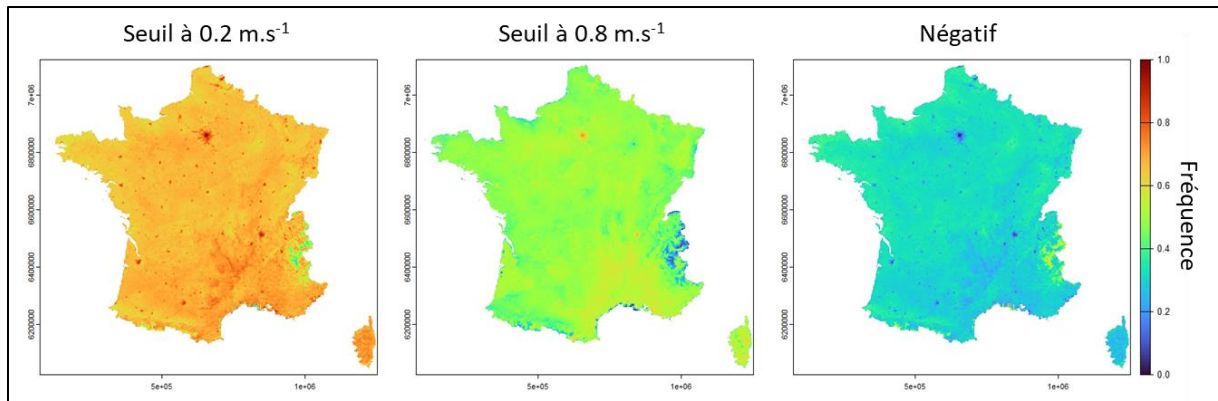
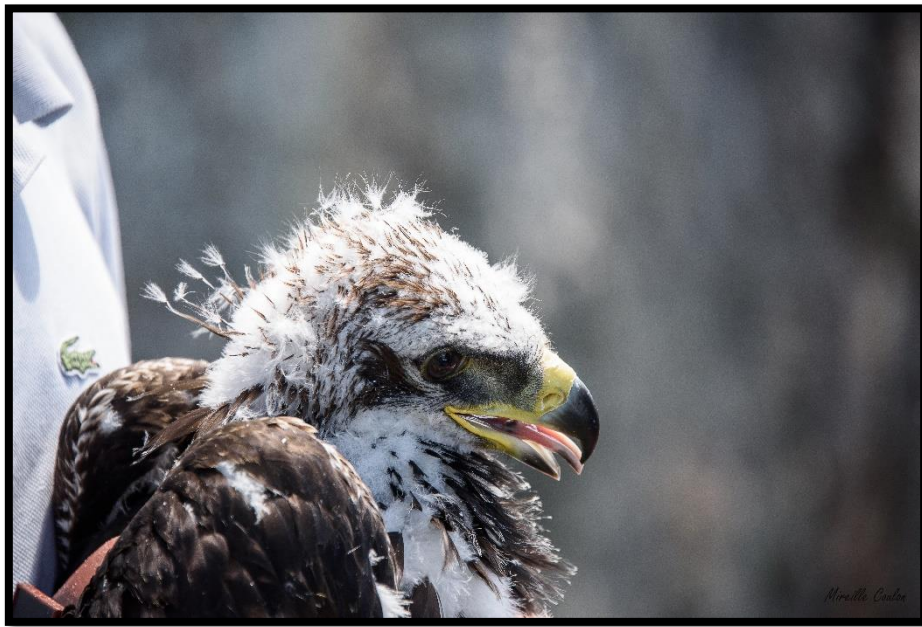


Figure 2.17 : Exemples de cartes de fréquence de dépassement de seuil (pour les seuils à 0.2 m.s⁻¹, 0.8 m.s⁻¹ et négatif), pour les courants thermiques. L'échelle de couleur représente le pourcentage de temps (exprimé en fréquence de 0 à 1) où w^* dépasse le seuil indiqué.

III. Première partie : à partir de quel âge le comportement spatial des jeunes rapaces est-il représentatif de celui de leurs parents ?



Equipements de jeunes aigles royaux dans les Ecrins.
Crédits : Mireille Coulon - PNE (en haut) et Olivier Le François - PNE (en bas).

Chapitre 1

L'évolution des performances de vol chez les jeunes rapaces

Titre en français : « La date de départ du territoire de naissance par les jeunes aigles royaux n'est pas conditionnée par l'acquisition de compétences de vol. »

Statut de l'article : Ce travail est publié dans Journal of Avian Biology 2023 (7-8), e03111.

DOI : <https://doi.org/10.1111/jav.03111>

Les annexes de l'article sont disponibles en Annexe 2 du présent manuscrit.

Résumé

Contexte : La période de dépendance post-envol (PFDP en abrégé en anglais), qui s'étend du premier vol hors du nid d'un oisillon jusqu'à son départ du territoire de ses parents, est essentielle dans le cycle de vie des oiseaux car une grande partie des apprentissages ont lieu à ce moment-là. Au cours de cette période, les juvéniles développent leurs performances de vol et de recherche de nourriture pour devenir indépendants. Malgré l'importance de cette étape de la vie dans l'écologie et la conservation des oiseaux, elle reste largement sous-étudiée, notamment en ce qui concerne son lien avec l'acquisition des performances de vol.

Objectif : Nous avons cherché à savoir à partir de quel âge les juvéniles maîtrisent les techniques de vols propres à leur espèce, afin de déterminer si les données des suivis télémétriques des jeunes aigles royaux devront être traitées séparément de celles des adultes dans la démarche développée dans cette thèse.

Méthodes : Dans cette étude, nous avons modélisé la variation de sept indicateurs décrivant les performances de vol de 84 jeunes aigles royaux suivis par télémétrie GPS en France entre 2016 et 2020.

Résultats principaux : Les juvéniles ont eu une PFDP longue mais très variable en durée, en moyenne 177.9 ($\pm$ 62.2) jours après le départ du nid. Cette période est divisée en deux phases : une première phase d'augmentation rapide des compétences de vol sur les 60 premiers jours après le départ du nid, suivie d'un plateau où les performances de vol ne semblent plus se développer jusqu'à l'indépendance.

Ces résultats suggèrent que le développement complet des performances de vol n'est pas le facteur déterminant de la fin de la PFDP et qu'il est avantageux pour les juvéniles de choisir de rester sur leur territoire natal. Nous supposons que la tolérance des parents à l'égard des juvéniles ayant pris leur envol est un type de soins parentaux qui peut maximiser leur propre succès reproducteur en améliorant la survie de leurs descendants. Dans de futures études, il pourrait être intéressant d'examiner les facteurs expliquant la grande variabilité de la durée de cette étape entre les individus d'une même population.

Une fois passée la période des deux premiers mois, la maîtrise du vol par les jeunes aigles royaux est établie. Ce résultat permet de valider la première étape indispensable quant à l'utilisation des données de suivis télémétriques des juvéniles au même titre que celles des adultes.

Mots clés : suivi GPS · *Aquila chrysaetos* · période de dépendance post-envol · dispersion · conflit parent-progéniture · vol · rapace

Timing of departure from natal areas by golden eagles is not constrained by acquisition of flight skills

Arzhela Hemery¹, Lucas Mugnier-Lavorel¹, Christian Itty²,
Olivier Duriez¹ & Aurélien Besnard¹

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France

² Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint Gervais sur Mare, France

Abstract

The post-fledging dependence period (PFDP), which extends from a fledgling's first flight out of the nest to its departure from the parents' territory, is crucial in the lifecycle of birds. During this period, juveniles develop their flight and foraging skills to become fully independent. Despite the importance of this life stage in basic bird ecology and conservation, it remains largely overlooked – notably its link with the acquisition of flight skills. In this study, we modeled the variation in seven proxies describing flight skills of 84 GPS-tracked Golden eagle juveniles in France between 2016 and 2020. Juveniles had a long but highly variable PFDP, averaging 177.9 (± 62.2) days after departure from the nest. This period is divided into two phases: a first phase of rapid increase in flight skills over the first 60 days after departure from the nest, followed by a plateau in which flight skills no longer develop until independence. These results suggest that the full development of flight skills is not a constraining factor during the PFDP and that it is advantageous for juveniles to choose to remain in their natal territory. We posit that parents' tolerance of fledged juveniles is a type of parental care that may maximize their own fitness by improving the survival of their descendants. In future studies, it may be of interest to investigate the factors that may explain the high variability in the duration of this stage between individuals within the same population.

Keywords: GPS tracking · *Aquila chrysaetos* · post-fledging dependence period · dispersal · parent-offspring conflict · flight · raptor

Introduction

Following the nesting period and before starting the independence phase, juveniles of most altricial bird species exhibit a period of dependence on their parents, commonly referred to as the post-fledging dependence period (hereafter, PFDP) (Newton, 1979; Sarasola et al., 2018). This period is defined as the time elapsed between the juvenile's first flight and its independence, i.e. until its departure from the natal territory (Newton, 1979; Weston et al., 2013; Boileau & Bretagnolle, 2014). During this period, parental care can be direct, as when parents provide food or protection against predators (Ar & Yom Tov, 1978), or indirect, if parents simply tolerate juveniles in their territory. Among birds, this period of parental care is highly variable between species (Naef-Daenzer & Gruebler, 2016), ranging from ending when the fledgling leaves the nest, as for most seabird species such as the wandering albatross *Diomedea exulans* (Schreiber & Burger, 2001; Fay et al., 2016), to a relatively long period after fledging, as for some passerines and most raptor species (Radford & Ridley, 2006; Sarasola et al., 2018). It can also strongly vary between species within a given taxonomic group or even between individuals of the same species. For instance, the PFDP ranges from 3 to 31 days for the common kestrel *Falco tinnunculus* (Boileau & Bretagnolle, 2014), while for the harpy eagle *Harpia harpyja*, this period lasts more than two years (Muñiz-Lopez et al., 2012; Urios et al., 2017). For species with a very long PFDP, it may encroach on the next breeding year and may be responsible for biennial breeding in some raptor species (see in Clark et al., 2020 for the Philippine eagle *Pithecophaga jefferyi* and in Kemp et al., 2020 for the martial eagle *Polemaetus bellicosus*).

Extending the care of juveniles after fledging represents a significant cost for the parents, which is balanced out by an increase in offspring survival (Naef-Daenzer & Gruebler, 2016; López-Idiáquez et al., 2018). For adults, the optimal duration of the PFDP should therefore be the one which maximizes their fitness, i.e. both their own survival and that of their descendants. For species without cooperation between immatures and adults in raising the next offspring, the optimal strategy for juveniles should be to maximize their own fitness, sometimes apparently regardless of the impact on the parents' fitness (Ferrer, 1992; López-Idiáquez et al., 2018). This conflict between parents and offspring leads to an evolutionary trade-off in the duration of the PFDP, which is influenced by several factors linked to juvenile, and potentially to the parents' states (Bustamante & Hiraldo, 1989; Arroyo et al., 2002; Guo et al., 2010). Because of this trade-off, for several species the timing of independence coincides with the juvenile's acquisition of the ability to self-feed and move efficiently (Arroyo et al., 2002; Salinas-Melgoza & Renton, 2007; Martens et al., 2018). Yet the decision of juveniles to leave the natal territory is also known to be closely related to the individual's body condition (Clobert et al., 2012; Boileau & Bretagnolle, 2014) and to the reduction in parental investment in food supply

(Bustamante, 1993; Radford & Ridley, 2006; Maness et al., 2011). For species with sexual size dimorphism, the length of the PFDP differs between sexes and is longer for the larger sex (Kenward et al., 1993; Weston et al., 2017).

Unlike the period of nest dependence or the dispersal phase, few studies have focused on the PFDP in birds, despite its crucial importance for population dynamics and therefore for species conservation (Delgado et al., 2009; Cox et al., 2014; Naef-Daenzer & Gruebler, 2016). This stage is thus considered to be a knowledge gap in the understanding of the life history of many bird species (Cox et al., 2014; López-López et al., 2014; Naef-Daenzer & Gruebler, 2016). Of studies that have focused on the PFDP, most deal with parental care behavior and its impact on juvenile survival (see, for example, the reviews by Langen, 2000; Cox et al., 2014; or Naef-Daenzer & Gruebler, 2016). Its duration, and notably the relation between its duration and flight skill acquisition in juveniles, has been little studied because of technical limitations (see however Miller et al., 2019; Rymesova et al., 2021). Yet, first flights after departure from the nest do not mean that their flight skills are sufficient to be autonomous. Flying is a complex form of locomotion and a high level of flight control is required to hunt, move in the airspace or interact with others. Young birds need to practice because acquiring flight behaviour as efficient as an adult is fundamental for their survival (Ashmole & Tovar, 1968; Ruaux et al., 2020; Yoda et al., 2004). It will allow them to move around and use food resources optimally (Bustamante & Hiraldo, 1989; Sarasola et al., 2018; Corbeau et al., 2020). The few studies that have focused on this relationship observed that bird mobility gradually increased after fledging and that the acquisition of soaring flight seemed a critical prerequisite for the independence of juveniles (Bustamante & Hiraldo, 1989; Ferrer, 1992; Bustamante, 1993; O'Toole et al., 1999). Yet Ferrer (1992) found that the acquisition of soaring flight appeared halfway through the PFDP of the Spanish imperial eagle *Aquila adalberti*, suggesting that this is not the only factor modulating the duration of this period. However, these studies remain very patchy, as they are mainly based on radio telemetry (VHF tracking) and visual field observation, methods with very limited spatial and temporal resolution (as mentioned in Cadahía et al., 2008).

More recently, a few studies using newer technologies such as GPS transmitters have been able to document the link between flight skills and the PFDP more accurately. For example, Weston et al. (2017) found that the PFDP of the golden eagle *Aquila chrysaetos* was divided into two phases: a first phase lasting the initial two months until juveniles reached full mobility ('ontogenetic phase') and a second phase in which juveniles remained in the adults' territory for several additional weeks ('maintained phase'). Yet that study used only the juvenile's distance from the nest with one location per day, a proxy that may be too rough to capture flight skills improvement. For another population of golden eagles in another geographical context (in Spain), Soutullo et al. (2006) did not find those two

separate phases and they estimated the PFDP duration about 60 to 120 days after fledging. Ramos et al. (2019) identified the existence of many phases of exploration of juvenile Spanish imperial eagles outside the natal territory during the PFDP, suggesting that juveniles acquired their flying skills long before their definitive independence and supporting Ferrer's (1992) results. However, that study also relied on a single proxy, i.e. the total distance traveled by individuals at each exploration phase outside the natal territory. Further studies analyze more closely flight skills using several complementary proxies – such as in Corbeau et al. (2020) (cumulative distance, distance from the colony, ascension rate, etc.) in a study of great frigate birds *Fregata minor*.

In this study, we investigated the PFDP of 84 golden eagle juveniles, which were fitted with GPS transmitters at the nest in southern France to study the link between the acquisition of flight skills and the decision to leave the natal territory. We described the development of flight skills using seven proxies such as daily distance from the nest, daily average speed, daily flight time proportion, etc. We explored two alternative hypotheses. First, juveniles are constrained to remain in their natal territory because of limited flight ability. We predicted that flight skills would gradually improve throughout the PFDP until independence. If this prediction is true, then early emigrants would show flight skills that improve faster than late emigrants. We also predicted a slower improvement in flight skills and thus later independence for females, since due to the strong sexual dimorphism of this species, females may take longer to master certain flying techniques due to their larger size. Our alternative assumption, based on the results of Weston et al. (2017), was that juveniles stay in their natal territory even when they have full flight ability for other factors (such as a better chance to find food in winter hard conditions, etc.). For many raptor species, it takes months and even years for young birds to master flight and hunting skills similar as adults (Mundy et al., 1992; Harel et al., 2016; Davis et al., 2021). In this case, we predicted that PFDP would be decoupled into two phases: a first phase of improving flight skills, then a second phase (of varying length) during which flight skills no longer develop until independence decision. If this prediction is true, the flight skills acquisition rate would be independent of early/late independence state or sex.

Materials and methods

Study species

The golden eagle is a large raptor that occurs in a wide range of habitats in the Holarctic (Cramp & Simmons, 1980; Katzner et al., 2020; Watson, 2010). This species hunts mainly medium-sized mammals and birds in open areas or scrub (Pedrini & Sergio, 2002; Sergio et al., 2006; Watson, 2010). It exhibits

sexual dimorphism, with females having a wing length on average 10% larger than males and a body weight that averages 40% to 50% heavier (Watson, 2010). They form monogamous pairs and settle and defend territories between 25 and 120 km², usually building their nests in cliffs or in tree canopies (McGrady et al., 2002; McLeod et al., 2002; Sergio et al., 2006; Watson, 2010). Pairs usually have one or two fledglings each year (mean productivity is about 0.5 fledglings per year and is density-dependent, Chambert et al., 2020), which leave the natal territory between autumn and early spring (Pedrini & Sergio, 2002; Soutullo et al., 2006; Weston et al., 2013). In France, the species is sedentary and breeds only in mountain ranges, namely the Alps, Massif Central, Pyrenees, and Corsica (Issa & Muller, 2015).

Study area

We collected data on juvenile golden eagles in three geographical areas in southern France (Supporting information 1). The Hautes-Alpes and Drôme study sites are both located in the Alps or the Alpine foothills, and have a large elevational variation (range 250–4102 m). The Hautes-Alpes have a typical mountain climate, with extended snow cover during six months in winter and cool summer temperatures, while the Drôme has a Mediterranean influence, with high temperatures in summer (25–30°C) and mild winters with limited snow cover (Joly et al., 2010). The Massif Central has low to medium elevations (75–1753 m), resulting in a more temperate climate with little snow during winter (Joly et al., 2010). However, some areas of the Massif Central are subject to high snow cover (areas above 1500 m) while others are subject to intense heatwaves in summer (the southernmost sites). In the Massif Central, golden eagle pairs have much larger territories (between 88 and 168 km²) than in the Alps (between 31 and 51 km²), due to the difference in topography and limited food resources (Issa & Muller, 2015; Hemery & Itty, *unpub. data*).

In France, a ringing program of golden eagles started in 2010. Since that year, 140 breeding events were monitored intensively from laying until juveniles left their nest. In this sample laying occurs around the 20th of March (range: 27/02 – 30/04'); hatching occurs around the 1st of May (range: 11/04 – 27/05); departure from the nest occurs around the 20th of July (range for males: 21/06 – 22/08 ; range for females: 06/07 – 13/08).

GPS tracking data

Individuals were equipped with a GPS tag at the nest at approximately 48–58 days old (Supporting information 2). Age and sex were determined according to bird's size and plumage (Mathieu, 1985).

The sex was confirmed a posteriori using methods for molecular sexing with feathers and the pair of primers s 2550F – 2718R (Fridolfsson & Ellegren, 1999). A total of 98 juvenile eagles were fitted with GPS/GSM tag between 2016 and 2020 (Personal Banding Program no. 579 authorized by the French banding center CRBPO). Only 84 juveniles (36 females and 48 males) from 54 natal territories were used for this study, as 14 juveniles died prematurely or had transmitter failures after a few weeks (Supporting information 3).

The tags were fitted using a 14-mm Teflon Bally Ribbon harness, using a backpack technique (Anderson et al., 2020) (Supporting information 2). Six models, from four manufacturers (Ornitela, Ecotone, E-obs and Microwave telemetry) have been used (Supporting information 3): all had a rechargeable battery via an integrated solar panel. The whole device weighed between 74 and 105 g: for all individuals, this was below the 3% of body weight suggested by Kenward (2001).

GPS tags were set to record 3D positions at intervals of between 5 and 15 minutes. In sunny weather, with a fully charged battery, the device could record at 1-minute interval. Simultaneously to recording each position, GPS transmitters systematically recorded the altitude (relative to ellipsoid or mean sea level, depending on the manufacturer of the device), the speed of the bird and the tri-axial accelerometry. Accelerometry was recorded during 5 seconds at a sampling rate of 50 Hz. In order to obtain the same reference altitude for all individuals, from sea level, all ellipsoid altitudes were converted to mean sea level altitudes (Péron et al., 2020). For birds fitted in 2019 and 2020 with Ornitela devices, GPS tags were set to record positions at 1-second interval as soon as the bird was in flight (defined as high-resolution data thereafter). Active motion was automatically detected by the accelerometer monitoring bird movement every second and analysed via an internal program designed by Ornitela in which the trigger threshold can be set at which the animal is considered to be in motion. Once active motion was detected, the transmitter automatically started logging GPS position and others sensor data every second. For stopping this intensive logging, the transmitter continuously analysed GPS speed and once several consecutive positions showed no movement, the transmitter went back to its standard GPS settings. The trigger threshold for this active motion can be modified by the users and we manually calibrated it specifically for golden eagles in 2019 (when this new option became available) by increasing or decreasing the threshold and then looking at the data recorded, whether all movements had been detected and recorded at high-resolution. For juveniles we began with a threshold value of ten to decrease gradually to seven (the threshold value used for adults). This was possible because we had some observational data for some of those eagles in 2019.

Data preparation

The GPS data were stored on the *www.movebank.org* online platform, and then extracted and edited using R studio software version 2.5033 (R CoreTeam, 2020). We determined the date of the departure from the nest of each juvenile through careful visual examination of the data or by visits to the nesting sites when the battery logger was low (about twice a week, when the estimated date for departure from the nest was approaching). This step requires manual determination since the GPS signal is often inaccurate around the nest due to interference with adjacent topography (the tree canopy or cliff). The datasets were also cleaned up to remove outliers, especially inaccurate locations. For this, we used the recommendations from Gupte et al. (2021) and did a spatio-temporal filtering by deleting impossible dates and locations.

We determined the PFDP duration using the Weston et al. (2013) method. These authors compared 12 different methods to find the best one to evaluate the dispersal's date for young golden eagles. This considers that independence corresponds to the day when the juvenile is recorded over 9 km from the natal nest and does not return to within 6 km of the natal nest for the following 10 days. We verified that the juveniles had really left their natal territory after the threshold by looking at the GPS data for each individual. We plotted the distribution of the PFDP durations and defined a threshold day, which is the median independence day, in order to split the individuals into two relatively balanced groups. The juveniles with a PFDP duration less than or equal to the threshold were categorized as 'early emigrants' while those with PFDP of more than the threshold were categorized as 'late emigrants'. We did a student t-test to check if there was a difference in PFDP duration between males and females. We tested the correlation between the PFDP duration and the date of departure from the nest with a Pearson correlation test.

To quantify the acquisition of flight skills, we estimated seven proxies resulting from the combination of location, altitude and speed data to characterize the movements of juveniles (Table 3.1.1). Those proxies reflect how far ('maximum distance from the nest' and 'cumulative daily distance'), how high ('maximum flight height' and 'average flight height'), how fast ('maximum speed' and 'average speed') and how long ('flight time proportion') juveniles fly day after day since the departure from the nest. This allows to evaluate the improvement in the distances covered, as well as the characteristics of their trips (at what speed, at what height) and thus to understand the evolution of skills over time. These proxies were calculated for each individual for each day. For each individual, we considered the firsts 300 days after departure from the nest to focus on the PFDP. To determine the flight height, we calculated the difference between the altitude provided by the GPS and the ground elevation derived from a Digital Elevation Model with a 25-m resolution provided by the French

National Institute of Geographical and Forest Information (IGN). However, because altitude and ground speed data are less reliable when the bird is perched compared to data acquired in movement (Shamoun-Baranes et al., 2012; Poessel et al., 2018; Péron et al., 2020; Acacio et al., 2022), we only retained data with speeds $> 1 \text{ km.h}^{-1}$ for altitude and speed proxies calculations. This threshold value was chosen according to aerodynamic theories, that this speed is too low to support an object in flight (Pennycuik, 2008; Shamoun-Baranes & van Loon, 2006). Even though there are several studies with a higher threshold of 3.6 km.h^{-1} (1 m.s^{-1}) (Poessel et al., 2018; Silva et al., 2017), we tested the analyses with both thresholds and decided to keep the speed threshold of 1 km.h^{-1} (see Supporting information 7 for a comparison of results with the two thresholds). We used the same threshold to create the proxy 'flight time proportion', qualifying whether the individual was in flight or perched/landed at each location of the day. The proxies of altitude, speed and 'flight time proportion' could not be determined for six individuals (see Supporting information 3), as their GPS tags could not record altitude and speed. For these proxies, the dataset was therefore reduced to 78 individuals (Table 3.1.1). As the interval between two locations varied from 1-second (high-resolution with flight detection for individuals from 2019 and 2020's cohorts) to 15-minutes, we resampled the whole dataset to a 15-minutes interval.

Table 3.1.1 – The seven proxies used to characterize the development of flight skills of young golden eagles during the first 300 days after departure from the nest (calculated for each individual for each day).

Proxies	Description	Unit	Number of individuals concerned
Maximum distance from nest	Farthest Euclidean distance from the nest at which an individual has been located on a given day	Kilometers (km)	84
Cumulative daily distance	Cumulative Euclidean distance of all the successive locations on a given day	Kilometers (km)	84
Maximum flight height	Maximum flight altitude above the ground reached on a given day	Meters (m)	78
Average flight height	Average flight altitude above the ground for all locations on a given day	Meters (m)	78
Maximum speed	Maximum ground speed reached on a given day	Kilometers per hour (km/h)	78
Average speed	Average ground speed of all locations on a given day	Kilometers per hour (km/h)	78
Flight time proportion	Proportion of time spent in flight over all locations on a given day	Percentage (%)	78

Statistical analyses

All proxies (except 'flight time proportion') were log-transformed to limit the impact of outliers and tend toward normality. We modeled the variations in the flight skills proxies using generalized additive mixed models (GAMMs) (Zuur et al., 2009). We used a Gaussian distribution for all proxies except for 'flight time proportion', for which the data distribution was considered binomial. We included an

individual random effect (a unique ID for each bird) in the models to take into account the non-independence of localisations from the same individual. The number of repetition of individuals on territories was too low and unbalanced to add a nested individuals/territory random effect.

For each proxy, we fitted four models to analyze the flight skills during the first 300 days since departure from the nest. The first model ('smoothed day' model) fit a spline smooth term for day of year using R-library mgcv (Wood, 2017), with 'individual' as a random effect. The second model ('sex' model) also included a categorical predictor for 'sex' (male / female) and an interaction with the smooth term for day of year. The third model ('independence' model) also included a categorical predictor for 'type of independence' (early / late) and an interaction with the smooth term for day of year. The last model ('sex_type' model) finally included a categorical predictor for 'sex_type' that is a combination of both 'sex' and 'type of independence' (early males / late males / early females / late females) and an interaction with the smooth term for day of year. Only figures of the 'smooth day' models and the 'sex_type' models are presented in the results. Figures of the 'sex' models and the 'independence' models are presented in Supporting Information 6. We selected the best models according to the explained variance.

Note that for the 'independence' models, one individual (no. 180206) was removed from the datasets of all the proxies because its GPS system stopped too early to assign its independence status (see 'Results' and Supporting information 3).

All statistical analyses were carried out using R studio software version 1.2.5033 (R CoreTeam, 2020), using the 'mgcv' library (Wood, 2017). The graphics were created using the 'ggplot2' library (Wickham, 2016).

Results

Duration of the PFDP

The PFDP duration lasted on average 177.9 (± 62.2) days post departure from the nest (range 44–395 days; $n = 84$, Figure 3.1.1). For two individuals, PFDP duration could not be calculated because their tag failed before they left their natal territory: the first one 92 days after departure from the nest (n° 180206) and the second one 211 days after the departure from the nest (n° 180214) (Supporting information 3). The median of the PFDP duration was 189 days: $N_{\text{early}} = 42$ and $N_{\text{late}} = 41$, and $N_{\text{unknown}} = 1$. The independence status could not be calculated for one individual (n° 180206) because his GPS system stopped too early (Supporting information 3). There was no significant difference in PFDP duration between females and males (Student t-test: $t = -1.70$; $df = 79$; $p = 0.09$). There was no

significant correlation between the PFDP duration and the date of departure from the nest ($r = -0.07$, $df = 80$, $p = 0.51$) (Supporting information 4). 300 after departure from the nest, 82 out of the 84 juveniles (about 98 %) had already started the independence phase, supporting the choice to stop the dataset at 300 days.

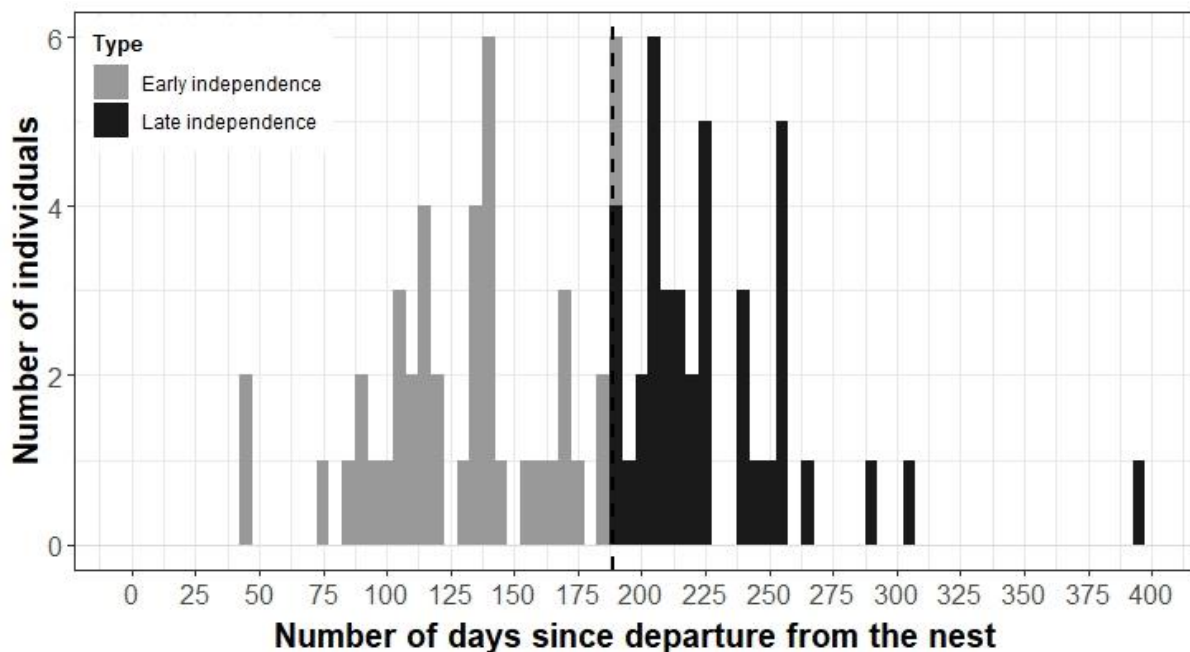


Figure 3.1.1 – Histogram of the independence day of 84 juveniles of golden eagles determined according to the method of Weston et al. (2013). In gray, individuals with an ‘early’ independence day, or less or equal than 189 days after departure from the nest (division indicated by the black dotted line); in black, individuals with a ‘late’ independence day, or more than 189 days after departure from the nest.

Change in flight skills proxies during the first 300 days since departure from the nest

General pattern

The proxies ‘cumulative daily distance’ (Figure 3.1.2B), ‘average flight height’ (Figure 3.1.2C), ‘average speed’ (Figure 3.1.2D) and ‘flight time proportion’ (Figure 3.1.2E) all shared a relatively similar pattern. This pattern presented a first peak, characterized by a high and rapid increase in proxies’ values over the first 60-70 days after departure from the nest, then a rapid and relatively large decrease over the following 50–70 days followed by a plateau phase more or less pronounced depending on the proxy. Around day 180–200 after departure from the nest there was a substantial increase in the proxies’ values, which reached or exceeded the first peak and grew continuously until a new peak about 260 days after departure from the nest, after which there was a new decrease until the end of the studied period (see Supporting information 5 for ‘maximum flight height’ and ‘maximum speed’).

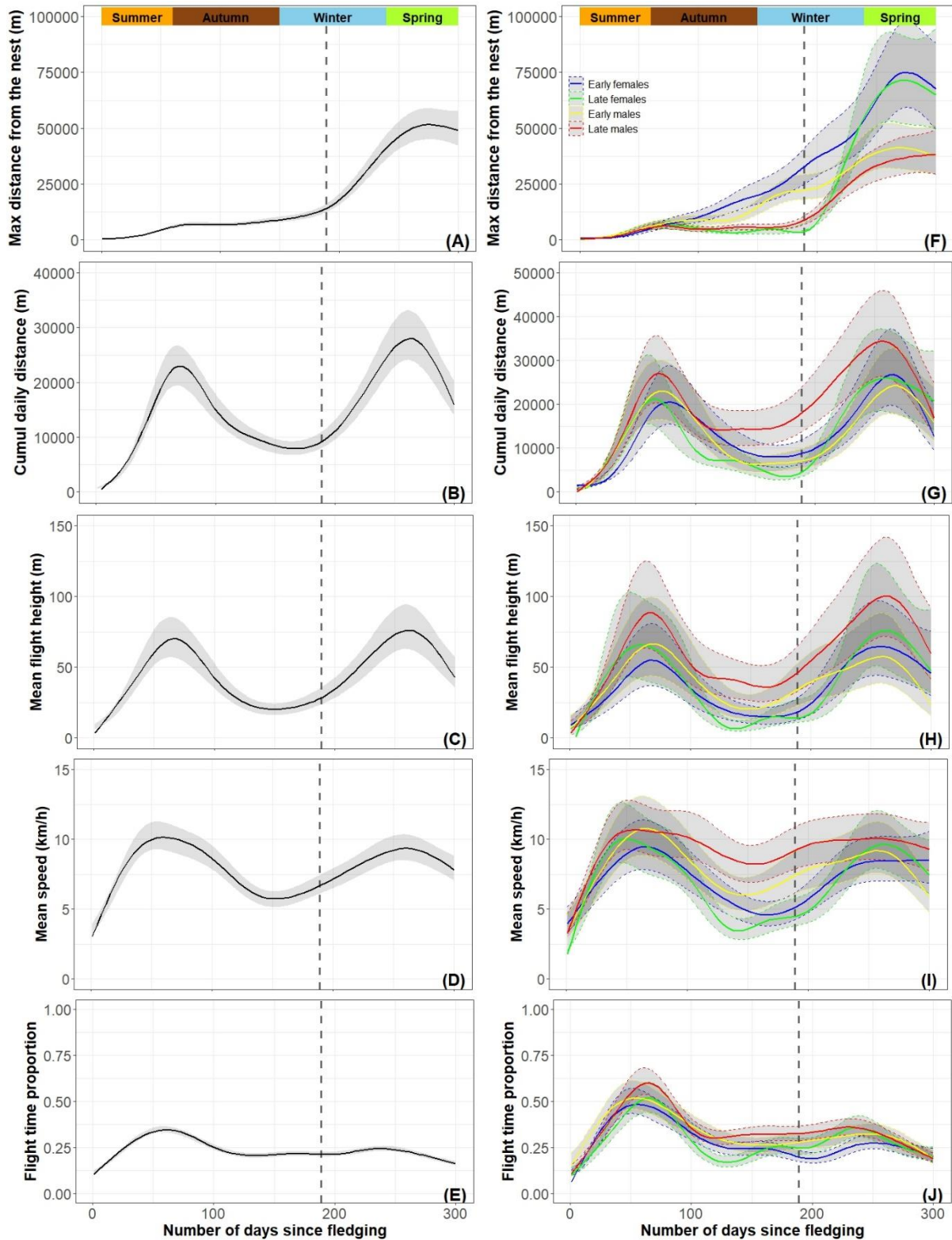


Figure 3.1.2 – The predictions of the generalized additive mixed models (GAMMs) for five proxies analyzed according to the time since departure from the nest. Left (A) to (E): the ‘smoothed day’ model, which considered the variables individual and day effect. Right (F) to (J): the ‘sex_type’ model, which also integrated the ‘sex and type of independence’ (in interaction with the day effect). The vertical dashed line marks Day 189. The red curves represent males with late independence, the yellow curves the males with early independence, the green curves the females with late independence, and the blue curves the females with early independence. The shaded areas represent the 95% confidence intervals.

'Maximum distance from nest' (Figure 3.1.2A) increased exponentially from day 180 after departure. However, compared to the other proxies, there was no marked peak around 60 days after departure from the nest (the increase in distance was very slight, followed by a plateau phase). This proxy also had a high percentage of explained variance at 49.66%, meaning with a strong effect of time since departure from the nest (Table 3.1.2).

During the first two months after departure from the nest, day after day, the juveniles flew: longer distances ('cumulative daily distance'), farther from their nest ('maximum distance from the nest'), more often ('flight time proportion'), higher (height proxies) and faster (speed proxies). After 60 days, the phase in which these proxies decreased or plateau suggested that juveniles flew less and may have performed only 'short' flights during this period.

Table 3.1.2 – Percentage of explained variance obtained by the four generalized additive mixed models (GAMMs) according to the seven proxies used to characterize flight skills.

Proxies / Models	Maximum distance from the nest	Cumulative daily distance	Maximum flight height	Average flight height	Maximum speed	Average speed	Flight time proportion
Smoothed day	48.2 %	17.3 %	9.9 %	8.6 %	9.3 %	7.8 %	1.7 %
Sex	48.9 %	18.0 %	11.9 %	10.0 %	7.8 %	10.7 %	2.4 %
Independence	52.2 %	17.7 %	10.4 %	9.0 %	9.7 %	8.3 %	2.1 %
Sex_Type	53.3 %	19.5 %	12.8 %	11.0 %	14.0 %	11.8 %	2.9 %

The 'smoothed day' model fit a spline smooth term for day of year with 'individual' as a random effect. The 'sex' model also included a categorical predictor for 'sex' (male / female) and an interaction with the smooth term for day of year. The 'independence' model also included a categorical predictor for 'type of independence' (early / late) and an interaction with the smooth term for day of year. The 'sex_type' model finally included a categorical predictor for 'sex_type' that is a combination of both 'sex' and 'type of independence' (early males / late males / early females / late females) and an interaction with the smooth term for day of year. The explained variance with the largest percentage per variable is shown in bold.

Variation between sexes and type of independence

Sex had a slight effect on the temporal change in the flight skills proxies: the patterns observed for males and females were similar for six of the seven proxies (Figure 3.1.2: F to J; Supporting information Figure S6.1). For the proxy 'maximum distance from the nest' (Figure 3.1.2F), however the confidence intervals were overlapping, the patterns were very similar between both sexes up to 200 days, after which patterns diverged with higher values for females, when after the onset of dispersal females travelled considerably further than males. Nevertheless, for this proxy, the percentage of variance explained by the 'sex' model was relatively similar to that of the 'smoothed day' model (increase of

less than 1%), revealing that the differences were relatively small. For the six others proxies (Figure 3.1.2: G to J; Supporting information 5), the confidence intervals overlapped on the graphs until the first 120 days and the percentage of explained variance increased only by 1% to 3% compared to the 'smoothed day' model, indicating that the differences were not fully meaningful (Table 3.1.2). But for 'maximum flight height', 'average flight height', 'maximum speed', 'average speed' and 'flight time proportion', females showed anyway lower values with no overlap with males between 120 and 220 days (and between 160 and 200 days for 'cumulative daily distance').

Very similar patterns for the two types of independence were found for all proxies (Figure 3.1.2: G to J; Supporting information Figure S6.2), except for the proxy 'maximum distance from the nest' (Figure 3.1.2F). In this proxy, early emigrants showed a very rapid and continuous increase in maximum distances throughout the period, but this was especially marked from day 120 after departure from the nest, while late emigrants showed a plateau or a very slight increase in maximum distances over the majority of the period, finally increasing exponentially when they left their natal territories around 180 days. This difference was expected, given that early emigrants necessarily have much higher maximum distances before 180 days, having emigrated earlier. The other differences – though significant – were small, indicating that the type of independence seems to have little or no impact on the temporal trend of the other proxies. Apart from 'maximum distance from the nest', in which the explained variance increased by 3.98%, the percentage of variance explained by the 'independence' model did not substantially increase (less than 1%) compared to the 'smoothed day' model (Table 3.1.2).

Discussion

We found that for 90% of the golden eagle juveniles we monitored, the PFDP lasted between 88 and 257 days, with an average duration of 177.9 days since departure from the nest. The results of our seven modeled proxies showed that flight skills seem to be acquired over the first two months after departure from the nest, a duration far shorter than total PFDP. This demonstrates that these non-migratory golden eagle juveniles remained in their natal territory long after having acquired flight skills. Our analysis also revealed that flight ability evolved independently of the dispersal strategy adopted (and only partially of sex). This reinforces the hypothesis that individuals choose to stay in their natal territory rather than being constrained to stay with their parents.

Flight skills acquired in two months

Our results showed either a continuous or a rapid increase in the values of all the proxies describing flight skills during the first two months after departure from the nest until a peak at around 60 days, whatever the sex and the independence type. After this peak, the studied proxies were followed either by a decrease or by a plateau phase over the following 60 days. This is probably because, in the studied population when juveniles left the nest around mid-July, this period corresponds to autumn, when the weather conditions become less favourable for soaring/gliding flight due to reduced solar insolation and increased rainfall (Monsarrat et al., 2013; Rousteau, 2020; Shamoun-Baranes et al., 2003; Shamoun-Baranes et al., 2006; Vansteelant et al., 2015). In our study area, thermals are weaker in autumn than in summer (Aupetit, 2020), which does not allow soaring birds to fly as high. Moreover, because this period is more favourable to successions of low pressure systems, airspace conditions are more turbulent and can change more often and faster (Aupetit, 2020). This requiring a better control of flight and a greater energy expenditure to do it (Poessel et al., 2018; Shamoun-Baranes et al., 2006). During this period, young golden eagles spent a lower proportion of their time in flight, and when flying, they travelled at lower height and lower groundspeed. This supports the hypothesis of a poorer flight control than experimented adults to face less favourable conditions and to move in a turbulent airspace.

These results are consistent with the literature, which shows that the flight ability of birds develops rapidly during the first weeks after departure from the nest, consequently to the acquisition of soaring flight through personal learning or public (parental) training, allowing a flight mode that is more efficient and less costly than the flapping flight practiced at departure from the nest (Bustamante & Hiraldo, 1989; Duriez et al., 2014; Ruaux et al., 2020). In griffon vultures *Gyps fulvus*, juveniles aged <60 days are also significantly less efficient than adult birds for climbing in thermals drifted by wind (Harel et al., 2016). In the Spanish imperial eagle, soaring flight appears on average 25 days after departure from the nest and its learning is stimulated by the parents, which leave food for their offspring further and further from the nest, forcing the juveniles to fly longer distances (Ferrer, 1992; Muriel et al., 2015). These results also confirm, with more numerous and detailed proxies, the results of Weston et al. (2017), which showed that golden eagles in Scotland exhibit a PFDP divided into two distinct phases: an ontogenetic phase (increased mobility), with full mobility reached on average 68 days after departure from the nest, and a relatively long maintained phase (constant mobility). That study did not find any decrease in juvenile mobility after 68 days, but only a plateau phase – possibly because the proxy they modeled was not precise enough to detect such a tiny signal. The second peak in all patterns is about 260 days after departure from the nest. At this time of the year, most of the juveniles have left their natal territory. For the studied population, this period corresponds to the end

of winter, when carrions are increasingly difficult to find and less nutritious due to the harshness of winter. Juveniles need to fly more and longer to forage. The last decrease in the pattern corresponds to the start of spring, with new born in prey species and foraging that become easier.

Juveniles choose to stay in the natal territory

Our alternative hypotheses concerning the factors determining the independence of juveniles were: (1) individuals are constrained to stay in the natal territory due to limited flight skills, or (2) they choose to stay to optimize their fitness. Our results support the second hypothesis because for 90% of individuals, independence took place between 88 and 257 days after departure from the nest, well after the acquisition of flight skills within the first 60 days period after departure from the nest. This conclusion was reinforced by the fact that flight skills proxies did not differ between early and late emigrants. The juveniles appear to restrict themselves to stay in their natal territory throughout the autumn and early winter. This strategy might be the consequence of the high cost involved in independence, especially if dispersal starts in autumn, the season with the highest rainfall and cloud cover in the study area (Aupetit, 2020). Raptor movements are usually highly dependent on weather conditions, as efficient soaring flight can occur with orographic or thermal uplifts (Duerr et al., 2015; Katzner et al., 2015; Murgatroyd et al., 2018) and precipitation greatly limit raptors' success in foraging (Sergio, 2003). Soaring flight ability as well as successful foraging are essential for successful dispersal.

Another non-mutually exclusive postulate could be that juveniles continue to be fed by the parents, as they have not yet acquired the hunting skills and/or sufficient body condition to support the costs of dispersal. Yet in golden eagles, depending on food availability in the natal territory, parents stop feeding their young about six weeks after fledging (O'Toole et al., 1999 for migratory eagles in Missouri) to eleven weeks after fledging (Watson, 2010 for resident eagles in Scotland). It may be possible that even if the adults no longer directly feed the juveniles, they may guide them (directly or indirectly) to carrion during winter. Photos from camera-traps close to carrion in winter commonly show juveniles and adults together, hence strongly suggesting support for this hypothesis (Supporting information 8). Juveniles may also use this period to continue to learn how to hunt with their parents. In future studies, it would be relevant to simultaneously track juveniles and parents to get more insight into adult/juvenile interactions during this phase. It is also possible that the knowledge of the natal territory acquired by juveniles during the first weeks of exploration guarantees easy access to food resources in contrast to surrounding unknown territories, therefore encouraging them to stay in natal territory. In surrounding territories, juveniles would have to compete with other territorial adults, which would represent an additional cost (or threat).

Thus, the costs of leaving the natal territory early seem potentially high, and the benefits minimal. Golden eagles generally acquire their breeding territory between 4 and 6 years old (Watson, 2010), so there seems little benefit to gain by dispersing a few days or weeks earlier. This hypothesis is reinforced by the fact that although females disperse farther than males during the dispersal phase, they do not emigrate earlier. The farther dispersal of females has been noted in other golden eagle studies (Soutullo et al., 2006) and is consistent with the general pattern that female birds tend to disperse farther than males (Greenwood, 1980; Clarke et al., 1997; but see in Mabry et al. (2013) for rare references on male-biased dispersal in bird species). Despite the likely benefit of farther dispersal, females stay just as long in the natal territory as males. Nevertheless, the period between 120 days and 220 days after departure from the nest, period corresponding to winter with weaker thermals, females had lower flight skills than males. Since females are heavier, they have a less good buoyancy than males under the same aerological conditions and therefore spend less time in flight (Alarcon et al., 2017; Gonzalez-Solis et al., 2000). It would be interesting in future studies to investigate the post-dispersal period in more details.

Finally, we cannot exclude the hypothesis that the proxies we studied may only partially reflect the acquisition of flight abilities, and that independence is constrained by other unstudied flight skills. It would be interesting in future studies to investigate in more detail the acquisition of different types of flight, such as behavior in thermals studied in griffon vultures (Harel et al 2016), or the interactions between the acquisition of soaring flight and hunting skills in great frigate birds (Corbeau et al. 2020), the latter probably taking more time to acquire and yet crucial for juvenile survival. It would also be useful to examine new proxies, for example, based on accelerometry and magnetometry with high-resolution data, combined with speed and altitude data (see in particular Williams et al., 2015), as well as to take advantage of movements recorded in 1-second interval of individuals in 2019 and 2020 in our study.

Departure from natal territory depends on other factors that may influence parental decisions or juvenile personality

Our results suggest that it is advantageous for juveniles to stay in their natal territory for longer than strictly necessary in terms of flight constraints in order to maximize their fitness. This behavior implies that adults tolerate juveniles in their territory and therefore accept the cost of sharing food resources. That is probably what happen for raptors species with a long PFDP duration like harpy (Muñiz-Lopez et al., 2012; Urios et al., 2017) or Philippine eagles (Clark et al., 2020), which then breed only one year out of two. This in turn implies that adults' tolerance of juveniles in the territory increases their own

fitness, by increasing the survival of their offspring without reducing their own survival. The juvenile golden eagles studied had a PFDP lasting between 44 and 395 days, showing high inter-individual variability. These results are similar to those recorded in golden eagles in Scotland (Weston et al., 2013), however, they contrast with previous studies in golden eagles in Spain (PFDP between 60 and 120 days; Soutullo et al., 2006) and in North America for a migrant population (between 39 and 63 days; McIntyre & Collopy, 2006). In two related species, the Spanish imperial eagle (Muriel et al., 2015; Ramos et al., 2019) and Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* (Real et al., 1998; Balbontín & Ferrer, 2005; Cadahía et al., 2008), the PFDP has also been found to be shorter, ranging from 25 to 115 days after departure from the nest. The short duration of this period seems logical for the population of golden eagles studied by McIntyre & Collopy (2006), which migrate and are thus constrained by the migration departure, but less so for the sedentary Spanish golden eagle population as well as the other eagle species mentioned above. This difference could be explained by the fact that the population in Spain is not subject to the same weather and food constraints as the population in France, and thus developed a different dispersal strategy. It seems plausible that in regions with significant food resources and mild climatic conditions in autumn/winter, parents may tend to expel juveniles more quickly outside of their territory as their chances of survival may be relatively high (Alonso et al., 1987; Trivers, 1974).

However, this would not explain the variability in this period between individuals of the same population, as found in our study. Individual decisions and behaviours impact movements within a studied population (Dingemanse et al., 2010; Hertel et al., 2020; Sih et al., 2012; Spiegel et al., 2017). Personality differences such as boldness or shyness are known to contribute to variations in many behaviours such as foraging or decision-making (Patrick et al., 2017; Réale et al., 2007). We posit that the decision to emigrate may be initiated independently of the parents by juveniles that are 'bolder' or in good body condition, which would more quickly leave the natal territory, as opposed to juveniles that are 'shyer' or in poor body condition, which would tend to remain as long as possible in the territory until exclusion by the parents.

An alternative hypothesis may be that adults exclude juveniles more or less quickly depending on the quantity of food resources available in their own territory and depending on their investment in a new breeding attempt. The long-term monitoring program of golden eagles in France would make it possible to test these hypotheses in the future by studying inter-annual variability in PFDP duration in the same territory (i.e. between juveniles of the same parents over the years).

Conclusion

Despite the fact that the PFDP is considered as one of the most critical stages in the lifecycle of raptors – and birds in general – our knowledge of this period and the factors shaping it are still very patchy (Delgado et al., 2009; López-López et al., 2014; Weston et al., 2017). The few studies dealing with this, including our study, show high heterogeneity in independence timing between juveniles within the same population, and between populations of conspecifics or related species. In the future, it would be valuable to study the ultimate and proximate factors that lead to such variability in PFDP duration. As flight and foraging skills are intrinsically linked, it seems important to study in detail the acquisition of different flight modes and foraging performances, which is now possible thanks to the availability of high-resolution tracking technology such as accelerometry and magnetometry (Harel et al., 2016; Corbeau et al., 2020). It also seems worthwhile to study the length of this period in relation not only to juveniles but also parents, which could also be done with high-resolution tracking, but would involve the challenging deployment of GPS tracking devices on both parents and juveniles in the same territory.

Acknowledgements

This project was partially funded (for the Hautes-Alpes dataset) by “Réseau Transport d'Electricité” that we would like to thank. We also would like to thank the numerous people involved in this program that helped us in the field to monitor the populations and capture the individuals: officers of Cévennes' and Ecrins' Natl Parcs, of French Office of Biodiversity, volunteers of many naturalists NGO, but also unaffiliated volunteers, climbers and mountain guides, etc. We also would like to thank J. Shamoun-Baranes, Todd Katzner and an anonymous reviewer for their valuable advices and comments.

Permits

Eagles were manipulated and equipped following national regulation scheme. In this context the program was authorized by the national authorities (Museum National d'Histoire Naturelle) through the “Personal Banding Program” no. 579.

References

- Acacio, M., Atkinson, P.W., Silva, J.P. and Franco, A.M.A. 2022. Performance of GPS/GPRS tracking devices improves with increased fix interval and is not affected by animal deployment. *PLoS ONE*, 17: 1-13.
- Alarcon, P.A.E., Morales, J.M., Donazar, J.A., Sanchez-Zapata, J.A., Hiraldo, F. and Lambertucci, S.A. 2017. Sexual-size dimorphism modulates the trade-off between exploiting food and wind resources in a large avian scavenger. *Scientific Reports* 7 (1): 1-9.
- Alonso, J.C., Gonzales, L.M., Heredia, B., Gonzalez, J.L. 1987. Parental care and the transition to independence of Spanish imperial eagles *Aquila heliaca* in Doñana National Park, southwest Spain. *Ibis* 129: 212-224.
- Anderson, D., Arkumarev, V., Bildstein, K. Botha, A., Bowden, C.G.R., Davies, M., Duriez, O., Forbes, N.A., Godino, A., Green, R.E., Krüger, S., Lambertucci, S.A., Orr-Ewing, D., Parish, C.N., Parry-Jones, J. and Weston, E. 2020. A practical guide to methods for attaching research devices to vultures and condors. *Vulture News* 78a: 1–72.
- Ar, A. and Yom-Tov, Y. 1978. The evolution of parental care in birds. *Evolution* 32 (3): 655-669.
- Arroyo, B.E., De Cornulier, T. and Bretagnolle, V. 2002. Parental investment and parent–offspring conflicts during the postfledging period in Montagu’s Harriers. *Animal Behaviour* 63 (2): 235-244.
- Ashmole, N.P. and Tovar, H.S. 1968. Prolonged parental care in Royal Terns and other birds. *The Auk* 85: 90-100.
- Aupetit, H. 2020. *Les visiteurs du ciel – Guide de l’air pour l’homme volant*, 5^e éditions. Ivry-sur-Seine: Flying Pages Europe.
- Balbontín, J. and Ferrer, M. 2005. Factors affecting the length of the post-fledging period in the Bonelli’s Eagle *Hieraetus fasciatus*. *Ardea* 93 (2): 89–198.
- Boileau, N. and Bretagnolle, V. 2014. Post-fledging dependence period in the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*) in western France. *Journal of Raptor Research* 48 (3): 248-256.
- Bustamante, J. 1993. Post-fledging dependence period and development of flight and hunting behaviour in the Red Kite (*Milvus milvus*). *Bird Study* 40 (3): 181-188.
- Bustamante, J. and Hiraldo, F. 1989. Post-fledging dependence period and maturation of flight skills in the Black Kite (*Milvus migrans*). *Bird Study* 36 (3): 199-204.
- Cadahía, L., López-López, P., Urios, V. and Negro, J.J. 2008. Estimating the onset of dispersal in endangered Bonelli’s Eagles *Hieraetus fasciatus* tracked by satellite telemetry: a comparison between methods. *Ibis* 150 (2): 416-420.
- Chambert, T., Imberdis, L., Couloumy, C., Bonet, R. and Besnard, A. 2020. Density dependence in Golden eagle *Aquila chrysaetos* fecundity better explained by individual adjustment than territory heterogeneity. *Ibis* 162 (4): 1312-1323.
- Clark, W.S., Sharpe, C.J., Boesman, P.F.D. and Marks, J.S. 2020. Philippine Eagle (*Pithecophaga jefferyi*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Clarke, A.L., Sæther, B.E., and Røskaft, E. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* 79 (3): 429-438.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. and Bullock, J.M. 2012. *Dispersal ecology and evolution*. New York: Oxford University Press.
- Corbeau, A., Prudor, A., Kato, A. and Weimerskirch, H. 2020. Development of flight and foraging behaviour in a juvenile seabird with extreme soaring capacities. *Journal of Animal Ecology* 89 (1): 20-28.
- Cox, W.A., Thompson, F.R., Cox, A.S. and Faaborg, J. 2014. Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation: post-fledging survival in passerines. *The Journal of Wildlife Management* 78 (2): 183-193.
- Cramp, S. and Simmons, K.E.L. 1980. *The birds of the western palearctic*. Volume II. New York: Oxford University Press.
- Davis, K., Dunlop, N. and Palmer, R. 2021. *Falcons of North America*. Second edition. Mountain Press.
- Delgado, M.M., Penteriani, V. and Nams, V.O. 2009. How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal. A case study with Eagle Owls (*Bubo bubo*). *Ardea* 97 (1): 7-15.
- Dingemanse, N., Kazem, A.J.N., Réale, D. and Wright, J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 25 (2): 81-89.
- Duerr, A.E., Miller, T.A., Lanzone, M., Brandes, D., Cooper, J., O’Malley, K., Maisonneuve, C., Tremblay, J.A. and Katzner, T. 2015. Flight response of slope-soaring birds to seasonal variation in thermal generation. *Functional Ecology* 29 (6): 779-790.
- Duriez, O., Kato, A., Tromp, C., Dell’Omo, G., Vyssotski, A.L., Sarrazin, F. and Ropert-Coudert, Y. 2014. How cheap is soaring flight in raptors? A preliminary investigation in freely-flying vultures. *PLoS ONE* 9 (1): e84887.

- Fay, R., Barbraud, C., Delord, K. and Weimerskirch, H. 2016. Paternal but not maternal age influences early-life performance of offspring in a long-lived seabird. *Proc. R. Soc. B* 283: 20152318.
- Ferrer, M. 1992. Regulation of the period of postfledging dependence in the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Ibis* 134 (2): 128-133.
- Fridolfsson, A.K. and Ellegren, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* 30: 116-121.
- Gonzalez-Solis, J., Croxall, J.P. and Wood, A.G. 2000. Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of Northern Giant Petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos* 90 (2): 390-398.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28 (4): 1140-1162.
- Guo, H., Cao, L., Peng, L., Zhao, G. and Tang, S. 2010. Parental care, development of foraging skills, and transition to independence in the Red-Footed Booby. *The Condor* 112 (1): 38-47.
- Gupte, P.R., Beardsworth, C.E., Spiegel, O., Lourie, A., Toledo, S., Nathan, R. and Bijleveld, A.I. 2021. A guide to pre-processing high-throughput animal tracking data. *Journal of Animal Ecology* 91 (2): 287-307.
- Harel R., Horvitz N. and Nathan R. 2016. Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. *Scientific Reports* 6: 27865.
- Hertel, A.G., Niemelä, P.T., Dingemanse, N.J. and Mueller, T. 2020. A guide for studying among-individual behavioural variation from movement data in the wild. *Movement Ecology* 8 (1): 1-18.
- Issa, N. and Muller, Y. 2015. *Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale*. Paris: Delachaux & Niestlé.
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailles, J., Hilal, M. and Wavresky, P. 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo: European Journal of Geography, Cartographie, Imagerie, SIG, article 501*.
- Katzner, T.E., Turk, P.J., Duerr, A.E., Miller, T.A., Lanzone, M.J., Cooper, J.L., Brandes, D., Tremblay, J.A. and Lemaître, J. 2015. Use of multiple modes of flight subsidy by a soaring terrestrial bird, the Golden eagle *Aquila chrysaetos*, when on migration. *Journal of The Royal Society Interface* 12 (112): 20150530.
- Katzner, T.E., Kochert, M.N., Steenhof, K., McIntyre, C.L., Craig, E.H. and Miller T.A. 2020. Golden eagle (*Aquila chrysaetos*), version 2.0. In *Birds of the World* (Rodewald, P.G. and Keeney, B.K., Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Kemp, A.C., Boesman, P.F.D. and Marks, J.S. 2020. Martial Eagle (*Polemaetus bellicosus*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Kenward, R.E. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. 2nd edition. San Diego, CA; London: Academic Press.
- Kenward, R.E., Marcström, V. and Karlbom, M. 1993. Post-nestling behaviour in Goshawks, *Accipiter gentilis*: II. Sex differences in sociality and nest-switching. *Animal Behaviour* 46 (2): 371-378.
- Langen, T.A. 2000. Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds. *Behavioral Ecology* 11 (4): 367-377.
- López-Idiáquez, D., Vergara, P., Fargallo, J.A. and Martínez-Padilla, J. 2018. Providing longer post-fledging periods increases offspring survival at the expense of future fecundity. *PLoS ONE* 13 (9): e0203152.
- López-López, P., Gil, J.A. and Alcántara, M. 2014. Post-fledging dependence period and onset of natal dispersal in Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*): new insights from GPS satellite telemetry. *Journal of Raptor Research* 48 (2): 173-181.
- Mabry, K.E., Shelley, E.L., Davis, K.E., Blumstein, D.T. and Van Vuren, D.H. 2013. Social mating system and sex-biased dispersal in mammals and birds: a phylogenetic analysis. *PLoS ONE* 8 (3): e57980.
- Maness, T.J., Westbrock, M.A., Feeley, K.J. and Anderson, D.J. 2011. Offspring sex and duration of post-fledging parental care in the sexually size dimorphic Nazca Booby (*Sula granti*). *The Neotropical Ornithological Society* 22: 347-359.
- Martens, F.R., Pfeiffer, M.B., Downs, C.T. and Venter, J.A. 2018. Post-fledging movement and spatial ecology of the endangered Cape Vulture (*Gyps coprotheres*). *Journal of Ornithology* 159 (4): 913-922.
- Mathieu, R. 1985. Développement du poussin d'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et détermination de l'âge dans la nature par l'observation éloignée. *Bièvre* 7 (1): 71-86.
- McGrady, M.J., Grant, J.R. and McLeod, D.R.A. 2002. A model of Golden eagle (*Aquila chrysaetos*) ranging behaviour. *Journal of Raptor Research* 36 (1): 62-69.
- McIntyre, C.L. and Collopy, M.W. 2006. Postfledging dependence period of migratory Golden eagles (*Aquila chrysaetos*) in Denali National Park and Preserve, Alaska. *The Auk* 123 (3): 877-884.
- McLeod, D.R.A., Whitfield, P.D., Fielding, A.H., Haworth, P.F. and McGrady, M.J. 2002. Predicting home range use by Golden eagles *Aquila chrysaetos* in western Scotland. *Avian Science* 2: 183-198.

- Miller, T.A., Cooper, J.L., Duerr, A.E., Braham, M.A., Anderson, J.T. and Katzner, T.E. 2019. Implications for bird aircraft strike hazard by Bald Eagles. *The Journal of Wildlife Management*, 83 (4), 879-892.
- Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W. and Olivier Duriez, D. 2013. How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? *PLoS ONE* 8 (1):e53077.
- Mundy, P., Butchart, D., Ledger, J. and Piper, S. 1992. *The vultures of Africa*. Academic Press.
- Muñiz-Lopez, R., Limiana, R. Cortés, G. and Urios, V. 2012. Movements of Harpy Eagles *Harpia harpyja* during their first two years after hatching. *Bird Study* 59 (4): 509-514.
- Murgatroyd, M., Photopoulou, T., Underhill, L.G., Bouten, W. and Amar, A. 2018. Where eagles soar: fine-resolution tracking reveals the spatiotemporal use of differential soaring modes in a large raptor. *Ecology and Evolution* 8 (13): 6788-6799.
- Muriel, R., Ferrer, M., Balbontín, J., Cabrera, L. and Calabuig, C.P. 2015. Disentangling the effect of parental care, food supply, and offspring decisions on the duration of the postfledging period. *Behavioral Ecology* 26 (6): 1587-1596.
- Naef-Daenzer, B. and Gruebler, M.U. 2016. Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *Journal of Field Ornithology* 87 (3): 227-250.
- Newton, I. 1979. *Population ecology of raptors*. 1st edition. Vermillion. S.D: Buteo Books.
- O'Toole, L.T., Kennedy, P.L., Knight, R.L. and McEwen, L.C. 1999. Postfledging behavior of Golden eagles. *Wilson Ornithological Society* 111 (4): 472-477.
- Patrick, S.C., Pinaud, D. and Weimerskirch, H. 2017. Boldness predicts an individual's position along an exploration-exploitation foraging trade-off. *Journal of Animal Ecology* 86 (5): 1257-1268.
- Pedrini, P. and Sergio, F. 2002. Regional conservation priorities for a large predator: Golden eagles (*Aquila chrysaetos*) in the alpine range. *Biological Conservation* 103 (2): 163-172.
- Pennycook, C. 2008. *Modelling the flying bird*. Academic Press. Amsterdam: Elsevier.
- Péron, G., Calabrese, J.M., Duriez, O., Fleming, C.H., García-Jiménez, R., Johnston, A., Lambertucci, S.A., Safi, K. and Shepard, E.L.C. 2020. The challenges of estimating the distribution of flight heights from telemetry or altimetry data. *Animal Biotelemetry* 8 (1): 1-13.
- Poessel, S.A., Duerr, a.E., Hall, J.C., Braham, M.A. and Katzner, T.E. 2018. Improving estimation of flight altitude in wildlife telemetry studies. *Journal of Applied Ecology* 55 (4): 2064-2070.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Radford, A.N. and Ridley, A.R. 2006. Recruitment calling: a novel form of extended parental care in an altricial species. *Current Biology* 16 (17): 1700-1704.
- Ramos, R.F., Silva, J.P., Carrapato, C., Rocha, P., Marques, P.A.M. and Palmeirim, J.M. 2019. Spatial behaviour of Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti* juveniles during the dependence period revealed by high-resolution GPS tracking data. *Journal of Ornithology* 160 (2): 463-472.
- Real, J., Mañosa, S. and Codina, J. 1998. Post-nestling dependence period in the Bonelli's Eagle *Hieraetus fasciatus*. *Ornis Fennica* 75: 129-137.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. and Dingemanse, N.J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Review* 82 (2): 291-318.
- Rousteau, T. 2020. Dynamique, régulation et viabilité des populations restaurées: le cas du Vautour moine (*Aegypius monachus*) en France. PhD thesis. Sorbonne Université, Paris, France.
- Ruau, G., Lumineau, S. and De Margerie, E. 2020. The development of flight behaviours in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1929): 20200668.
- Rymešová, D., Raab, R., Machálová, V., Horal, D., Dorňáková, D., Rozsypalová, L., Spakovszky, P. and Literák, I. 2021. First-year dispersal in White-Tailed Eagles *Haliaeetus albicilla*. *European Journal of Wildlife Research*, 67 (3), 1-14.
- Salinas-Melgoza, A. and Renton, K. 2007. Postfledging survival and development of juvenile Lilac-Crowned Parrots. *Journal of Wildlife Management* 71 (1): 43-50.
- Sarasola, J.H., Grande, J.M. and Negro, J.J. 2018. *Birds of Prey: Biology and Conservation in the XXI Century*. Springer International Publishing.
- Schreiber, E.A. and Burger, J. 2001. *Biology of marine birds*. CRC Press.
- Sergio, F. 2003. From individual behaviour to population pattern: weather-dependent foraging and breeding performance in Black Kites. *Animal Behaviour* 66 (6): 1109-1117.
- Sergio, F., Pedrini, P., Rizzoli, F. and Marchesi, L. 2006. Adaptive range selection by Golden eagles in a changing landscape: a multiple modelling approach. *Biological Conservation* 133 (1): 32-41.

- Shamoun-Baranes, J., Leshem, Y., Yom-Tov, Y. and Liechti, O. 2003. Differential use of thermal convection by soaring birds over central Israel. *Condor* 105 (2): 208-218.
- Shamoun-Baranes, J. and Van Loon, E. 2006. Energetic influence on gull flight strategy selection. *The Journal of Experimental Biology* 209: 3489-3498.
- Shamoun-Baranes, J., Van Loon, E., Van Gasteren, H., Van Belle, J., Bouten, W. and Buurma, L. 2006. A comparative analysis of the influence of weather on the flight altitudes of birds. *American Meteorological Society* 47-61.
- Shamoun-Baranes, J., Bom, R., Van Loon, E.E., Ens, B.J., Oosterbeek, K. and Bouten, W. 2012. From sensor data to animal behaviour: an oystercatcher example. *PLoS ONE* 7 (5): e37997.
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S. and Pruitt, J. 2012. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters* 15 (3): 278-289.
- Silva, R., Afán, I., Gil, J.A. and Bustamante, J. 2017. Seasonal and circadian biases in bird tracking with solar GPS-tags. *PLoS ONE* 12 (10): e0185344.
- Soutullo, A., Urios, V., Ferrer, M. and Peñarrubia, S.G. 2006. Post-fledging behaviour in Golden eagles *Aquila chrysaetos*: onset of juvenile dispersal and progressive distancing from the nest. *Ibis* 148 (2): 307-12.
- Spiegel, O., Leu, S.T., Bull, C.M. and Sih, A. 2017. What's your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecology Letters* 20 (1): 3-18.
- Trivers, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 4: 249-264.
- Urios, V., Muñiz-Lopez, R. and Vidal-Mateo, J. 2017. Juvenile dispersal of Harpy Eagles (*Harpia harpyja*) in Ecuador. *Journal of Raptor Research* 51 (4): 439-445.
- Vansteelant, W.M.G., Bouten, W., Klaassen, R.H.G., Koks, B.J., Schlaich, A.E., Van Diermen, J., Van Loon, E.E. and Shamoun-Baranes, J. 2015. Regional and seasonal flight speeds of soaring migrants and the role of weather conditions at hourly and daily scales. *Journal of Avian Biology* 46: 25-39.
- Watson, J. 2010. *The Golden eagle, 2nd edition*. T. and A. D. Poyser.
- Weston, E.D., Whitfield, P.D., Travis, J.M.J. and Lambin, X. 2013. When do young birds disperse? Tests from studies of Golden eagles in Scotland. *BMC Ecology* 13 (42): 1-12.
- Weston, E.D., Whitfield, P.D., Travis, J.M.J. and Lambin, X. 2017. The contribution of flight capability to the post-fledging dependence period of Golden eagles. *Journal of Avian Biology* 49 (1): 1-11.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York.
- Williams, H.J., Shepard, E.L.C., Duriez, O. and Lambertucci, S.A. 2015. Can accelerometry be used to distinguish between flight types in soaring birds? *Animal Biotelemetry* 3 (45): 1-11.
- Wood, S.N. 2017. *Generalized Additive Models: an introduction with R (2nd edition)*. Chapman and Hall/CRC.
- Yoda, K., Kohno, H. and Naito, Y. 2004. Development of flight performance in the Brown Booby. *Proc. R. Soc. B* 271 (4): 240-242.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. and Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R. Statistics for biology and health*. New York, NY: Springer New York.

Chapitre 2

L'utilisation du domaine vital des parents par les jeunes rapaces

Titre en français : « L'utilisation des déplacements des jeunes comme indicateur de l'utilisation de l'habitat et de l'espace par les adultes chez les espèces territoriales et longévives : une étude de cas sur l'aigle royal. »

Statut de l'article : Ce travail est publié dans Journal of Avian Biology 2024 (7-8), e03212.

DOI : <https://doi.org/10.1111/jav.03212>

Les annexes de l'article sont disponibles en Annexe 3 et Annexe 4 du présent manuscrit.

Résumé

Contexte : L'efficacité des méthodes de gestion et de conservation des espèces sauvages est limitée par notre capacité à comprendre leur utilisation de l'espace et de l'habitat. La télémétrie est devenue la principale source de données sur l'utilisation de l'espace et des habitats par les animaux. Cependant, certains individus peuvent être difficiles à capturer, ce qui entraîne des tailles d'échantillons limitées et donc des inférences de faible qualité. A l'inverse, d'autres individus sont plus faciles à capturer, il peut être tentant de les utiliser pour faire des déductions sur l'ensemble de la population étudiée. Par exemple, les oiseaux juvéniles, contrairement aux adultes, sont faciles à capturer lorsqu'ils sont encore au nid. Cependant, il existe peu d'études indiquant quand et comment les juvéniles peuvent servir à obtenir une caractérisation représentative de l'habitat ou de l'utilisation de l'espace par les adultes.

Objectif : Nous avons cherché à savoir si les jeunes aigles royaux explorent l'intégralité du domaine vital de leurs parents et avec la même intensité qu'eux, afin de déterminer si les suivis GPS de ces juvéniles vont pouvoir être intégrés dans la démarche développée dans cette thèse au même titre que ceux des adultes, pendant leur période de dépendance.

Méthodes : Cette étude s'est penchée sur cette question en utilisant les données de suivi GPS de 35 binômes adulte/juvénile d'aigles royaux (*Aquila chrysaetos*), le juvénile et l'adulte d'un binôme partageant le même domaine vital (mais pas forcément la même année). Nous avons évalué le chevauchement des domaines vitaux des juvéniles et des adultes, et avons également comparé leur utilisation relative des habitats dans cet espace. Nous avons également analysé l'évolution de ces paramètres au cours de la période de dépendance post-envol (PFDP en abrégé en anglais).

Résultats principaux : Au cours de cette période, la similarité entre les juvéniles et les adultes était supérieure à 80 % pour l'ensemble du domaine vital, alors qu'elle était plus faible pour la zone cœur (environ 60 %). La similarité de l'utilisation de l'habitat était élevée, à environ 90 % pour le domaine vital et la zone cœur, à la fois en ce qui concerne l'occupation du sol et la topographie.

La similarité a augmenté suite à l'amélioration des performances de vol des juvéniles sur une période de deux mois, au point que deux mois après l'envol et jusqu'à la fin de la PFDP, l'utilisation de l'habitat et de l'espace par les juvéniles peut être utilisée pour déduire le domaine vital (85% de similarité) et les exigences en matière d'habitat des adultes (90% de similarité en termes d'occupation du sol et 95% de similarité en termes de topographie).

Ces résultats permettent de valider la deuxième étape indispensable quant à l'utilisation des données de suivis télémétriques des juvéniles au même titre que celles des adultes. Il serait intéressant d'étudier cette approche de "remplacement de l'adulte par le juvénile" chez d'autres espèces afin de déterminer si elle peut être généralisée, notamment pour les espèces dont la période de dépendance est plus courte ou pour lesquelles les interactions sociales sont plus complexes.

Mots clés : *Aquila chrysaetos* · suivi GPS · domaine vital · occupation du sol · topographie

Using juvenile movements as a proxy for adult habitat and space use in long-lived territorial species: a case study on the golden eagle

Arzhela Hemery¹, Olivier Duriez¹, Christian Itty², Pierre-Yves Henry³ & Aurélien Besnard¹

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France

² Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint Gervais sur Mare, France

³ Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France & Mécanismes Adaptatifs et Évolution (MECADEV), UMR 7179 MNHN-CNRS, Brunoy, France

Abstract

Effective conservation management of wildlife species depends on understanding their space and habitat use. Telemetry has become the primary source of data for information on how species use space and habitats. However, animals can be difficult to capture, leading to limited sample sizes and thus low quality inferences. As some individuals may be easier to capture than others, it may be tempting to use them to make inferences about the studied population as a whole. Juvenile birds, in contrast to adults, are easy to capture while they are still in the nest. However, there are few studies on when and how they might serve to obtain a representative characterization of the habitat or space use of adults. This study investigated this by using GPS-tracking data of 35 adult/juvenile dyads of golden eagles (*Aquila chrysaetos*), with the juvenile and adult in a dyad sharing the same home-range. We assessed juvenile-to-adult home-range overlap and also compared their relative use of habitats within that space. We also analysed how these metrics evolved throughout the post-fledging dependence period (PFDP). During this period, juvenile-to-adult similarity was more than 80% for the entire home-range, whereas it was lower for the core area (about 60%). Habitat-use similarity was high, at about 90% for both the home-range and core area, both in land-cover and topography. The similarity increased following the improvement of juvenile flight skills over a period of two months, to the extent that two months after fledging and until the end of the PFDP, habitat and space use of

juveniles can be used to infer the home-range and habitat requirements of adults. It would be valuable to study this 'adult-by-juvenile replacement' approach in other species to determine whether it could be generalized, notably for species with a shorter dependence period or more complex social interactions.

Keywords: *Aquila chrysaetos* · GPS telemetry · home-range · land-cover · topography

Introduction

Habitat use is a central process in ecology, and information on habitat use is necessary for planning wildlife management (Morris 1992, Begon et al. 2006, Hunter and Gibbs 2007, Krausman and Cain 2022). Understanding the relationships between species and their environment (i.e. habitat or space use) is crucial for identifying species-specific habitat features of importance, a prerequisite for effective, evidence-based wildlife management, conservation and fundamental ecology (Garshelis 2000, Krausman and Cain 2022).

Since the early 2000s, GPS-tracking has allowed a significant increase in the quality and quantity of data available to study animals' habitat use (Allen and Singh 2016, Katzner and Arlettaz 2020). Yet animals can be difficult to capture, leading to limited sample sizes and to low quality inferences regarding habitat and space use at the population level (Camacho et al. 2017, Brehm and Mortelliti 2018). Several studies have focused on the trappability of species and the difficulty of capturing certain individuals. These have highlighted differences between 'trap-shy' and 'trap-happy' personalities (Carter et al. 2012, Brehm and Mortelliti 2018) or between sexes or ages (Domènech and Senar 1997, Byrne et al. 2012, Camacho et al. 2017). When individuals are too difficult or risky to catch, studies may opt for the alternative of using individuals that are easier to catch to obtain the required telemetry data. In birds, for example, chicks in the nest are generally easier and safer to catch than adults, and in this respect would be good alternative candidates to study habitat or space use. However, this use may differ depending on an individual's sex or age class (Bolnick et al. 2003) or on its personality (Schirmer et al. 2019). These possible differences could limit making general inferences. Before using easily captured individuals as a proxy for the studied population, it is thus essential to ensure that they are representative of the space and habitat use at the population scale.

In various bird species, including seabirds and raptors, once flight skills are acquired, movement patterns are generally similar between juveniles and adults (Thorup et al. 2003, Gutowsky et al. 2014, Weimerskirch et al. 2016). For instance, in seven out of nine species of seabirds, the direction of flight path and other movement metrics were found to be very similar between adults and juveniles (De Grissac et al. 2016). Juvenile white storks (*Ciconia ciconia*) show similar movement metrics to adults during postnuptial migration (Rotics et al. 2016). However, in some species such as Scopoli's shearwater (*Calonectris diomedea*), juveniles (1st year), immature birds (2nd- 6th year) and adults (7th year and older) display differences in flight path, timing, behaviour and habitat preferences during migration (Péron and Grémillet 2013). These contrasting examples suggest that only in certain species can juveniles be used as a proxy for adults to study the space and habitat use of adults. One

way to determine this is to track both adult and juveniles in the same home-range to compare and quantify their use of the same space and habitats.

Golden eagles (*Aquila chrysaetos*) in sedentary populations are a good model to assess such similarity between juveniles and adults. They are territorial birds whose juveniles can remain in their natal home-ranges for several months before becoming independent (Soutullo et al. 2006, Weston et al. 2018). This learning stage with their parents, the post-fledging dependence period (PFDP), lasts on average six months, including the first two months after departure from the nest when flight skills are progressively acquired (Walker 1987, Hemery et al. 2023).

Using GPS-tracking data of 35 dyads of adult/juvenile eagles, with the juvenile and adult in a dyad sharing the same home-range, we studied whether tracking a juvenile during its PFDP allows a reliable inference of space and habitat use of adults. We also assessed when this good adequacy could be achieved. Specifically, we estimated home-range overlap to compare space use, and compared habitat use within home-ranges of juveniles and adults. Since the juvenile is learning flight and hunting skills with its parents during its PFDP (Walker 1987, Watson 2010), we hypothesized that the juvenile would explore the entire home-range of its parents, and would use the same habitats (Watson 2010). However, because of this learning stage, we assumed that this would be less true in larger home-ranges, as juveniles would have more difficulty than adults in covering long distances and accessing the entire home-range (Soutullo et al. 2006). Because the flight skills of juvenile golden eagles improve in the first two months of their PFDP (Hemery et al. 2023), we also predict that their exploration pattern will be very different over the first two months, gradually coming closer to the space and habitat uses of their parents over the following months.

Materials and methods

Study species and area

The golden eagle is a large raptor of the Holarctic that occupies a wide range of habitats, from arctic tundra to subtropical deserts (Katzner et al. 2020). This species mainly hunts medium-sized mammals and birds in open areas or scrub (Watson 2010). Pairs are monogamous and build their nests on cliffs or in tree canopies (Watson 2010). Adult golden eagles actively defend a territory, that constitutes their home-range (between 20 and 200 km²), including several hunting areas (Watson 2010, Katzner et al. 2020).

In France, the species is sedentary and breeds in mountain ranges of the Alps, Massif Central, Pyrenees and Corsica (Issa and Muller 2015). We focused on two study areas: the 'Alps' (a central part

of the French Alps, altitude range 205–4102m) and the 'Massif Central' (the southern part of the Massif Central, altitude range 65–1753m) (Supporting information S1 - Fig. 1). The Alps have a typical alpine climate, with extended snow cover during six months in winter and cool summer temperatures (Joly et al. 2010). The Massif Central has a more temperate climate, with little snow during winter (Joly et al. 2010), and the southernmost areas can be subject to heatwaves in summer. In the Massif Central, golden eagle pairs have much larger home-ranges (between 90 and 170 km²) than in the Alps (between 30 and 50 km²), due to the difference in topography and limited food resources (Ricaud and Decorde 2009, Issa and Muller 2015).

In France, pairs usually raise one, or rarely two, fledglings per year (mean productivity is about 0.5 fledglings per year and is density-dependent, (Chambert et al. 2020)). Egg-laying occurs around 20 March (range: 27 Feb – 30 Apr); eggs hatch around 1 May (range: 11 Apr – 27 May); and nestlings fledge around 20 July (range: 21 June – 22 Aug) (Hemery et al. 2023). Juveniles have a long but highly variable PFDP, averaging 177.9 days (range 44–395) after departure from the nest (Hemery et al. 2023).

Bird tagging and GPS data filtering

Between 2014 and 2022, 160 golden eagles were equipped with GPS/GSM transmitters in the two study areas: 32 territorial adults and 128 juveniles (authorized by the French Bird Ringing Centre, or CRBPO, under project #PP579). Adults were captured with a clap-net at baited sites, whereas juveniles were captured in the nest at 48–58 days old. Age and sex were determined according to bird size and plumage (Mathieu 1985). The sex was genetically confirmed from feather samples, using the pair of primers 2550F – 2718R (Fridolfsson and Ellegren 1999). Transmitters were fitted using a 14-mm Teflon Bally Ribbon (Bally, PA, USA) harness and the X-strap thoracic backpack technique (Anderson et al. 2020). Six models from four manufacturers (Ornitela, Ecotone, E-obs and Microwave Telemetry) were used; the whole device, rings and harness weighed between 74 and 105g: i.e. between 1.8% and 3% of an adult's body weight, as recommended by Kenward (Kenward 2001).

The GPS transmitters were set to record 3D positions at intervals of 5 to 15 minutes. In sunny weather, with a fully charged battery, the devices could record positions at 1-minute intervals. As the interval between two locations varied between individuals, we resampled the whole dataset to 15-minute intervals. The GPS data were stored on the www.movebank.org online platform (see data availability section), then extracted and edited using R version 4.2.2 (R Core Team 2022) in R-studio 2022.07.2 (RStudio Team 2022). We cleaned up the datasets to remove outliers, especially inaccurate locations, following the recommendations from Gupte et al. (Gupte et al. 2022). We applied a spatio-temporal filter by deleting obvious errors in dates and locations that were > 5000km from the study

areas and kept only data with a horizontal dilution of precision (Hdop) < 10 or a satellite number > 3 (D'Eon and Delporte 2005, Silva et al. 2017).

We tracked birds in 35 dyads composed of one adult and one juvenile in 20 home-ranges (Supporting information S1 - Tables 1 & 2). In the Massif Central, we studied 26 dyads from 12 home-ranges (including five home-ranges with one specific dyad each, and seven home-ranges where the adult was tracked with two to four juveniles simultaneously or in successive years). In the Alps, we studied nine dyads in eight home-ranges (including seven home-ranges with one specific dyad each, and one home-range where the adult was tracked with two juveniles in successive years). Because adults were difficult to capture, and breeding was not successful every year, we had access to simultaneous monitoring (adult and juvenile in the same year) only for 19 of these 35 dyads, while for the other 16 dyads, the adult was tracked in different years than its juveniles. For those 16 dyads, there was sometimes a gap of several years (from four months to six years, but usually one or two years) between the monitoring of the adult and the juvenile in the same home-range (Supporting information S1 - Table 1).

Home-range calculation

We estimated home-range by calculating kernel density estimators (KDEs) with the R-package *amt* (Signer et al. 2019). We resampled the dataset to a 15-minute interval, which allowed us to use KDE instead of autocorrelated-KDE, and saved computational time (Fieberg 2007, Silva et al. 2022). Moreover, an animal that moves by flying, such as a bird, can easily cover its entire home-range in 15 minutes. This 15-minute interval is then often used in studies based on GPS data from birds of prey (Braham et al. 2015, Martens et al. 2018, Murgatroyd et al. 2021). We selected the 50% KDE as an estimator of the core area of each home-range as is conventionally done (Kie et al. 2010). To estimate the entire home-range, we preferred using the 99% KDE instead of the more conventional 95% KDE (Kie et al. 2010). This is because when using the 95% KDE, we noticed 'holes' inside each home-range, where many tracks were nevertheless recorded. These tracks were not 'occasional sallies outside the area' (Burt 1943), but commuting flights inside the home-range between different areas of activity, which were still included in the home-range when using the 99% KDE.

During their PFDP, juvenile golden eagles sometimes perform long-range excursions out of their natal home-range (Weston et al. 2013). The characteristics of these excursions vary between individuals in terms of length, duration or frequency (Hemery and Itty *unpub. data*). As the aim of our approach was to find a method to approximate adult home-range by tracking only juveniles during the PFDP, we had to discard these long-range excursions from the dataset. As we knew the adult home-

range boundaries for all dyads (the 99% KDE), we visually inspected all dyads on maps and found that long-range excursions were always at distances > 1km beyond the boundaries of the adult home-range. Therefore, we kept only the locations of the juveniles within a 1-km buffer around the corresponding adult home-range. However, in future applications of our approach, the adult home-range will be unknown. Thus, we defined another method to infer long-range excursions of juveniles. We relied on the distribution of the size of KDEs estimated using juvenile data only: the more numerous and longer the excursions, the larger the size of the KDE, with an exponential increase (Supporting information S2 - Fig.1). Using a piecewise regression per juvenile, we estimated the breakpoint in the KDEs levels that best separated moderated size KDEs, assumed to characterize local movements within the natal home-range, from exponentially increasing KDEs, a priori resulting from the increasing inclusion of long-range excursions (see Supporting information S2 for more details on this second method). We then discarded all data beyond these individual breakpoints from the juvenile datasets. As this method (hereafter referred to as the 'unknown adult home-range' method) is completely naive about the actual adult home-range, it should yield lower values of juvenile-to-adult similarities than the first method (hereafter referred to as the 'known adult home-range' method). And these similarity values are those to be expected in studies that have no adult tracking data, and completely substitute adult tracking by juvenile tracking.

One year of tracking data is a minimum to have a good approximation of a golden eagle adult home-range, because of possible seasonal variations (Watson et al. 2014). For that reason, the duration of adult tracking kept for this study ranged between at least one year to seven years, depending on the date of tagging, the model of transmitter used, the survival of the individual and transmitter failures. Adult golden eagles are very faithful to their home-range, but they can use different nests inside their home-range from one breeding event to another (Watson 2010). We therefore retained all the tracking years to estimate the adult's home-range, due to our overall objective to examine the potential use of juvenile data to infer habitat use by territorial adults, encompassing variations between years and seasons. No individual was included both as a juvenile in a dyad and as an adult in another dyad. All adults were already in adult plumage at the time of the GPS-equipment (6-year old or more). Only two of them were of known age, having been ringed in the nest a few years earlier as chicks (Supporting information S1 - Table 2).

For each juvenile, we first calculated both KDEs with the individual's whole dataset during the PFDP (hereafter the 'complete period'). To analyse the temporality of home-range expansion in juveniles, we also adopted a cumulative procedure by calculating KDEs for the first 30 days after fledging, then adding 30 days at each step (60 days, 90 days, etc.) until the end of the PFDP (hereafter called the 'gradual expansion'). The last step, including the whole dataset for each juvenile, was thus

the same as the complete period. Because the duration of PFDP varied between juveniles (from two to nine months), the gradual expansion combined a set of two to nine 'monthly' steps depending on the juvenile.

Similarity indices and environmental data

We compared adult and juvenile home-ranges for each dyad in terms of home-range size and shape and of habitat use within the respective home-range. For each dyad and both KDEs, we quantified the percentage of spatial similarity by using the Bhattacharyya index (hereafter 'SI' for spatial index) (Fieberg and Kochanny 2005). We transformed this index into percentages; these ranged from 0% (completely different) to 100% (completely overlapping).

As golden eagles usually require open areas for hunting and cliffs for breeding, we compared habitat using two indices: one comparing habitat use in terms of land-cover and a second in terms of topography. For land-cover, we used the OSO classification (meaning "Occupation du Sol") (<https://www.theia-land.fr/carte-doccupation-des-sols-millesime-2018>) built from remote-sensing data from the Sentinel-2 satellite with a 10x10m resolution (Inglada et al. 2017). We reclassified the original OSO data from 23 classes into six classes of land-cover (Supporting information S1 - Table 3). We calculated the proportion of each land-cover class with a circular moving window of 564m radius (i.e. 1km²), resulting in six different raster maps. For topography, we used the digital elevation model DEM (BDALTI meaning "Base de Données ALTIométrique") from France's National Geographic Institute (IGN <https://geoservices.ign.fr>) with a 25x25m resolution. From this DEM, we calculated the vector ruggedness measure (VRM) (Sappington et al. 2007), which combined the variability of a surface in slope and aspect into a single measure. As land-cover and topography data did not have the same resolution, we rescaled them into a 50x50m resolution using the averaging method of the R function `aggregate()`. From this resampled raster, we classified the ruggedness into three classes: flat terrain (VRM < 0.01), hilly terrain (VRM between 0.01 and 0.05) and rugged terrain (VRM > 0.05) (Hobson 1972) (Supporting information S1 - Table 3).

We annotated each individual location with the corresponding land-cover and VRM classes and calculated the percentage of use of each class in both KDEs. We used the Manly distance (Manly et al. 2002, Manly and Navarro 2016) in two separate indices (land-cover index 'LCI' and topography index 'TI') to quantify the overall habitat similarity between dyads for both KDEs. We transformed the Manly distance into percentages, and these ranged from 0% (complete difference in habitat use) to 100% (complete similarity in habitat use). For each index, to better detect differences in habitat use between adults and juveniles, we calculated, for each land-cover or topography class, the difference

between a juvenile and the corresponding adult in the ratio of an individual's locations per class to the individual's total locations.

Statistical analyses

We analysed the effect of the region (Massif Central vs Alps), the size of the adult's home-range, the sex of the juvenile, and the PFDP duration (two classes: early departure (departure from the natal home-range ≤ 189 days, the median of the studied population) vs. late departure (departure from the natal home-range > 189 days)) (Hemery et al. 2023) on all three similarity indices (SI, LCI, TI) for both KDEs, and for both the complete period and throughout the gradual expansion. As several studies about golden eagles have shown no substantial difference between male and female territorial adults in the use of their home-range (Marzluff et al. 1997, Moss et al. 2014, Watson et al. 2014), we did not include the sex of the adult in our analyses. For the complete period, we fitted linear models (normal error distribution and identity link function) with region, sex, size and PFDP included as fixed factors. The number of repetitions of dyads in home-ranges was too low and unbalanced to add a nested dyad/home-range random effect. For the gradual expansion, we fitted linear mixed-effects models (using lme4 R-package (Bates et al. 2015) with normal error distribution and identity link function), with the same fixed factors, and with dyad ID as a random term to take into account the non-independence of indices from the same dyad over time. We converted the 30-day additive steps into a numerical variable from 1 to 9 ('time' variable) used as a fixed term with a log transformation. We did not add a nested dyad/home-range random effect for the same reason as in the complete period. We performed a backward stepwise procedure and looked at p-values for each variable to determine which model was most relevant using a threshold of $p=0.05$ (Zuur et al. 2009). We explored the residuals using the DHARMA R-package (Hartig 2022). All analyses were carried out using R studio software version 4.2.2 (R Core Team 2022). All estimates are reported as their mean [$\pm$ S.E.] and statistical significance was set at $\alpha < 0.05$.

Results

Complete period

Spatial and habitat uses were highly similar between juveniles and adults within their home-ranges (Fig. 3.2.1; Supporting information S2 - Fig. 2). For 99% KDE, similarity indices averaged 83.8% [± 3.9 S.E.] for SI, 90.8% [± 2.0] for LCI and 94.0% [± 1.7] for TI with the 'known adult home-range' method.

With the 'unknown adult home-range' method, the similarity indices were slightly lower (Table 3.2.1). For 50% KDE, both habitat use indices were high with both methods, and SI was lower (much lower with the 'unknown adult home-range' method than with the 'known adult home-range' method) (Table 3.2.1). For all six indices and the 'known adult home-range' method, the best model was the null one, meaning that the similarity between juveniles and adults was not affected by region, adult home-range size, juvenile sex or PFDP duration (Table 3.2.2; Supporting information S1 - Fig. 2 & 3). Estimates and 95% confidence intervals were always above 0.5, meaning that for all six indices, the similarity between juveniles and adults significantly differed from random.

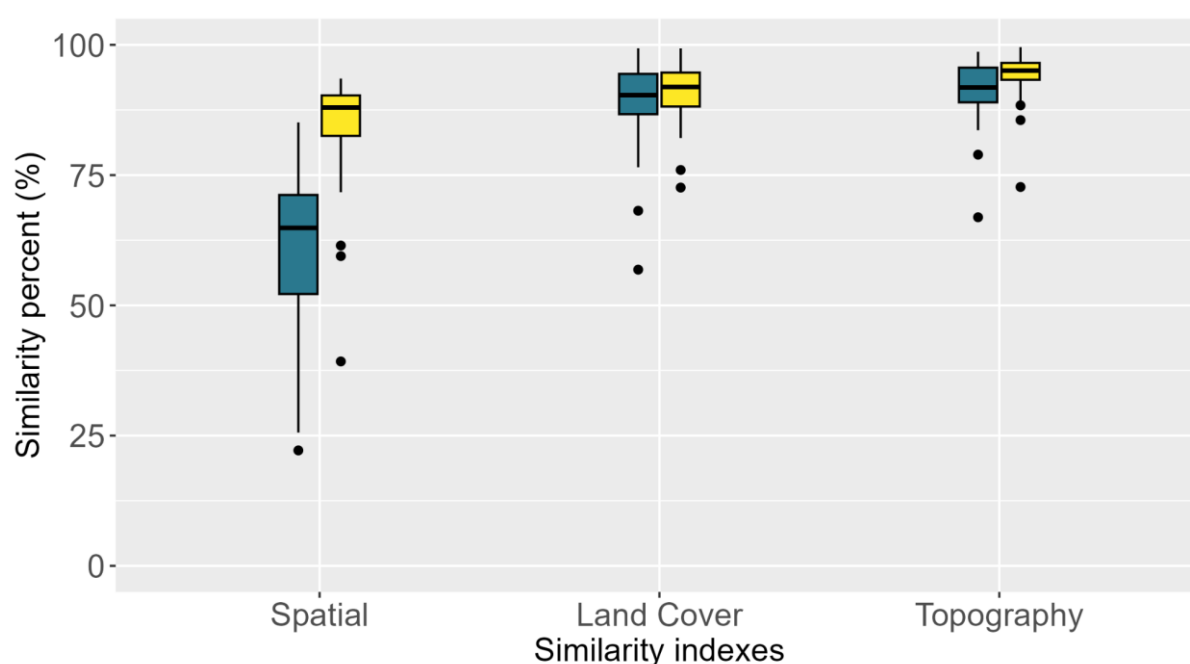


Figure 3.2.1 – Distribution of the three similarity indices (spatial index, land-cover index, topography index) in home-ranges of adult and juvenile golden eagles for the complete period and both 50% (blue) and 99% (yellow) kernel density estimators (KDEs).

Table 3.2.1 – Mean and standard error of the three similarity indices (spatial index (SI), land-cover index (LCI), topography index (TI)) in home-ranges of adult and juvenile golden eagles for the complete period and both 50% and 99% kernel density estimators (KDEs), calculated with both methods 'Known adult home-range' and 'Unknown adult home-range'.

Method	KDE	SI [± S.E.]	LCI [± S.E.]	TI [± S.E.]
'Known adult home-range' method	99%	83.8% [± 3.9]	90.8% [± 2.0]	94.0% [± 1.7]
	50%	61.0% [± 5.4]	88.9% [± 2.9]	91.2% [± 2.2]
'Unknown adult home-range' method	99%	78.1% [± 5.1]	90.4% [± 2.0]	94.3% [± 1.6]
	50%	53.4% [± 6.2]	90.1% [± 2.8]	91.2% [± 1.8]

Table 3.2.2 – Estimates from the best linear models for each similarity index and for the two home-range metrics (50% and 99% KDEs) over the complete period.

Response variable	KDE	Model	Parameters	Estimates	S.E.	95% Confidence Interval
Spatial index	99%	Null	Intercept	0.84	0.02	[0.80; 0.88]
	50%	Null	Intercept	0.61	0.03	[0.55; 0.67]
Land-cover index	99%	Null	Intercept	0.91	0.01	[0.89; 0.93]
	50%	Null	Intercept	0.89	0.01	[0.87; 0.91]
Topography index	99%	Null	Intercept	0.94	0.01	[0.92; 0.96]
	50%	Null	Intercept	0.91	0.01	[0.89; 0.93]

As similarity in habitat use did not reach 100% in the complete period, we explored the potential differences. Land-cover use tended to differ between juveniles and adults mainly for two classes: adults seemed to use open areas more than juveniles, whereas juveniles seemed to use forested areas more than adults, although confidence intervals were overlapping (Fig. 3.2.2). Results were similar for both KDEs. Regarding topography, for 50% KDE, juveniles seemed to use flat terrain slightly more often than adults, whereas adults used more hilly terrain (but this pattern was not observed for 99% KDE).

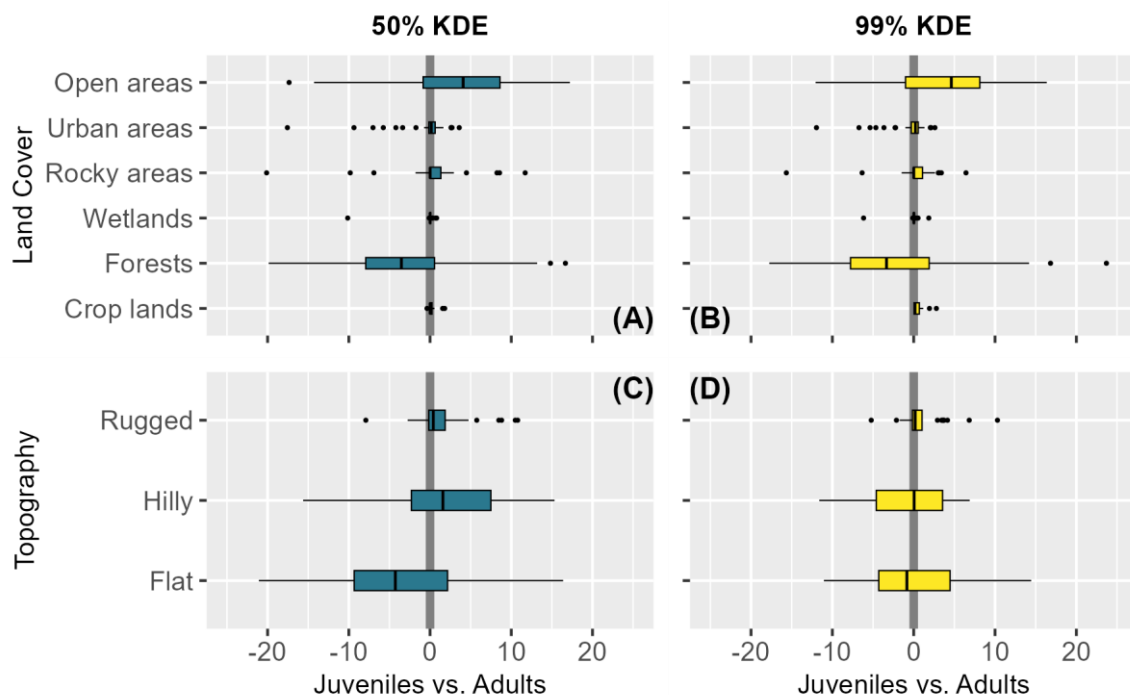


Figure 3.2.2 – Differences in habitat use between juveniles and adult golden eagles in terms of land cover (A and B) and topography (C and D) for the complete period. Results of the 50% KDE are in the left panel (blue), and those of the 99% KDE are in the right panel (yellow). On each graph, the X-axis represents the differences in habitat use between adults and juveniles, which were calculated for each habitat class as the difference between a juvenile and the corresponding adult in the ratio of an individual's locations per habitat component to the individual's total locations. The grey line shows a lack of difference in habitat use between juveniles and adults. Positive values indicate a habitat used more by adults than juveniles, and negative values indicate the reverse.

Gradual expansion

The three similarity indices increased during the first two months after departure from the nest (for both KDEs), reaching a plateau of high similarity at three months (mean at plateau for 50% KDE: SI=60%; LCI=87%; TI=90%; mean at plateau for 99% KDE: SI=85%, LCI=90%; TI=95%) (Fig. 3.2.3; Supporting information S1 - Fig. 4; Supporting information S2 - Fig. 3). For the SI of both KDEs, similarity was low during the first month with both methods (Table 3.2.3) showing a strong dissimilarity between juveniles and adults, whereas the values of habitat use similarity indices were already high in the first month (Table 3.2.3). For all six indices and the 'known adult home-range' method, the best model included only the 'time' variable, meaning that the similarity values between juveniles and adults did not statistically differ between region, juvenile sex, adult home-range size or PFDP duration (Table 3.2.4; Supporting information S1 - Fig. 5, 6 & 7).

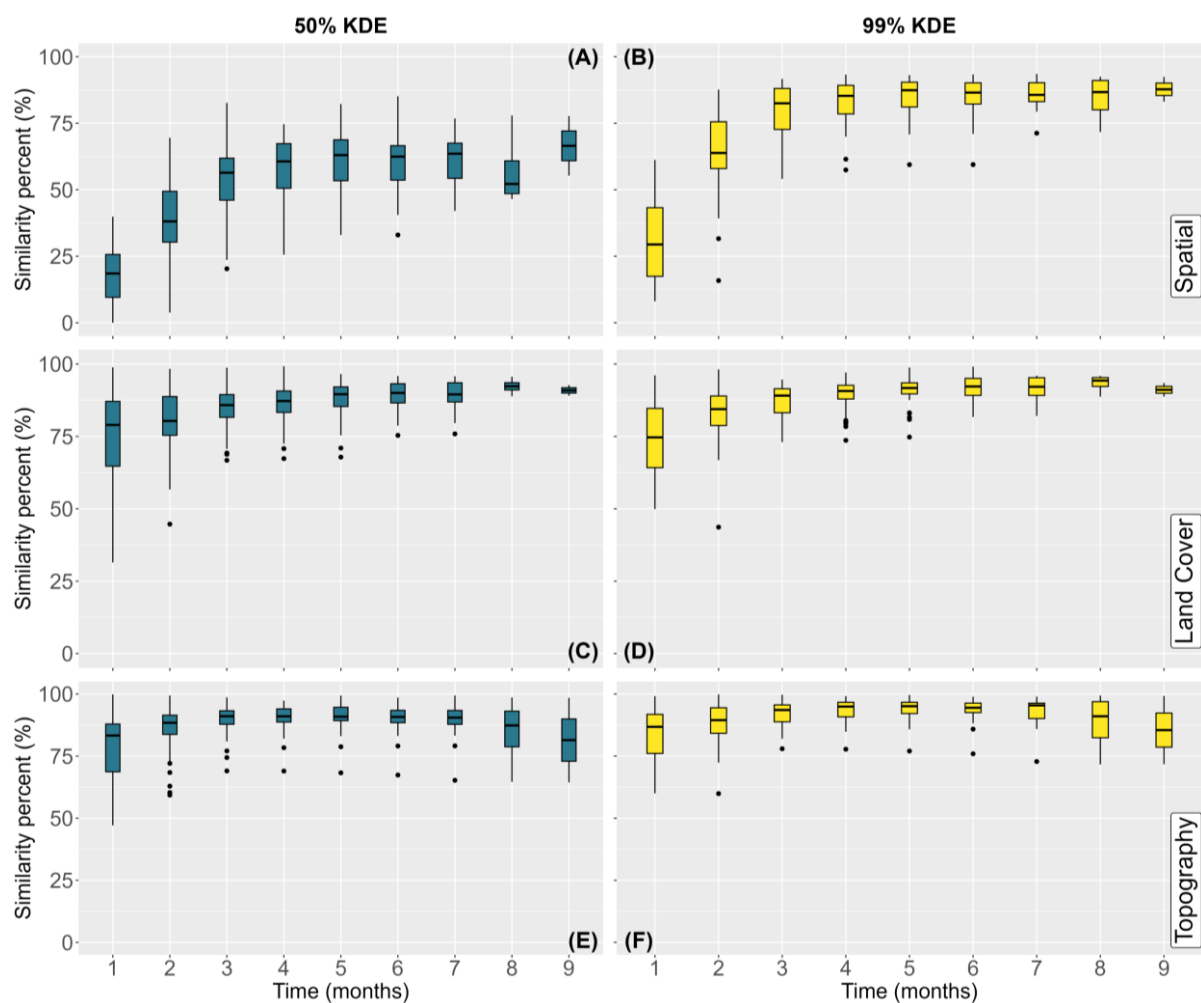


Figure 3.2.3 – Distribution of the three indices for the gradual expansion analysis: spatial index (A and B), land-cover index (C and D) and topography index (E and F), for the 50% KDE (left panel, blue), and the 99% KDE (right panel, yellow).

Table 3.2.3 – Mean and standard error of the three similarity indices (spatial index (SI), land-cover index (LCI), topography index (TI)) in home-ranges of adult and juvenile golden eagles for the first month of the gradual expansion and both 50% and 99% kernel density estimators (KDEs), calculated with both methods 'Known adult home-range' and 'Unknown adult home-range'.

Method	KDE	SI [$\pm$ S.E.]	LCI [$\pm$ S.E.]	TI [$\pm$ S.E.]
'Known adult home-range' method	99%	31.4% [$\pm$ 5.2]	74.3% [$\pm$ 4.3]	83.1% [$\pm$ 4.0]
	50%	18.2% [$\pm$ 3.8]	75.4% [$\pm$ 6.1]	78.2% [$\pm$ 5.1]
'Unknown adult home-range' method	99%	33.4% [$\pm$ 4.9]	74.8% [$\pm$ 4.2]	81.9% [$\pm$ 4.3]
	50%	18.8% [$\pm$ 3.6]	73.6% [$\pm$ 5.4]	85.0% [$\pm$ 4.3]

As similarity in habitat use did not reach 100% in the gradual expansion period, we explored potential differences. The relative underexploitation of open areas by juveniles observed for the complete period was also noticeable throughout the gradual expansion period (Supporting information S1 - Fig. 8). The main changes in differential habitat use throughout the PFDP was that juveniles used rocky areas more than adults at the beginning (first month), but ended up using less rocky areas than adults at the end of the PFDP (for both KDEs: Supporting information S1 - Fig. 8). Concerning topography, in the first month juveniles used hilly terrain more often than adults, but this difference diminished through time (for both KDEs: Supporting information S1 - Fig. 9).

Table 3.2.4 – Estimates from the best linear mixed-effects models for each similarity index and for the two home-range metrics (50% and 99% KDEs) over the gradual expansion, with a log effect on the 'time' variable and the dyad ID as a random term (IDdyad).

Response variable	KDE	Model	Parameters	Estimates	S.E.	t-value	p-value	Pseudo-R ² (total)
Spatial index	99%	log(Time) + (1 IDdyad)	Intercept	0.39	0.02	19.18	< 0.001	78%
			log(Time)	0.29	0.01	23.99	< 0.001	
	50%	log(Time) + (1 IDdyad)	Intercept	0.22	0.02	9.34	< 0.001	85%
			log(Time)	0.24	0.01	25.44	< 0.001	
Land-cover index	99%	log(Time) + (1 IDdyad)	Intercept	0.76	0.01	59.14	< 0.001	70%
			log(Time)	0.09	0.01	14.27	< 0.001	
	50%	log(Time) + (1 IDdyad)	Intercept	0.75	0.02	45.28	< 0.001	69%
			log(Time)	0.07	0.01	9.66	< 0.001	
Topography index	99%	log(Time) + (1 IDdyad)	Intercept	0.84	0.01	73.91	< 0.001	56%
			log(Time)	0.06	0.01	9.21	< 0.001	
	50%	log(Time) + (1 IDdyad)	Intercept	0.80	0.01	55.28	< 0.001	62%
			log(Time)	0.07	0.01	9.46	< 0.001	

Discussion

The spatial and habitat uses, whether in terms of land-cover or topography, of dependent juvenile golden eagles were highly similar to that of adults in the entire home-range. During their post-fledging dependence period (PFDP), juvenile eagles were already prospecting their natal home-range as the adults did. We expected a larger difference in behaviour between juveniles and adults for larger home-ranges because we predicted that juveniles might have more difficulty than adults in covering long distances and thus accessing the entire home-range (Soutullo et al. 2006, Guido et al. 2023). However, we did not detect any significant effect of the size of adult home-ranges or of regions, even though home-ranges were smaller in the Alps than in the Massif Central. Moreover, the lack of variation in the similarity indices despite the total PFDP duration suggests that juveniles explored their natal home-range entirely regardless of when they left it, contrary to the behavior of Spanish imperial eagles (*Aquila adalberti*) (Ramos et al. 2019).

The only component of space use that differed between juveniles and adults, even at the end of the gradual expansion period, was the core area of the home-range: juveniles spent most of their time in a smaller core area than adults. However, habitat use was similar within this core area. The fact that we used the data for each adult over their whole tracking period, in order to integrate breeding and non-breeding years, could explain this weaker spatial similarity. This allowed us to obtain a good estimate of the long-term use of the home-range by adults with a reduced effect of the central-place foraging behaviour. Moreover, in breeding years, the adult pair can use a different nest site each year within the core area of their home-range (Orians and Pearson 1979, Watson 2010). The observed difference in spatial pattern for the core area may thus be due to the fact that the data for the juveniles was associated to the nest where they hatched (Soutullo et al. 2006, Hemery et al. 2023), while the data for the corresponding adult may have included several years, and thus several nests. We chose to include all available years per adult because we wanted to assess juvenile-to-adult habitat use similarity in general, at the home-range scale. We did not want to restrict our approach to synchronous parent-offspring similarity (i.e. half-shared genomes in the same year) because of our ultimate goal was to investigate when juvenile data could be used to infer habitat use by a territorial adult, including differences between years and between seasons. Nonetheless, even though the core area of the adults was delimited less precisely than the entire home-range, it was still representative of their core area (index above 50%), and the similarity in habitat use was strong for these core areas. High similarity in habitat use has also been demonstrated between territorial and non-territorial golden eagles in Scotland: intruders/new comers use habitat in a very similar way as the home-range owners (Fielding

et al. 2023). This suggests that habitat use is primarily determined by the local conditions, rather than individual familiarity with the site.

The results showed some differences in space and habitat use between juveniles and adults, since none of our indices reached 100% similarity. Land-cover use tended to differ between juvenile and adult golden eagles mainly in two land-cover classes: adults seemed to use open areas more than juveniles, whereas juveniles seemed to use forested areas more than adults. During the first weeks after fledging, juveniles stayed more in forested areas, which may conceal them from predators and thus be safer (Watson 2010). Moreover, perching on steep cliffs could also be challenging for juveniles at first, due to the more turbulent airflow close to rugged terrain (Reddy et al. 2016). Juveniles may thus spend more time in refuge areas and less time hunting than their parents. Indeed, during their PFDP only 26% of the daily locations of juvenile golden eagles involved flying; the remaining 74% locations involved perching. Whereas for adult golden eagles, 39% of the daily locations involved flying and 61% involved perching over the whole period they were tracked (Hemery and Itty *unpub. data*). As long as the juveniles are fed by adults, they are likely to hunt less and use open areas less, spending more time in resting areas (Watson 2010, Katzner et al. 2020). It would be of interest to investigate whether parents and offspring move together and how often, depending on the habitats and the different areas of the home-range. By studying simultaneous trajectories of juvenile–parent pairs would make it possible to evaluate if these differences in habitat use are related to moments when adult and juvenile trajectories diverge.

Spatial and habitat similarity indices increased during the first two months after juveniles left the nest, before reaching a plateau in the third month. The pattern was similar for all indices for the entire home-range and the core area. Furthermore, the spatial index of the core area and the entire home-range showed a strong dissimilarity during the first month, meaning that the monitoring of juvenile golden eagles during this first month provided a biased assessment of the space use of the adults. With an extra month of monitoring, the spatial index of the entire home-range rose from rather dissimilar to rather similar and became more representative of the adult home-range. For the core area, only in the third month did this index rise above this threshold. This lower similarity in the first two months was not related to a sampling effect due to a smaller number of locations during the first month, because a 15-minute interval over 30 days provided datasets large enough to estimate home-ranges (Silva et al. 2022). These patterns most likely resulted from limited juvenile flight skills during the few weeks following fledging, as has been described in golden eagles (Soutullo et al. 2006, Hemery et al. 2023) and in other raptor species such as vultures and condors (Harel et al. 2016, Martens et al. 2018, Guido et al. 2023). During the first few weeks, juveniles remain in the immediate vicinity of the nest, move little and are not yet able to follow their parents and explore their natal home-range.

Juvenile bearded vultures gradually increase the distance from the nest and their home-range size during the PFDP (Lopez-Lopez et al. 2014, Krüger and Amar 2017). The home-range of juvenile Spanish imperial eagles also extends continuously during their PFDP, as their soaring and gliding skills improve (Ramos et al. 2019). The increase in similarity we observed is likely synchronized with the acquisition of better flight skills, which occurs in the first two months after fledging in juvenile golden eagles (Weston et al. 2018, Hemery et al. 2023).

Knowledge about a species' space and habitat uses is fundamental for many wildlife management programs, but it often takes a long time to acquire. Yet in some cases, a quick and easy assessment of individuals' home-range is required: for example, in environmental impact assessments for planned anthropogenic infrastructures. For instance, in micro-siting to determine the position of turbines in windfarms, it can be a long, complex and risky process to obtain representative telemetry data for locally breeding adults of at-risk large birds. In cases such as this, inference of potential habitat loss and collision risk would be more readily and rapidly obtained by equipping some locally born juveniles with tags before fledging. In the populations we studied, tracking juveniles does not introduce much of a bias or financial risk, as the mortality of juveniles before they leave their natal home-range is very low (among juveniles, which were equipped with GPS since 2016, only 3% died before fledging - of natural causes - and only 11% died between fledging and the end of their PFDP - of natural and anthropogenic causes). However, for species with higher juvenile mortality rate, wildlife biologists and practitioners must balance the benefits of easily tracked juveniles with the financial costs of losing tags prematurely due to death. Furthermore, our results show that, in the case of golden eagle, it is essential to collect data beyond the first two months after fledging, when juveniles are still learning to fly (Hemery et al. 2023). In the case of other species or other populations of golden eagles, it would be cautious to check how long after fledging the juvenile tracking data differ from those of their parents.

As expected, the space use of juveniles differs significantly from that of adults during the first two months after departure from the nest. It is only from the third month onwards that juveniles' space use becomes comparable to that of adults. In the case of sedentary populations of golden eagles with a low juvenile mortality rate, the results of our study indicate that juveniles, which are easier and safer to catch than adults, could then be a suitable alternative for identifying key habitats components and home-ranges. However, the longer juveniles are monitored during their PFDP, the better the proxy, for the same reasons as for territorial adults, for whom the longer the monitoring period, the better the home-range estimate (Watson et al. 2014). Nevertheless, the juveniles leave their natal home-range after a few months, averaging six months in our study population (Hemery et al. 2023). Similarity will therefore never reach 100%, as the one-year tracking period cannot be achieved. When looking for a proxy, the challenge is not to obtain maximum precision and representativeness, but

rather to achieve optimal representativeness while maximizing the cost/risk/benefit trade-off. Using juvenile tracking data as a proxy of adults could maximize this trade-off and correctly identified the habitats of importance for adults within their core area. These core areas are the part of the home-range that concentrates the main activities of individuals (Burt 1943), including breeding and perching sites and foraging areas (Sergio et al. 2006, Watson et al. 2014).

Identifying the key habitat components that characterize these core areas is also of major value for wildlife management and conservation (Balbontín 2005, Katzner and Arlettaz 2020). Our findings show that using juvenile tracking data, even just after fledging, allows the rapid identification of the habitats used within the core area. In another study, Miller et al. (2017) studied a migratory population of golden eagles in North America and noticed that in winter and in summer areas, even if juveniles had larger home-ranges than adults, both were composed of the same habitats. In this migratory population, juveniles could then be used as a proxy to highlight the key habitat components for this species throughout the year. We suspect this would also be the case for other territorial species with a relatively long PFDP such as the harpy eagle (*Harpia harpyja*) or the martial eagle (*Polemaetus bellicosus*) (Muñiz-López et al. 2012, Kemp et al. 2020). Conversely, other raptor species have a short PFDP, with juveniles leaving their natal home-range as soon as they have acquired flight skills, such as Bonelli's eagles (*Aquila fasciata*) (Cadahía et al. 2008) and red kites (*Milvus milvus*) (Bustamante 1993). For these species, the tracking of adults is likely irreplaceable, as juvenile space use is likely to be insufficiently precise and representative of that of adults at the time of their departure from the natal home-range. The length of the PFDP varies between species and may also vary between populations of the same species. Further research could provide additional information on the possible use of juveniles as proxies, depending on the length of the PFDP of the species and/or populations concerned.

In this study, long-range excursions of juveniles out of their natal home-range were discarded using two different methods ('known adult home-range' method and 'unknown adult home-range' method). However, the spatial and habitat inferences were the same with both methods: the similarity was always high for the spatial index of the 99% KDE for the complete period and for all of the habitat indices. With both methods, the pattern was also the same for low similarity, which was found for the spatial index of the 50% KDE for the complete period and for the spatial indices of both KDE for the first two months of the gradual expansion. This overall very high similarity, even with the method that ignores actual adult home-range, supports that adult-by-juvenile replacements is a robust option for assessing local habitat use when capturing adult for tagging is too risky or costly.

The PFDP is an ontogenetic stage during which juveniles improve their flight skills and their foraging ability while they follow their parents until they become autonomous (Walker 1987, Watson 2010). They are frequently observed using the same perching and roosting sites as their parents, or

flying with them above hunting grounds or soaring together in thermals (Watson 2010). This learning stage with adults has been described in many raptor species, e.g. in the Eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) (Alonso et al. 1987) and in the Spanish imperial eagle (Ramos et al. 2019). Juveniles following their parents during their learning stage is also common in many other species and is sometimes used as a proxy to study different processes such as migration or foraging. In migrating birds, mixed flocks of adults and juveniles are common, especially for storks, geese and cranes (Rotics et al. 2016, Kölzsch et al. 2020, Batbayar et al. 2021). Juveniles stay with adults and follow them during the migration, allowing them to learn migration routes and stopovers (Batbayar et al. 2021), as well as how to fly in an efficient way (Rotics et al. 2016, Kölzsch et al. 2020). Apart from birds, in studies on ungulates and other large mammals, for instance, the tracking of the mother is used as a proxy of the juvenile in its natal home-range (Espmark 1971, Larue et al. 2018). In various species, once motion skills are acquired, movement patterns are then similar between juveniles and adults, and using some individuals as a proxy for the studied population is therefore possible.

Acknowledgements

This project was partially funded (for the Hautes-Alpes dataset) by 'Réseau Transport d'Electricité' that we would like to thank. We also would like to thank the numerous people involved in this program that helped us in the field to monitor the populations and capture the individuals: officers of Cévennes' and Ecrins' National Parcs, of French Office of Biodiversity, volunteers of many naturalists NGO, but also unaffiliated volunteers, climbers and mountain guides, etc.

Permits

Eagles were manipulated and equipped following national regulation scheme. In this context, the program was authorized by the national authorities (Museum National d'Histoire Naturelle) through the 'Personal Banding Program' no. 579.

References

- Allen, A. M. and Singh, N. J. 2016. Linking movement ecology with wildlife management and conservation. – *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 1–13.
- Alonso, J. C., Gonzalez, L. M., Heredia, B. and Gonzalez, J. L. 1987. Parental care and the transition to independence of Spanish Imperial Eagles *Aquila heliaca* in Doñana National Park, southwest Spain. – *Ibis* 129: 212–224.
- Anderson, D., Arkumarev, V., Bildstein, K., Botha, A., Bowden, C. G. R., Davies, M., Duriez, O., Forbes, N. A., Godino, A., Green, R. E., Krüger, S., Lambertucci, S. A., Orr-Ewing, D., Parish, C. N., Parry-Jones, J. and Weston, E. 2020. Practical guide to methods for attaching research devices to vultures and condors. – *Vulture News* 78: 1–72.
- Balbonitín, J. 2005. Identifying suitable habitat for dispersal in Bonelli's eagle: an important issue in halting its decline in Europe. – *Biological Conservation* 126: 74–83.
- Batbayar, N., Yi, K., Zhang, J., Natsagdorj, T., Damba, I., Cao, L. and Fox, A. D. 2021. Combining tracking and remote sensing to identify critical year-round site, habitat use and migratory connectivity of a threatened waterbird species. – *Remote Sensing*.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. and Walker, S. C. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. – *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.
- Begon, M., Townsend, C. R. and Harper, J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. – Blackwell Publishing Ltd.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D. and Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. – *American Naturalist* 161: 1–28.
- Braham, M., Miller, T., Duerr, A. E., Lanzone, M., Fesnock, A., LaPre, L., Driscoll, D. and Katzner, T. 2015. Home in the heat: dramatic seasonal variation in home range of desert golden eagles informs management for renewable energy development. – *Biological Conservation* 186: 225–232.
- Brehm, A. M. and Mortelliti, A. 2018. Mind the trap: large-scale field experiment shows that trappability is not a proxy for personality. – *Animal Behaviour* 142: 101–112.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. – *Journal of Mammalogy* 24: 346–352.
- Bustamante, J. 1993. Post-fledging dependence period and development of flight and hunting behaviour in the Red Kite *Milvus milvus*. – *Bird Study* 40: 181–188.
- Byrne, A. W., Keeffe, J. O., Green, S., Sleeman, D. P., Corner, L. A. L., Gormley, E., Murphy, D., Martin, S. W. and Davenport, J. 2012. Population estimation and trappability of the European badger (*Meles meles*): Implications for tuberculosis management. – *PLoS ONE* <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050807>>.
- Cadahía, L., López-López, P., Urios, V. and Negro, J. J. 2008. Estimating the onset of dispersal in endangered Bonelli's Eagles *Hieraetus fasciatus* tracked by satellite telemetry: a comparison between methods. – *Ibis* 150: 416–420.
- Camacho, C., Canal, D. and Potti, J. 2017. Lifelong effects of trapping experience lead to age-biased sampling: lessons from a wild bird population. – *Animal Behaviour* 130: 133–139.
- Carter, A. J., Heinsohn, R., Goldizen, A. W. and Biro, P. A. 2012. Boldness, trappability and sampling bias in wild lizards. – *Animal Behaviour* 83: 1051–1058.
- Chambert, T., Imberdis, L., Couloumy, C., Bonet, R. and Besnard, A. 2020. Density dependence in Golden Eagle *Aquila chrysaetos* fecundity better explained by individual adjustment than territory heterogeneity. – *Ibis* 162: 1–12.
- De Grissac, S., Börger, L., Guitteaud, A. and Weimerskirch, H. 2016. Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. – *Scientific Reports* <<https://doi.org/10.1038/srep26103>>.
- D'Eon, R. G. and Delparte, D. 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. – *Journal of Applied Ecology* 42: 383–388.
- Domènech, J. and Senar, J. C. 1997. Trapping methods can bias age ratio in samples of passerine populations. – *Bird Study* 44: 348–354.
- Espmark, Y. 1971. Mother-young relationship and ontogeny of behaviour in reindeer (*Rangifer tarandus* L.). – *Ethology* 29: 42–81.
- Fieberg, J. 2007. Kernel density estimators of home range: smoothing and the autocorrelation red herring. – *Ecology* 88: 1059–1066.

- Fieberg, J. and Kochanny, C. O. 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. – *Journal of Wildlife Management* 69: 1346–1359.
- Fielding, A. H., Anderson, D., Benn, S., Taylor, J., Tingay, R., Weston, E. D. and Whitfield, D. P. 2023. Responses of GPS-tagged territorial golden eagles *Aquila chrysaetos* to wind turbines in Scotland. – *Diversity* 15: 1–24.
- Fridolfsson, A.-K. and Ellegren, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. – *Journal of Avian Biology* 30: 116–121.
- Garshelis, D. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection and preference. – In: Boitani, L. and Fuller, T. K. (eds), *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Columbia University Press, pp. 111–153.
- Guido, J. M., Cecchetto, N. R., Plaza, P. I., Donazar, J. A. and Lambertucci, S. A. 2023. The influence of age, sex and season on Andean condor ranging behavior during the immature stage. – *Animals* 13: 1–15.
- Gupte, P. R., Beardsworth, C. E., Spiegel, O., Lourie, E., Toledo, S., Nathan, R. and Bijleveld, A. I. 2022. A guide to pre-processing high-throughput animal tracking data. – *Journal of Animal Ecology* 91: 287–307.
- Gutowsky, S. E., Tremblay, Y., Kappes, M. A., Flint, E. N., Klavitter, J., Laniawe, L., Costa, D. P., Naughton, M. B., Romano, M. D. and Shaffer, S. A. 2014. Divergent post-breeding distribution and habitat associations of fledging and adult Black-footed Albatrosses *Phoebastria nigripes* in the North Pacific. – *Ibis* 156: 60–72.
- Harel, R., Horvitz, N. and Nathan, R. 2016. Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. – *Scientific Reports* 6: 1–8.
- Hartig, F. 2022. DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models.
- Hemery, A., Mugnier-Lavorel, L., Itty, C., Duriez, O. and Besnard, A. 2023. Timing of departure from natal areas by golden eagles is not constrained by acquisition of flight skills. – *Journal of Avian Biology* 2023: 1–13.
- Hobson, R. D. 1972. Surface roughness in topography: quantitative approach. – In: Chorley, R. J. (ed), *Spatial analysis in geomorphology*. Harper and Row, pp. 221–245.
- Hunter, M. L. Jr. and Gibbs, J. P. 2007. *Fundamentals of conservation biology*. (Wiley, Ed.). – Blackwell Publishing Ltd.
- Inglada, J., Vincent, A., Arias, M., Tardy, B., Morin, D. and Rodes, I. 2017. Operational high resolution land cover map production at the country scale using satellite image time series. – *Remote Sensing* 9: 95.
- Issa, N. and Muller, Y. 2015. *Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale*. – Delachaux & Niestlé.
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M. and Wavresky, P. 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. – *Cybergeo: European Journal of Geography, Cartographie, Imagerie, SIG* <<https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155>>.
- Katzner, T. E. and Arlettaz, R. 2020. Evaluating contributions of recent tracking-based animal movement ecology to conservation management. – *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 1–10.
- Katzner, T. E., Kochert, M. N., Steenhof, K., McIntyre, C. L., Craig, E. H. and Miller, T. A. 2020. Golden eagle (*Aquila chrysaetos*), ver. 2.0. – In: Rodewald, P. G. and Keeney, B. K. (eds), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, in press.
- Kemp, A. C., Boesman, P. F. D. and Marks, J. S. 2020. Martial eagle (*Polemaetus bellicosus*), ver. 1.0. – In: del Hoyo, J. et al. (eds), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, in press.
- Kenward, R. E. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. – Academic Press.
- Kie, J. G., Matthiopoulos, J., Fieberg, J., Powell, R. A., Cagnacci, F., Mitchell, M. S., Gaillard, J. M. and Moorcroft, P. R. 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? – *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2221–2231.
- Kölzsch, A., Flack, A., Müskens, G. J. D. M., Kruckenberg, H., Glazov, P. and Wikelski, M. 2020. Goose parents lead migration V. – *Journal of Avian Biology* 51: 1–8.
- Krausman, P. R. and Cain, J. W. 2022. *Wildlife management and conservation: contemporary principles and practices*. – Johns Hopkins University Press.
- Krüger, S. and Amar, A. 2017. Insights into post-fledging dispersal of Bearded Vultures *Gypaetus barbatus* in southern Africa from GPS satellite telemetry. – *Bird Study* 64: 125–131.
- Larue, B., Côté, S. D., St-Laurent, M. H., Dussault, C. and Leblond, M. 2018. Natal habitat preference induction in large mammals—Like mother, like child? – *Ecology and Evolution* 8: 12629–12640.
- Lopez-Lopez, P., Gil, J. A. and Alcantara, M. 2014. Post-fledging dependence period and onset of natal dispersal in Bearded vultures (*Gypaetus barbatus*): new insights from GPS satellite telemetry. – *Journal of Raptor Research* 48: 173–182.
- Manly, B. F. and Navarro, A. 2016. *Multivariate statistical methods: a primer*. – Chapman&Hall / CRC.
- Manly, B. F., McDonald, L., Thomas, D. L., McDonald, T. L. and Erickson, W. P. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*.

- Martens, F. R., Pfeiffer, M. B., Downs, C. T. and Venter, J. A. 2018. Post-fledging movement and spatial ecology of the endangered Cape Vulture (*Gyps coprotheres*). – *Journal of Ornithology* 159: 913–922.
- Marzluff, J. M., Knick, S. T., Vekasy, M. S., Schueck, L. S. and Zarriello, T. J. 1997. Spatial use and habitat selection of Golden Eagles in Southwestern Idaho. – *The Auk* 114: 673–687.
- Mathieu, R. 1985. Développement du poussin d'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) et détermination de l'âge dans la nature par l'observation éloignée. – *Bièvre* 7: 71–86.
- Miller, T. A., Brooks, R. P., Lanzone, M. J., Cooper, J., O'Malley, K., Brandes, D., Duerr, A. and Katzner, T. E. 2017. Summer and winter space use and home range characteristics of Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) in eastern North America. – *The Condor* 119: 697–719.
- Morris, D. W. 1992. Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes. – *Evolutionary Ecology* 6: 412–432.
- Moss, E. H. R., Hipkiss, T., Ecke, F., Dettki, H., Sandström, P., Bloom, P. H., Kidd, J. W., Thomas, S. E. and Hörnfeldt, B. 2014. Home-range size and examples of post-nesting movements for adult Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in Boreal Sweden. – *Journal of Raptor Research* 48: 93–105.
- Muñiz-López, R., Limiana, R., Cortés, G. D. and Urios, V. 2012. Movements of Harpy Eagles *Harpia harpyja* during their first two years after hatching. – *Bird Study* 59: 509–514.
- Murgatroyd, M., Bouten, W. and Amar, A. 2021. A predictive model for improving placement of wind turbines to minimise collision risk potential for a large soaring raptor. – *Journal of Applied Ecology* 58: 857–868.
- Orians, G. H. and Pearson, N. E. 1979. On the theory of central place foraging. – *Analysis of Ecological Systems*. Ohio University Press, pp. 154–177.
- Péron, C. and Grémillet, D. 2013. Tracking through life stages: adult, immature and juvenile autumn migration in a long-lived seabird. – *PLoS ONE* 8: 1–14.
- R Core Team. 2022. R: a language and environment for statistical computing.
- Ramos, R. F., Silva, J. P., Carrapato, C., Rocha, P., Marques, P. A. M. and Palmeirim, J. M. 2019. Spatial behaviour of Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti* juveniles during the dependence period revealed by high-resolution GPS tracking data. – *Journal of Ornithology* 160: 463–472.
- Reddy, G., Celani, A., Sejnowski, T. J. and Vergassola, M. 2016. Learning to soar in turbulent environments. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113: E4877–E4884.
- Ricau, B. and Decorde, V. 2009. L'Aigle royal, biologie, histoire et conservation, situation dans le Massif Central. – *Biotope - Collection Parthénope*.
- Rotics, S., Kaatz, M., Resheff, Y. S., Turjeman, S. F., Zurell, D., Sapir, N., Eggers, U., Flack, A., Fiedler, W., Jeltsch, F., Wikelski, M. and Nathan, R. 2016. The challenges of the first migration: movement and behaviour of juvenile vs. adult white storks with insights regarding juvenile mortality. – *Journal of Animal Ecology* 85: 938–947.
- RStudio Team. 2022. RStudio: Integrated Development for R.
- Sappington, J. M., Longshore, K. M. and Thompson, D. B. 2007. Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using bighorn sheep in the Mojave Desert. – *Journal of Wildlife Management* 71: 1419–1426.
- Schirmer, A., Herde, A., Eccard, J. A. and Dammhahn, M. 2019. Individuals in space: personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. – *Oecologia* 189: 647–660.
- Sergio, F., Pedrini, P., Rizzolli, F. and Marchesi, L. 2006. Adaptive range selection by golden eagles in a changing landscape: a multiple modelling approach. – *Biological Conservation* 133: 32–41.
- Signer, J., Fieberg, J. and Avgar, T. 2019. Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. – *Ecology and Evolution* 9: 880–890.
- Silva, R., Afán, I., Gil, J. A. and Bustamante, J. 2017. Seasonal and circadian biases in bird tracking with solar GPS-tags. – *PLoS ONE* 12: 1–19.
- Silva, I., Fleming, C. H., Noonan, M. J., Alston, J., Folta, C., Fagan, W. F. and Calabrese, J. M. 2022. Autocorrelation-informed home range estimation: a review and practical guide. – *Methods in Ecology and Evolution* 13: 534–544.
- Soutullo, A., Urios, V. and Ferrer, M. 2006. Post-fledging behaviour in Golden Eagles *Aquila chrysaetos*: onset of juvenile dispersal and progressive from the nest. – *Ibis* 148: 307–312.
- Thorup, K., Alerstam, T., Hake, M. and Kjellén, N. 2003. Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 8–11.
- Walker, D. G. 1987. Observations on the post-fledging period of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* in England. – *Ibis* 129: 92–96.
- Watson, J. 2010. The Golden Eagle. – T. and A.D. Poyser.

- Watson, J. W., Duff, A. A. and Davies, R. 2014. Home range and resource selection by GPS-monitored adult Golden Eagles in the Columbia plateau ecoregion: implications for wind power development. – *Journal of Wildlife Management* 78: 1012–1021.
- Weimerskirch, H., Bishop, C., Jeanniard-du-Dot, T., Prudor, A. and Sachs, G. 2016. Frigate birds track atmospheric conditions over months-long transoceanic flights. – *Science* 353: 74–78.
- Weston, E. D., Whitfield, D. P., Travis, J. M. J. and Lambin, X. 2013. When do young birds disperse? Tests from studies of Golden Eagles in Scotland. – *BMC Ecology* 13: 1–12.
- Weston, E. D., Whitfield, D. P., Travis, J. M. J. and Lambin, X. 2018. The contribution of flight capability to the post-fledging dependence period of golden eagles. – *Journal of Avian Biology* 49: 1–11.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. and Smith, G. M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. – Springer.

Synthèse

L'objectif de la première partie de cette thèse était de **vérifier la pertinence des suivis télémétriques des jeunes rapaces pendant leur phase d'apprentissages vis-à-vis de ceux des adultes**, afin de caractériser l'utilisation de l'espace et de l'habitat par les adultes, en utilisant les données des juvéniles en absence de données d'adultes. En effet, pour la majorité des rapaces, les juvéniles sont plus faciles à capturer et à équiper de balise télémétrique que les adultes, car ils sont peu mobiles lorsqu'ils sont au nid. Cependant, après l'envol et pendant toute la période où ils restent en apprentissage avec leurs parents, leurs techniques de vol tout comme leur utilisation de l'espace et des habitats naturels peuvent différer de celles des adultes. Pour identifier à partir de quel âge (depuis l'envol du nid) leurs données peuvent être utilisées au même titre que celles des adultes en entrée dans les modèles statistiques, afin d'augmenter à la fois le nombre d'individus mais également l'étendue géographique et les habitats associés, il était donc nécessaire de vérifier si les données des juvéniles étaient représentatives de celles des adultes. Ces vérifications ont été faites à partir des suivis télémétriques du modèle d'étude, l'aigle royal.

Dans le premier chapitre, j'ai d'abord cherché à savoir si les jeunes aigles royaux quittaient leur territoire de naissance à partir du moment où leur maîtrise du vol était établie, ou si cet apprentissage était rapide et qu'ils restaient auprès de leurs parents pour d'autres raisons. Ces résultats ont montré que, **pour les sept métriques utilisées pour approximer les performances de vol, l'amélioration se faisait au cours des deux premiers mois**, alors que ces jeunes aigles royaux restent en moyenne six mois sur leur territoire de naissance avant de partir en erratisme. La cinétique de cette amélioration est par ailleurs indépendante du sexe du juvénile, tout comme de sa stratégie de dispersion (précoce ou tardive). Ces résultats sont en accord avec la littérature qui montre que, chez plusieurs espèces de rapaces, les performances de vol des jeunes s'améliorent rapidement après le départ du nid. Les jeunes aigles royaux restent ensuite plusieurs semaines, voire plusieurs mois, sur le territoire de leurs parents avant de partir en erratisme. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cela : à l'automne, les conditions météorologiques deviennent plus rudes et il peut être difficile pour un jeune de prendre alors son indépendance ; en restant sur son territoire de naissance, le jeune peut continuer de se nourrir sur les proies chassées par ses parents et également prolonger le perfectionnement des techniques de chasse ; enfin, les parents peuvent faire preuve de tolérance envers leur progéniture car cela favorise la survie de leur descendance et donc leur propre succès reproducteur.

Dans le second chapitre, j'ai examiné les suivis télémétriques de binômes « jeune - adulte » partageant le même territoire, afin d'évaluer la possibilité d'utiliser les suivis des jeunes en substitution

de ceux des adultes dans des secteurs où leur équipement fait défaut. Ces résultats ont montré que, **pour l'intégralité du domaine vital, l'utilisation de l'espace et des habitats** (occupation du sol comme topographie) **était très similaire entre adultes et jeunes**. Cette similarité est indépendante de la durée d'apprentissages du jeune, en d'autres termes les jeunes partant avant la moyenne des six mois ont le temps de parcourir et d'explorer l'intégralité du territoire de leurs parents. En termes d'utilisation de l'espace, la similarité est plus faible pour le cœur de domaine vital que pour son intégralité, et elle reste très forte en termes d'utilisation des habitats. Cette différence est probablement due au fait que le cœur de domaine vital du jeune est concentré autour de son nid de naissance, alors que celui des adultes regroupe tous les nids qu'ils utilisent en alternance. Le cœur de domaine vital du jeune reste malgré tout représentatif de celui d'un adulte mais dans une moindre mesure que pour l'intégralité du domaine vital. Ces résultats ont également montré que **la similarité augmente au cours des deux premiers mois après l'envol**, en accord avec les résultats du premier chapitre, avec des niveaux de départ faibles en termes d'utilisation de l'espace, **pour atteindre ensuite un plateau à partir du troisième mois**. Les premiers temps, les jeunes aigles royaux restent dans la proximité immédiate de leur nid de naissance, pour ensuite explorer progressivement le territoire de leurs parents. **L'augmentation de cette similarité est synchronisée sur l'amélioration des performances de vol** décrite dans le premier chapitre.

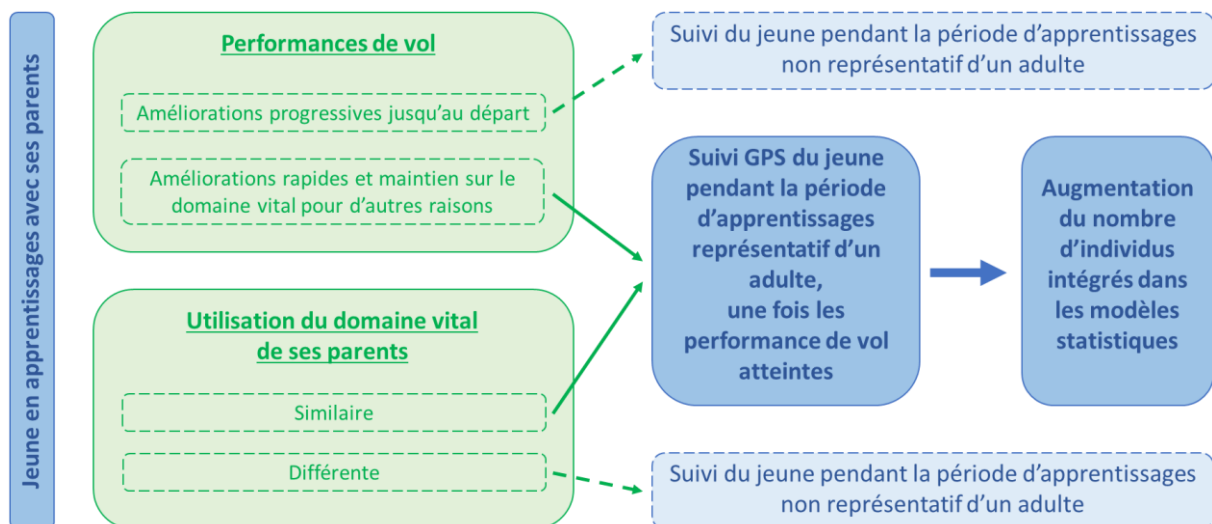
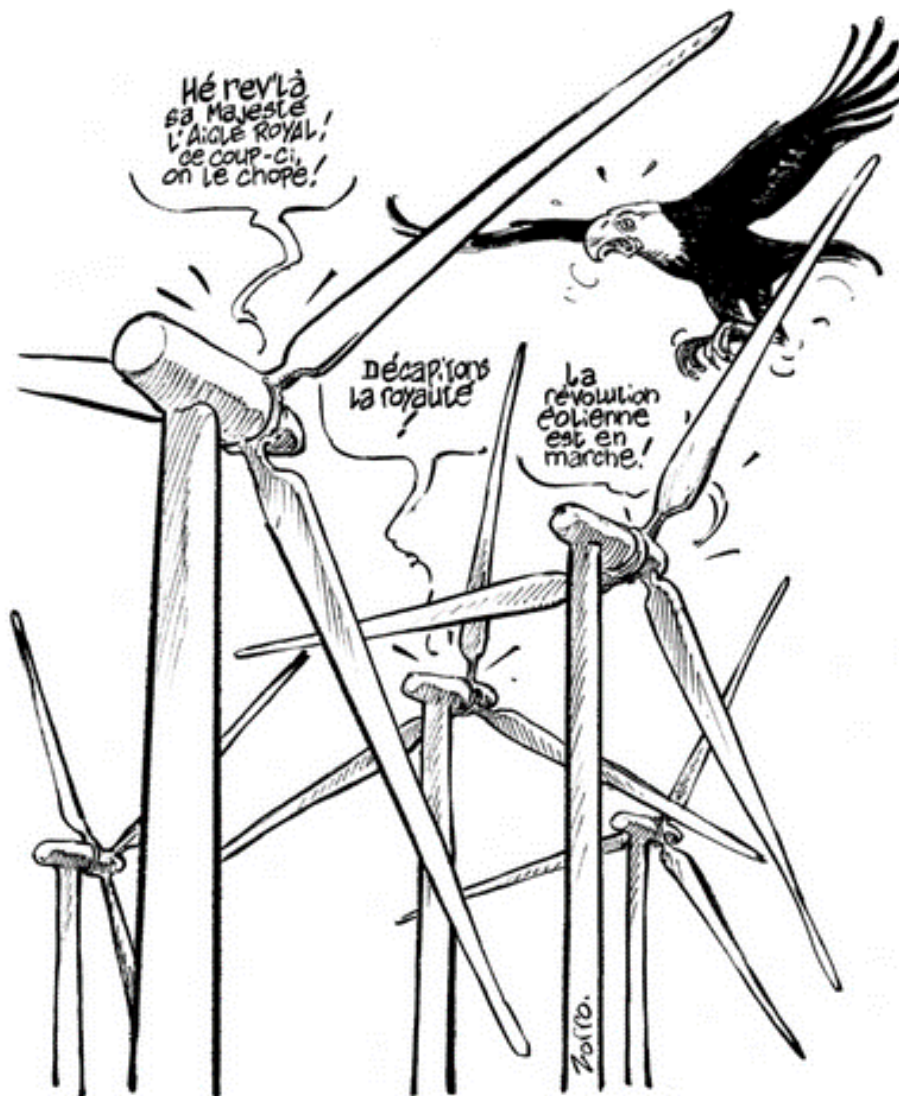


Figure 3.3.1 – Schéma récapitulatif des étapes préliminaires de la démarche Risk4DRaptors, quant à la possibilité d'utiliser ou non les données de suivis télémétriques de jeunes accipitridés pendant leur phase d'apprentissages avec leurs parents.

Ces deux chapitres permettent de **valider l'utilisation des suivis télémétriques de jeunes aigles royaux en période d'apprentissage**, après une sélection préalable appliquée à leurs données afin de **retirer les deux premiers mois après l'envol**, où leurs déplacements ne sont pas représentatifs de ceux des adultes. Cela permet, pour les secteurs où des adultes n'ont pas pu être équipés, d'intégrer leurs données dans les modèles statistiques au même titre que celles des adultes (Figure 3.3.1). Dans le cas d'une autre espèce, il est possible que la période d'amélioration des performances de vol soit d'une durée différente ou que le départ du territoire de naissance coïncide avec la fin d'acquisition de ces performances, comme par exemple pour l'aigle de Bonelli. Dans ce cas, les données de suivis télémétriques des jeunes pendant leur période d'apprentissage sur le territoire des adultes ne pourraient pas être utilisées au même titre que celles des adultes (Figure 3.3.1). De même, il est nécessaire de vérifier la similarité entre jeunes et adultes dans l'utilisation de l'espace et des habitats, ainsi que sa cinétique (Figure 3.3.1). Ces deux conditions sont nécessaires pour intégrer les données de suivis télémétriques de juvéniles dans la démarche présentée dans cette thèse.

IV. Seconde partie : développement d'une méthode de sélection d'habitats en trois dimensions



Dessin humoristique de Zorro ([Charlie Hebdo](#))

Chapitre 3

La sélection d'habitats en trois dimensions par les aigles royaux territoriaux

Titre en français : « La modélisation en trois dimensions de la sélection d'habitats peut aider à positionner les infrastructures aériennes de manière à réduire le risque de collision avec les grands planeurs. »

Statut de l'article : Ce travail est en préparation pour une soumission dans Landscape Ecology.

Les annexes de l'article sont disponibles en Annexes 5 et 6 du présent manuscrit.

Résumé

Contexte : La faune volante effectue diverses activités dans l'espace aérien, telles que la recherche de nourriture, les interactions intraspécifiques ou les transits entre les zones de repos et d'alimentation. Pour ces espèces, l'espace aérien est un habitat à part entière et elles ont développé des adaptations pour vivre et se déplacer dans cet habitat aérien. Les oiseaux planeurs, par exemple, sont passés maîtres dans l'art d'utiliser les courants ascendants tels que les orographiques et les thermiques. Cependant, cet espace aérien est également occupé par des obstacles tels que des infrastructures aériennes, qui peuvent entraîner des collisions mortelles. Afin de mieux planifier l'implantation des futures infrastructures, il est important de comprendre les conditions qui peuvent conduire à ces collisions.

Objectif : Nous avons cherché ici à prédire les secteurs où les habitats sont favorables à des vols à basse altitude par les grands planeurs, afin de les cartographier et de visualiser les zones à risque de collision pour ces oiseaux avec les infrastructures aériennes. L'objectif était également de développer une méthode statistique permettant de faire le lien entre hauteurs de vol et sélection d'habitats.

Méthodes : En utilisant les données de suivi GPS d'aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) comme modèle d'étude, nous proposons une approche pour modéliser la sélection de l'habitat par la faune volante, en présentant une extension en 3D de la méthode de la fonction intégrée de sélection par étapes. Nous avons utilisé la topographie, l'occupation du sol et les courants ascendants comme variables d'habitats, et les pas aléatoires ont été générés en 3D. Nous avons également intégré dans les modèles les interactions entre les paramètres environnementaux et la hauteur de vol, afin de tenir compte du fait que les oiseaux ont tendance à voler près du sol au-dessus de certains habitats terrestres, alors qu'ils volent à haute altitude au-dessus d'autres habitats.

Résultats principaux : Nos résultats ont montré qu'il était possible de modéliser en 3D la probabilité relative de voler à n'importe quelle hauteur de vol et d'établir des cartes du risque relatif de collision avec des infrastructures aériennes. Cet ensemble de cartes de risque de collision est utile pour la planification à grande échelle, mais aussi pour zoomer sur des zones plus petites et les utiliser pour le « *micro-siting* ».

Nos résultats ont également montré que les aigles royaux territoriaux sélectionnaient davantage les courants ascendants orographiques que les courants ascendants thermiques, et que les caractéristiques topographiques associées aux courants ascendants orographiques étaient plus à risques que les autres habitats.

Cependant, le cas présenté ici souligne le fait que l'étude des questions écologiques en 3D est un défi et que la collaboration avec les professionnels de la télédétection et de l'aérologie devrait être encouragée, afin de disposer des outils et des données nécessaires pour relever les défis posés par les espèces se déplaçant en 3D.

Mots clés : aigle royal · *Aquila chrysaetos* · rapaces · grands planeurs · éoliennes · réseaux de transport électrique · fonction de sélection par étapes

Three-dimensional habitat selection modeling can help in the positioning of aerial infrastructures to reduce the risk of collision with soaring birds

Arzhela Hemery¹, Olivier Duriez¹, Nicolas Courbin¹, Jacinthe Paradis¹, Capucine Grignard¹, Christian Itty², Pierre-Yves Henry³, Marie Lothon⁴, Aurélien Besnard¹

¹ CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France

² Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint Gervais sur Mare, France

³ Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France & Mécanismes Adaptatifs et Évolution (MECADEV), UMR 7179 MNHN-CNRS, Brunoy, France

⁴ Laboratoire d'Aérologie, CNRS, University of Toulouse, UPS, Toulouse, France

Abstract

Flying fauna perform a variety of activities in the airspace such as foraging, intraspecific interactions or transits between resting and feeding areas. For these species, the airspace is a habitat as a whole and they have developed adaptations to live and move in this aerial habitat. Soaring birds, for example, are masters at using updrafts such as orographics and thermals. However, this airspace is also occupied by obstacles like aerial infrastructures, which can lead to collision fatalities. In order to better plan the siting of future infrastructures, it is important to understand the conditions that could lead to these collisions. Using GPS tracking data from golden eagles (*Aquila chrysaetos*) as a study model, we propose an approach to model habitat selection by flying fauna, using a 3D extension of the integrated step-selection function method. We used topography, land-cover and updrafts as habitat variables, and the random steps were generated in 3D. We also integrated into the models the interactions between environmental parameters and flight height, to account for the fact that birds tend to fly close to the ground above some terrestrial habitats, while they fly at high elevation above others. Our results showed that it was possible to model in 3D the relative probability of flying at any flight height, and to establish maps of the relative risk of collision with aerial infrastructures. This set of collision risk maps is useful for large-scale planning, but also to zoom in on smaller areas and use them for micro-siting. Our results also showed that territorial golden eagles selected more orographic updrafts than thermal

updrafts, and that topographical features associated with orographic updrafts were more risky than other habitats. However, the case studied here underlines the fact that studying ecological issues in 3D is challenging and that collaboration with remote sensing and aerology professionals should be promoted, in order to have the tools and data needed to face these challenges of species moving in 3D.

Keywords: golden eagle · *Aquila chrysaetos* · raptor · gliding bird · wind turbine · electricity transmission network · step-selection function

Introduction

For flying fauna such as birds and bats, the airspace is a habitat as a whole (Diehl 2013; Diehl et al. 2017). Morrison et al. (2006) defines a habitat as “an area with a combination of resources and environmental conditions that promotes occupancy by individuals of a given species and allows those individuals to survive and reproduce”. In the case of flying fauna, “habitat” therefore includes both terrestrial habitat (characterized for example by land-cover or topography) and aerial habitat (defined by airflows, atmospheric components, etc.) (Diehl et al. 2017). The flying species carry out a variety of activities in the airspace, such as foraging, intraspecific interactions (territorial marking, mating behavior) or transits between resting and feeding areas (Diehl et al. 2017). Some animals, such as Alpine swifts (*Apus melba*), are even capable of sleeping in the air and then flying for hundreds of days without needing to land (Liechti et al. 2013).

Flying species have developed adaptations for living and moving in this aerial habitat. For example, soaring-gliding birds can gain height using two types of updrafts: orographics and thermals (Shepard 2022). Thermal updrafts are generated by a difference in air temperature between two different ground surfaces, and can rise several hundred meters above ground (Lanzone et al. 2012; Martens 2021). Orographic updrafts are created when the wind meets a relief: when facing the slope, the air current rises and creates an updraft, but generally at a lower height above ground than a thermal (Lanzone et al. 2012, Martens 2021). As orographic updrafts develop relatively close to the ground, soaring birds will tend to fly at low height when using them (Katzner et al. 2012; Scacco et al. 2022). Conversely, birds soaring in thermals can fly several hundred/thousand meters above the ground (Harel et al. 2016; Scacco et al. 2019). Such airflows depend on topography and land-cover, which means that some terrestrial habitats are more prone to low-level flight (Katzner et al. 2012; Hanssen et al. 2020).

As for terrestrial habitats, species using airspace must share it with human activities and anthropogenic infrastructures such as buildings, wind turbines or electricity transmission networks, or mobile such as aircrafts, helicopters, drones or gliders, which can become obstacles to their movements (Lambertucci et al. 2015; Shamoun-Baranes et al. 2017). These infrastructures occupying airspace have indirect and direct impacts on the species living there, such as habitat fragmentation and mortality due to collisions (Smith and Dwyer 2016; Davy et al. 2017). In North America, bird mortality due to collisions with wind turbines has been estimated between 140.000 and 328.000 (Loss et al. 2013). These mortalities have been estimated between 12 and 64 million for electricity networks (Loss et al. 2014). The policies adopted to fight against climate change have led to a massive development of solar and wind energy infrastructures, as well as an increase in the electricity

transmission networks needed to connect these energy production sites to the distribution networks (Gauld et al. 2022; IEA 2023). Unfortunately, the growing number of these infrastructures may lead to an increase in associated mortality. Large raptors are the group of birds most frequently involved in collisions with wind turbines (Thaxter et al. 2017; Watson et al. 2018), and also very often victims of impacts or electrocutions with electricity networks (Bernardino et al. 2018; Serratos et al. 2024). Because of their longevity and small population size, these mortalities may jeopardize the viability of their populations (Carrete et al. 2009; Smith and Dwyer 2016).

It is then important to understand the conditions that could lead to collisions with infrastructures such as wind turbines and power lines, in order to better plan or mitigate them. Highlighting the areas with high risk conditions is one way of doing this. In birds, several studies have investigated that, using habitat selection (HS) methods to identify potential areas of conflict between birds and aerial infrastructures (Thaxter et al. 2017; Watson et al. 2018; Murgatroyd et al. 2021; Gauld et al. 2022; Vignali et al. 2022). The principle of HS analyses is to identify the habitats that are preferentially used by individuals amongst all available habitats (Morrison et al. 2006; Krausman and Cain 2022). To identify the areas with high risk conditions, some authors had then used topography and land-cover variables (Katzner et al. 2012; Tikkanen et al. 2018; Murgatroyd et al. 2021). By doing so, they described only terrestrial habitats above which birds fly, but regardless of flight height. However, only situations where flying species navigate at the height of infrastructures would be at risk of collision for them (Poessel et al. 2018; Schaub et al. 2020; Gauld et al. 2022). Therefore, to account for the fact that birds tend to fly close to the ground above some terrestrial habitats, while they fly at high elevation above others (Katzner et al. 2012), it would then be necessary to integrate aerial habitats but also the flight height into HS analyses, which is not currently the case. Few authors used wind speed or airflow variables (thermal and/or orographic updrafts) in HS analyses, and thus included parameters describing aerial habitats, but still regardless of flight height (Hanssen et al. 2020; Vignali et al. 2022; Thedin et al. 2024). Alternatively, some authors dealt with the flight height by using a threshold of heights, corresponding to the maximum height of the infrastructures in their study area, to obtain a binary response variable 'flight height above / below the threshold' (Murgatroyd et al. 2021; Vignali et al. 2022). The main weakness of this threshold method is that it is only applicable to aerial infrastructures whose height had been defined prior to the analyses, assuming that all infrastructures considered are smaller than this single threshold. In the case of areas comprising several infrastructures of different heights such as wind turbines and electric cables, this approach requires different analyses to be carried out with different thresholds.

HS analyses are useful for highlighting areas where building aerial infrastructures would be dangerous for flying fauna, but as birds use space in 3D, HS analyses should have to be performed in

3D. Yet, even though aquatic and aerial animals move in three dimensions, very few statistical methods have been developed for this purpose (Belant et al. 2012). Some authors developed kernel methods for calculating 3D home ranges (Simpfendorfer et al. 2012; Tracey et al. 2014; Aspillaga et al. 2019; Khosravifard et al. 2020), while others described the diving behavior of marine mammals based on 3D movements (Davis et al. 2003, 2013; Bailleul et al. 2010; Le Bras et al. 2017). Yet, to our knowledge, the analysis of HS of an animal based on its 3D movement remains to be developed.

The 'step-selection function' (SSF) method has been designed to study HS of animal on the move using telemetry data (such as GPS coordinates) and to deal with the specific characteristics of these data, such as spatial and temporal autocorrelations (Fortin et al. 2005; Forester et al. 2009; Thurfjell et al. 2014; Duchesne et al. 2015). This method generates hypothetical paths using the characteristics of the paths realized by the species, and then compares them with the paths effectively taken by the studied individuals (Thurfjell et al. 2014; Duchesne et al. 2015). However, SSF method had been designed for terrestrial fauna, moving in a 2D plane, without considering the third dimension, and thus typically generates hypothetical paths only in a 2D plane (see (Aben et al. 2021; Frankish et al. 2022; Cervantes et al. 2023) for example of the use of SSF in 2D with birds data). An extension in 3D of SSF is thus needed for flying animals moving in 3D, with hypothetical paths generated in a 3D space to consider what is biologically possible for these species.

In order to identify areas where golden eagles (*Aquila chrysaetos*) are at risk of colliding with aerial infrastructures, we propose an approach to model its HS in flight and in 3D, adapted from SSF relying on GPS tracking data from this species. Our method is based on the 'integrated step-selection function' (iSSF) method (Avgar et al. 2016), using telemetry data recorded in flight and environmental variables describing land-cover, topography and airflows. To adapt the iSSF method to 3D, we generated the random steps in 3D and integrated into the analysis the flight height in interaction with all the environmental parameters. Then, we studied how terrestrial and aerial habitats drive the HS by eagles moving in 3D. Finally, we highlighted areas where golden eagles would fly at heights that present a risk of collision with aerial infrastructures (the heights of risk being set a posteriori).

Materials and methods

Study species and area

The golden eagle is a widespread large raptor of the northern hemisphere, occurring in various biomes, from semi-arid deserts to arctic tundra (Katzner et al. 2020). Breeding individuals actively defend a territory (surface ranging between 20 and 200 km²), which include several hunting areas (Watson

2010; Katzner et al. 2020). It mainly preys on medium-sized mammals and birds captured in open areas (Watson 2010). Pairs are monogamous and build their nests on cliffs or rarely in tree canopies (Watson 2010). Golden eagles are soaring birds using thermal or orographic updrafts for their daily foraging routines as well as long distance movements (Bohrer et al. 2012; Katzner et al. 2012). In France, the species is sedentary and breeds in mountain ranges of the Alps, Massif Central, Pyrenees and Corsica (Issa and Muller 2015) (Figure 4.1.1).

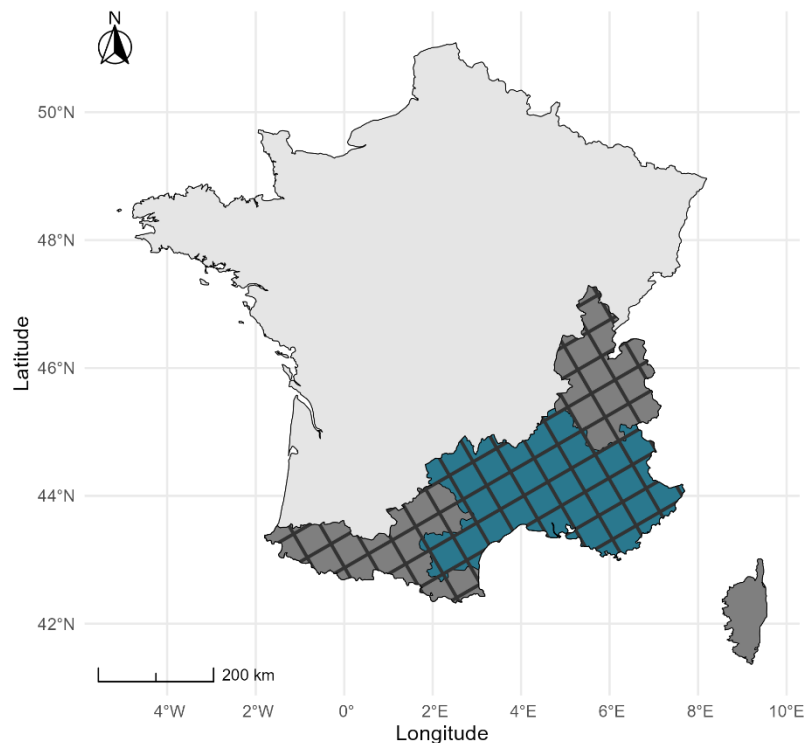


Figure 4.1.1 – Map of the study areas, showing in dark gray the golden eagle’s distribution range in France, in blue the study area where golden eagles have been equipped with GPS tags, and in crosshatched the area where predictions will be generated. Corsica has been excluded from the predictions because no golden eagle has been equipped there and the insular nature of the region may result in specific local conditions.

Bird tagging, tracking and GPS data processing

Between 2014 and 2023, we equipped 202 golden eagles with GPS/GSM transmitters (Figure 4.1.1): 51 territorial adults and 151 juveniles (authorized by the French Bird Ringing Centre, or CRBPO, under project #PP579). Adults were captured with a clap-net at baited sites, whereas juveniles were captured before fledging, at 48–58 days old. Age and sex were determined according to bird size and plumage (Mathieu 1985). The sex was genetically confirmed from feather samples, using the pair of primers 2550F – 2718R (Fridolfsson and Ellegren 1999). Transmitters were fitted using a 14-mm large Teflon Bally Ribbon (Bally, PA, USA) harness and the X-strap thoracic backpack technique (Anderson et al.

2020). Six tag models from four manufacturers (Ornitela, Ecotone, E-obs and Microwave Telemetry) were used; the whole device, rings and harness weighed between 74 and 105 g: i.e. between 1.8% and 3% of an adult's body weight, as recommended by Kenward (2001).

Here, we focused on birds equipped with Ornitela transmitters only ($N = 165/202$), in order to have the same accuracy and precision in altitude measurement (Hemery et al. in prep, voir annexe 1 de cette thèse). When multiple individuals were equipped within the same territory, only one individual was retained for analysis. When both adult and juvenile were equipped on a territory, we kept the adult dataset, for which we had at least one full year of tracking data, resulting in a better estimate of the home-range's use because of possible seasonal variations (Watson et al. 2014; Hemery et al. 2024). When no adult was available for a territory, we used a juvenile dataset since they can be a good proxy of adult's home-range's use (Hemery et al. 2024), and when several juveniles were tagged on a given territory, we kept the juvenile individual with the longest post-fledging dependence period (PFDP). Since a good similarity between adults and juveniles in home-range's use is reached after two months following the departure from the nest (Hemery et al. 2024), we discarded the two first months in every juvenile dataset and then kept only those with at least three months of tracking data remaining, in order to have enough data to fit our models. This selection procedure resulted in retaining 29 adults and 51 juveniles during their PFDP.

The GPS-tracking data were stored on the www.movebank.org online platform (see data availability section), then extracted and edited using R version 4.3.1 (R Core Team 2023) in R-studio 2024.04.1 (RStudio Team 2024). We cleaned up the datasets to remove outliers, especially inaccurate locations, following Gupte et al. (2022). We applied a spatio-temporal filter by deleting obvious errors in dates and locations that were > 1000 km from the study area and kept only data with a horizontal dilution of precision (Hdop) < 10 or a satellite number > 3 (D'Eon and Delparte 2005; Silva et al. 2017).

The GPS tags were set to record 3D positions at different time intervals (between 1 second and 60 minutes), depending on battery levels. We resampled the whole dataset to keep only the sequences of locations with a 5-minute interval. As we were only interested in flying movements, we filtered the dataset to remove locations with a speed $< 1 \text{ km.h}^{-1}$ and a flight height < 85 m above ground level (AGL), to account for uncertainties in the altitude measured by GPS and in the digital elevation model (DEM) (Péron et al. 2020), and also that the bird may be perched on the top of a tall tree. Such a slow speed but with a flight height higher than 85 m could occur when a soaring bird circles in a thermal updraft or when flying with a strong headwind (Khosravifard et al. 2018).

Environmental data

To describe land-cover, we used the French OSO land use classification (<https://www.theia-land.fr/carte-doccupation-des-sols-millesime-2018>) built from remote-sensing data from the Sentinel-2 satellite with a 10x10 m resolution (Inglada et al. 2017). We reclassified the 23 original land use classes into six classes of land-cover (Table 4.1.1). We calculated the proportion of each land-cover class with a circular moving window of 564 m radius (i.e. 1 km²), resulting in six raster maps with a 10x10 m resolution and values ranging from 0 to 1 (Vignali et al. 2021). For topography, we used the DEM with a 25x25 m resolution (BDALTI from France's National Geographic Institute IGN <https://geoservices.ign.fr>). From this DEM, we calculated with a 25x25 m resolution the vector ruggedness measure (VRM) (Sappington *et al.* 2007), which combined the variability of a surface in slope and aspect into a single measure (Amatulli et al. 2020) (Table 4.1.1). We did not consider the inclination and orientation of the slope in the models because they were used to reconstruct orographic updrafts (see below) and were therefore correlated with them (Supporting information S1). As land-cover and topography data were not at the same spatial resolution, and that computing times are particularly long with high-resolution rasters, we rescaled them into a 250x250 m resolution.

Table 4.1.1 – Environmental variables used in the iSSF and their description. We discarded wetlands because the scarcity of this terrestrial habitat in the tracking dataset resulted in problems of model convergence.

Category	Name	Unit	Description (+ OSO codes)	Source
Land-cover	Open areas	[0 ; 1]	Meadows and grasslands (13, 18)	OSO (Theia-land)
	Urban areas	[0 ; 1]	Urban areas and roads (1 to 4)	
	Rocky areas	[0 ; 1]	Rocky areas and glaciers (20, 21, 22)	
	Wetlands	[0 ; 1]	Rivers, lakes and wetlands (23) (discarded)	
	Forests	[0 ; 1]	Coniferous and deciduous trees (16, 17, 19)	
	Crop lands	[0 ; 1]	Crops, vineyards and orchards (5 to 12, 14, 15)	
Topography	Altitude	Meters	Altitude	BDALTI (IGN)
	VRM	[0 ; 1]	Vector ruggedness measure	
Orographic	WO_08	[0 ; 1]	Frequency of orographic updrafts above 0.8m.s ⁻¹ threshold	BDALTI (IGN) & AROME (Météo-France)
	WO_neg	[0 ; 1]	Frequency of orographic updrafts with negative values	
Thermal	WX_08	[0 ; 1]	Frequency of thermal updrafts above 0.8m.s ⁻¹ threshold	AROME (Météo-France)

To include airflow variables in our HS analyses, we used the equations described in Bohrer et al. (2012) to build both thermal and orographic updrafts (see Supporting information - S1 for details). As the aerial infrastructures are permanently present, once built, the temporal resolution we were interested in was then not hourly or daily, but annual to reflect the average potential of each area.

Orographic updrafts were computed using wind and topographic data. Topographic data were the inclination and the orientation of the slope, extracted from the DEM described above, with a 250x250 m resolution. Wind data were the speed and direction of the wind, extracted from the Météo-France AROME model (<https://portail-api.meteofrance.fr/web/fr/api/AROME>) at 10 m AGL. Thermal updrafts were computed using only data extracted from the AROME model (boundary layer height, temperature at 50 m AGL and surface sensible heat flux). Data from the AROME model had a 2.5x2.5 km resolution, which we rescaled to 250x250 m.

Using '*Flight*' software from Pennycuik (2008), we calculated that golden eagles would sink at 0.73 m.s^{-1} while gliding at theoretical best-glide speed (V_{bg}). To compensate for this sink speed, an updraft needs a velocity equal or greater than this value to stabilize or increase the height of the bird (Hanssen et al. 2020). Using a velocity threshold of 0.8 m.s^{-1} , we computed two variables (one for thermals and one for orographics) to highlight areas where the velocity of thermal (resp. orographic) updrafts enables a golden eagle to soar. For this purpose, we calculated the frequency of thermal (resp. orographic) updraft data above the velocity threshold in order to quantify the potential of time available in an updraft for a bird (see Supporting information S1 for details). We then used them as proxies of potential soaring conditions. To account for potential areas with unfavorable soaring conditions that birds could avoid, we also used the frequency of negative values of orographic updrafts (as in a typical situation where wind generates orographic updrafts at one side of a hill, resulting in downdrafts at the other side of the hill). Because a thermal updraft is necessarily surrounded by downdrafts at its edge, we did not include the frequency of negative values for thermals as it was correlated with frequency of positive values (Williams et al. 2018).

All environmental variables were standardized within the study area (i.e. minus the mean and divided by the standard deviation), in order to integrate parameters into the model at the same range of values.

Model development

3D iSSF modeling

We used an integrated step-selection function (iSSF) to model habitat selection by flying golden eagles fitted to each individual separately (Fieberg et al. 2010, 2021; Avgar et al. 2016, 2017). Using the GPS data of each individual and 5-minute interval locations, we first estimated its step-lengths and turning angles distributions in 3D using the R-package eRTG3D (Unterfinger 2018), with turning angles declined in azimuth angle (turning angle on the horizontal plane, also called "turning angle") and polar angle

(turning angle on the vertical plane, also called “lift angle”) (Figure 4.1.2). We then extended the classical 2D iSSF to the third dimension by generating the random steps in 3D using the R-package eRTG3D and a ‘two points unconditional random walk’ (a random walk with only two points: a predetermined start-point and a no-predetermined end-point). To remove unrealistic ‘underground’ random steps, we used a thinning method (Aben et al. 2021). In practice, for each “used” step (here at 5-minute interval), we generated 30 random steps, calculated the height AGL for each end-point, discarded those that had a negative height AGL and generated as many replacement random steps as necessary to finally obtain 30 biologically feasible random steps (Figure 4.1.2; Supporting information S2 - Figure 1 for flight height distributions of used and random steps respectively).

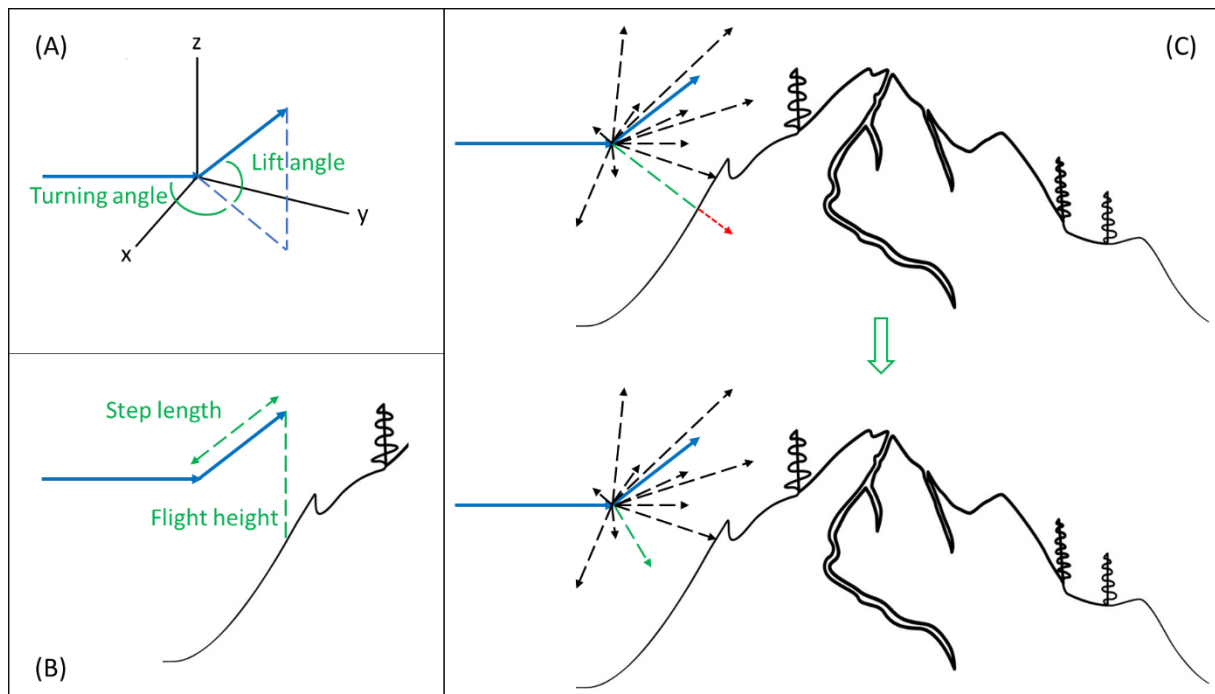


Figure 4.1.2 – Scheme of the 3D-steps process applied to a two steps trajectory, in blue. (A) Distinction between “Turning angle” on horizontal plane and “Lift angle” on vertical plane. (B) “Flight height” and “Step length” in a 3D-steps creation process. (C) Thinning method applied to the random steps creation (in dashed lines): above correct steps (in black) with a random step generated underground (green line above ground + red line underground); below the random replacement step (green line above ground).

We computed the iSSF model using the R-package amt (Signer et al. 2019) with all environmental variables and movement parameters (step-length, turning angle, lift angle and flight height) in the model. The inclusion in the model of movement parameters and their interaction with environmental parameters has been shown to improve habitat selection estimates, as movement and habitat selection are non-independent processes (Avgar et al. 2016, Fieberg et al. 2021). Soaring birds circle in thermal updrafts, while in orographic updrafts, straight-line flights are more usual (Bohrer et

al. 2012; Khosravifard et al. 2018). To consider this, we included airflow variables in interaction with step-length and both angles in the model. Moreover, to consider that habitat selection could differ according to the flight height (Katzner et al. 2012, Hanssen et al. 2020), we used the flight height in interaction with all environmental variables (Table 4.1.2).

Table 4.1.2 – Details of the iSSF with parameters integrated in the models.

Environmental parameters	Open areas + Urban areas + Rocky areas + Forests + Crop lands + Altitude + VRM + W0_08 + W0_neg + WX_08 +
Movement parameters	Step-length + log(Step-length) + cos(Azimuth angle) + cos(Lift angle) + Flight height + (Flight height) ² +
Interactions orographics x movements	cos(Azimuth angle) * W0_08 + cos(Azimuth angle) * W0_neg + cos(Lift angle) * W0_08 + cos(Lift angle) * W0_neg + Step-length * W0_08 + Step-length * W0_neg +
Interactions thermals x movements	cos(Azimuth angle) * WX_08 + cos(Lift angle) * WX_08 + Step-length * WX_08 +
Interaction environmental parameters x flight height	Flight height * Open areas + Flight height * Urban areas + Flight height * Forests + Flight height * Rocky areas + Flight height * Crop lands + Flight height * Altitude + Flight height * VRM + Flight height * W0_08 + Flight height * W0_neg + Flight height * WX_08

We used inverse-variance-weighted linear models to calculate the coefficient values for each parameter at the population level from the set of individual iSSFs: we fitted each linear model with the iSSFs coefficient of the parameter as response variable, and the inverse of its estimated variance as weight, from the set of all the individual iSSF (Murtaugh 2007). To generate the ‘population model’, the coefficient value of the parameter at the population level was then the intercept value of the linear model, and the associated SE was the SE of the parameter at the population level (Dickie et al. 2020).

Prediction of risk areas and model validation

We used the ‘population model’ to compute the prediction maps of relative risk areas, depending on the flight height level. These prediction maps were generated with equations (1) (Keeley et al. 2016) and (2):

$$(1) \text{risk}_Z = \beta_1 \times \alpha_1 + \beta_2 \times \alpha_2 + \dots \beta_i \times \alpha_i$$

$$(2) \text{pm}_{\text{AGL}} = \sum_{Z=10}^{\text{AGL}} \frac{\exp(\text{risk}_Z)}{1 + \exp(\text{risk}_Z)}$$

where the inverse logit of risk_z is the probability to fly at Z flight height, β_i are the population model estimates and α_i are the covariates (habitats and movement parameters). pm_{AGL} is the relative risk to fly at height equal or below to $Z = \text{AGL}$, and used to generate the prediction map at $Z = \text{AGL}$. It is obtained by summing every inverse logit of risk_z until $Z = \text{AGL}$ (estimated at every 10 m interval, from 10 m AGL to 300 m AGL). The resulting maps show the relative risk at a specific location to fly at or below the chosen height threshold.

We assessed the performance of the population model to predict the probability to fly at height equal or below each AGL level (the pm_{AGL}), using the Boyce index (Boyce et al. 2002). This index computes a Spearman rank correlation between the pm_{AGL} and its values for the full used-locations dataset of the population. As the prediction area was twice larger than the area containing the golden eagles GPS data (Figure 4.1.1), we calculated the 99% Maximum Convex Polygon (MCP) around the GPS data used in the individual iSSFs (one MCP per individual, which were then joined into a single area) and restricted the Boyce index calculation to this MCP area. For each AGL level, the presence data needed to the Boyce index calculation were those with a flight height equal or below to $Z = \text{AGL}$. We also compared the prediction maps obtained to the distribution of the environmental parameters using Spearman correlation score. This enables a posteriori identification of the variables that contribute most to predictions.

Finally, we selected an area in the south of France where two GPS-equipped golden eagles have died in recent years due to collision with a wind turbine. This area covers 2.000 km² and currently has 243 turbines in operation, giving a density of 12.2 turbines per 100 km². For all these turbines, we extracted the relative risk value for a flight height equal or below to $Z = 250$ m AGL, and compared it with the distribution of the same relative risk over the entire area, in order to document their location in relation to golden eagles' flights at or below 250 m AGL.

Results

The Boyce indices of the population model ranged from 0.952 to 0.988 depending of the AGL level (flight height below or equal to $Z = \text{AGL}$), with a mean of 0.984, suggesting a very good performance of the 3D iSSF in predicting habitat use by flying golden eagles. The strongest main effects were first altitude, and then crop lands and forests, with higher variance for crop lands and forest than for altitude (Figures 4.1.3 & 4.1.4), meaning that the altitude gradient was the main driver of the flight height of golden eagles. When environmental parameters were in interaction with flight height, their effects were on average negative (Figures 4.1.3 & 4.1.4), suggesting golden eagles fly closer to the

ground above forest areas and when the altitude increases. Indeed, the flight height decreases when the altitude increases (Figure 4.1.4-A).

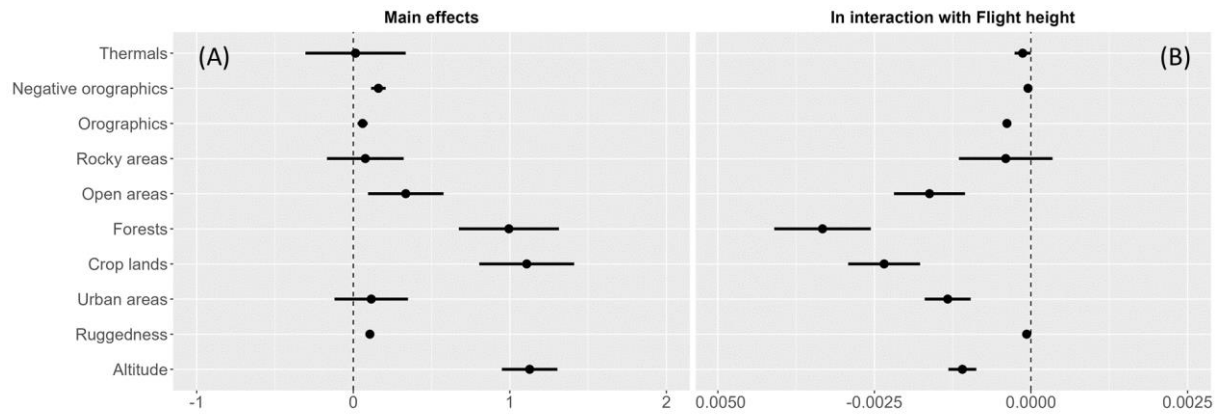


Figure 4.1.3 – Coefficient estimates (dots) and their 95% CI (lines) of the step-selection population model and the environmental parameters, split in two panels: (A) the estimates for the main effects of the parameters, and (B) the estimates for the interactions between flight height and the parameters.

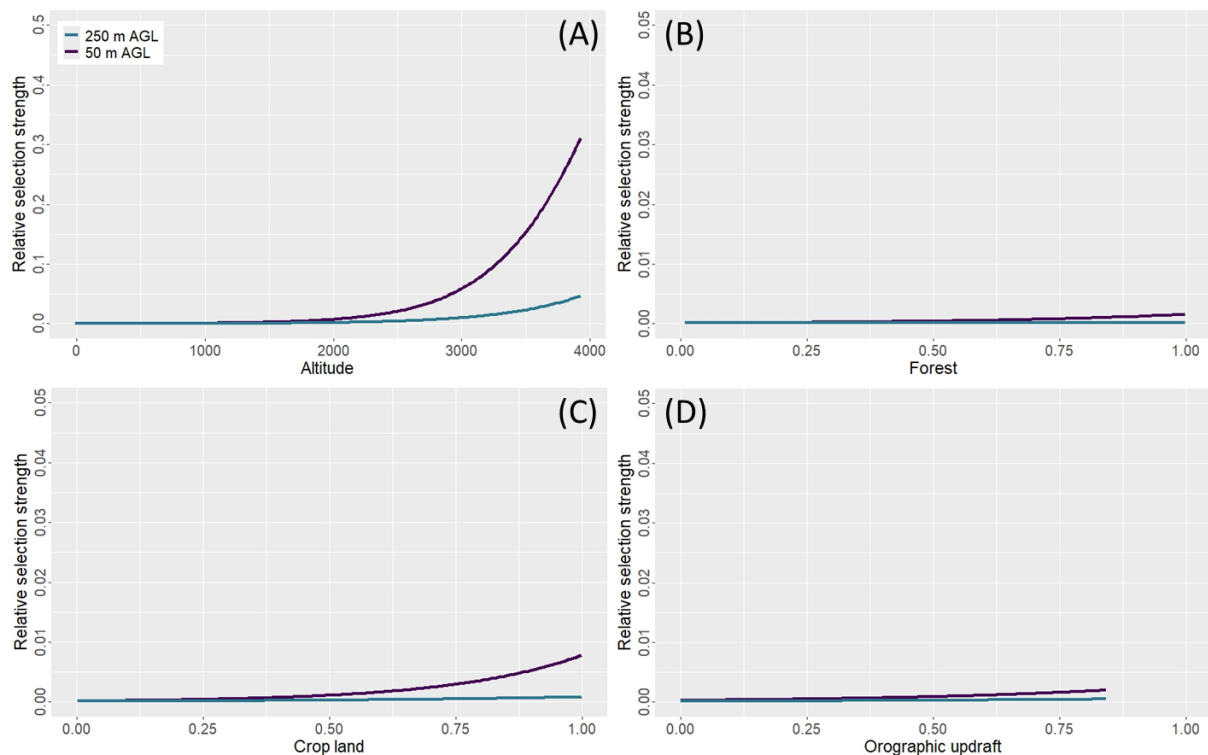


Figure 4.1.4 – Relative selection strength of four habitat variables (A: Altitude, B: proportions of forests, C: proportions of crop lands, D: potential of orographic updrafts) relating to flying golden eagles, at or below 50 m AGL (in violin) and at or below 250 m AGL (in blue).

The population coefficient for $\cos(\text{turning angle})$ was slightly negative, indicating a direction on the horizontal plane closer to 180° than to 0° . This means that territorial golden eagles fly less often in a straight line and more frequently by regularly changing direction, which may correspond to prospection flights within their territory (Figure 4.1.5). The coefficient was strongly negative for $\cos(\text{lift angle})$ (-6.68 , 95% CI $[-7.40, -5.96]$), indicating a strong trend in reversing direction of travel on the vertical plane, i.e. an upward flight is followed by a downward flight, and vice versa. The population coefficient of the interaction between lift angle and orographic updraft was positive (0.15 , 95% CI $[0.11, 0.18]$), suggesting a gain on the vertical plane when orographic updrafts are stronger (Figure 4.1.5). As expected, eagles avoided orographic downdrafts, where they sink (negative interaction between negative orographics and lift angle: -0.16 , 95% CI $[-0.21, -0.11]$). For thermal updrafts in interaction with lift angle, the population coefficient was positive but not different from zero, indicating a diversity of vertical movements when using thermals: a step may be still followed by an upward step and the eagle continues to climb in the thermal, or the next step may be downward and the eagle glides down (Figure 4.1.5).

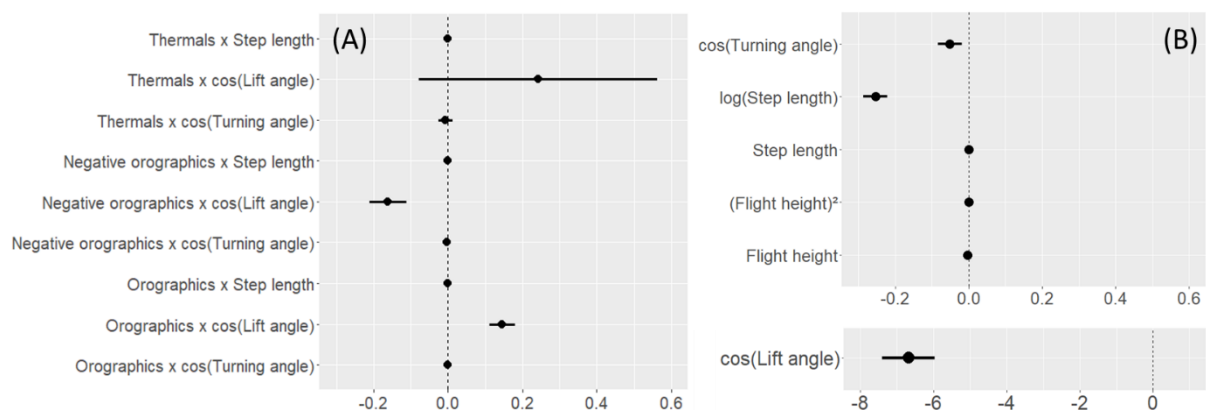


Figure 4.1.5 – Coefficient estimates (dots) and their 95% CI (lines) of the step-selection population model and the movement parameters, split in two panels: (A) the estimates for the interaction between updraft variables and movement parameters, and (B) the estimates for the main effect of the movement parameters.

When comparing the prediction maps to the environmental parameters' maps included in the iSSF, the Spearman correlation scores were high for altitude ($r = 0.65$ for AGL = 250m), orographic updrafts ($r = 0.58$ for AGL = 250m), ruggedness ($r = 0.47$ for AGL = 250m) and for rocky areas ($r = 0.46$ for AGL = 250m). For other environmental parameters, the correlation scores were close to zero (Supporting information S2 - Figure 2). This shows the predominant role of topography in the selection of flight height for golden eagles when on territories.

The prediction maps on the study area resulting from the population model showed contrasted zones with the highest probability for golden eagles to fly at low height in mountainous areas (Figure 4.1.6-A). Maps appeared similar among all AGL levels when looking at the whole study area, but when zooming in smaller areas (Figure 4.1.6-B), differences were perceptible (see Supporting information S2 - Figure 3 for an example with flight height at or below $Z = 50$ m AGL). The contrast between the areas with the lowest and highest risk allows us to choose where it might be less risky to build an aerial infrastructure compared to other locations within this small area (Figure 4.1.6-C).

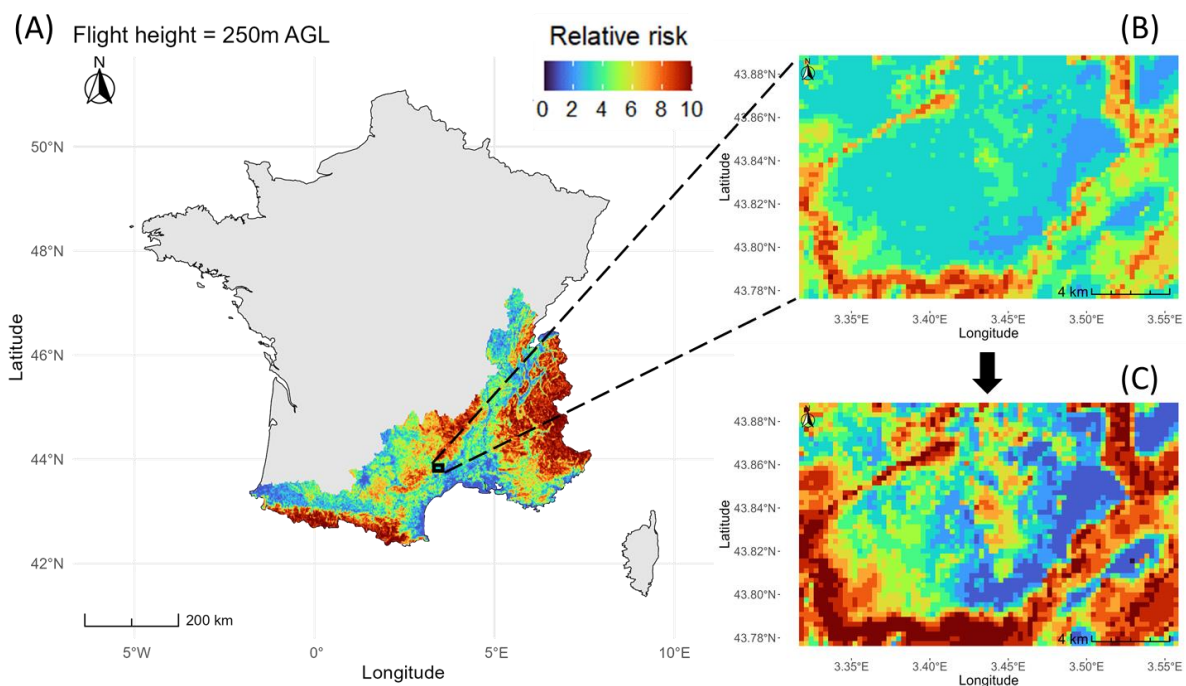


Figure 4.1.6 – Prediction map generated for flight heights below or equal to 250m AGL on the study area (A), with a zoom in a small and contrasted area (B & C). The colored gradient is based on the 10% quantiles of the values in the study area, i.e. we reclassified the relative risk to better visualize it: the lowest 10% correspond to areas where the probability is lowest, and the highest 10% to areas where it is highest. The numbers on the colored bar correspond to the 10% quantiles. The small area in (B) is a zoom with the same colored gradient as the study area, showing some areas where the relative risk is lower than in others. For the same small area in (C), the colored gradient has been recalculated only on the extent of this area, showing a more pronounced contrast, allowing a better visualization of areas with lowest relative risk and then a micro-sitting for future aerial infrastructures.

Finally, we studied a concrete case by assessing the risk values for the location of wind turbines in an area where golden eagle collisions are known to occur (Figure 4.1.7-A). About 65% of these turbines were located in the top 30% of risk within this zone (Figures 4.1.7-B & 4.1.7-C), meaning that golden eagles are exposed to a high risk of collision when flying in this area at 250 m AGL or less. These 65% of wind turbines may have been placed in less risky areas, with regard to golden eagle movements.

Moreover, 6.6% of the turbines were located in the highest risk quantile. These situations should be avoided in order to limit the collision risk between wind turbines and flying golden eagles.

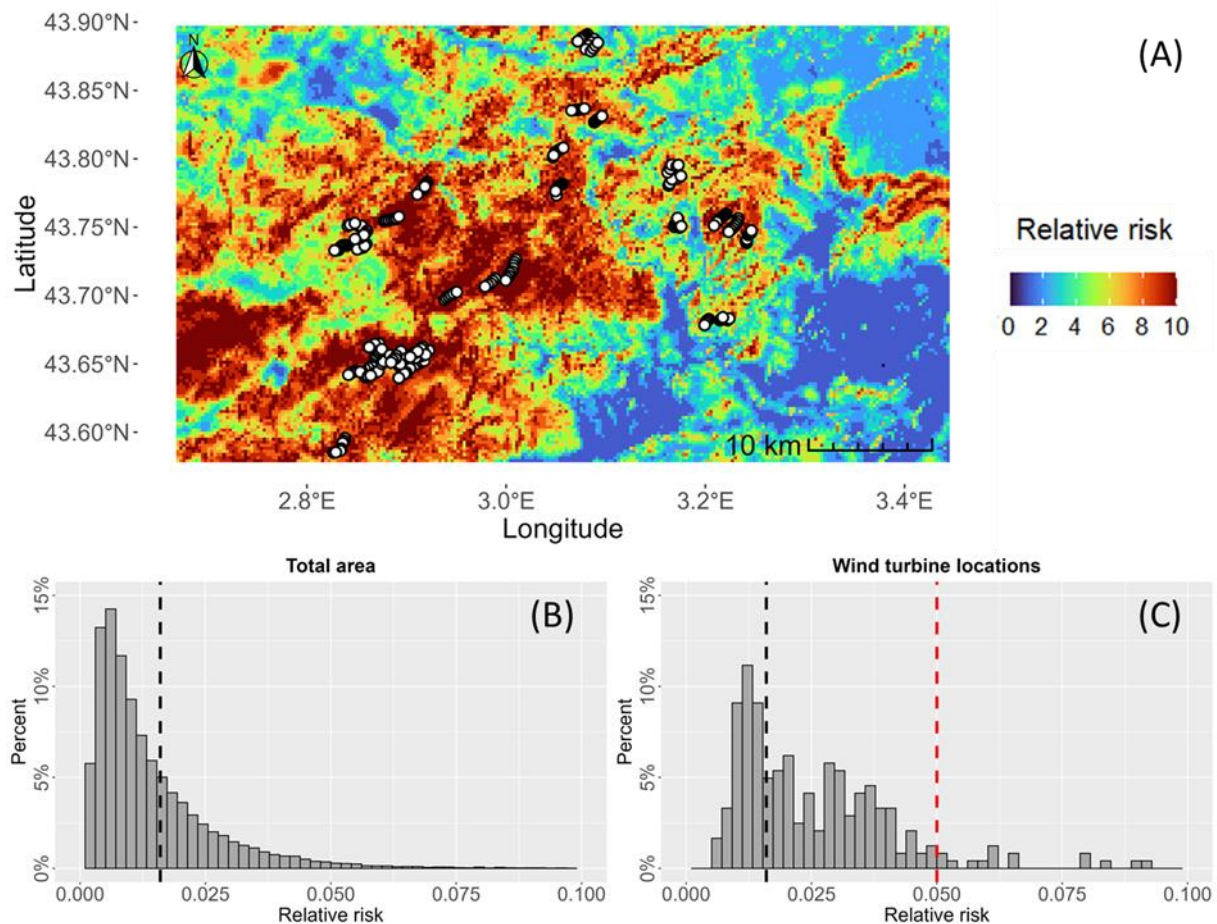


Figure 4.1.7 – (A) Prediction map generated for flight heights below or equal to 250m AGL on an area of the south of France where there are many wind turbines ($n=243$, white points) and where two GPS-equipped golden eagles have died by collision in recent years. The colored gradient has been adjusted on the extent of this area, showing a more pronounced contrast than on Figure 6-A, allowing a better visualization of areas with lowest relative risk. The numbers on the colored bar correspond to the 10% quantiles. (B) Histogram of relative risk values for all pixels in the panel area (A). 70% of the pixels are on the left of the black dotted line. (C) Histogram of extracted relative risk values for the wind turbine locations, with the same scale on the X-axis as (B). The black dotted line is at the same X-value as (B), showing about 65% of the turbines on the right of this line. The red dotted line on (C) shows the riskiest turbines (6.6%).

Discussion

Using tracking data from flying golden eagles and a method we developed for 3D iSSF analysis, we characterized the relative risk of this species encountering aerial infrastructures and colliding with them. Our results showed that we could model the probability of flight at various heights and produce collision risk maps, then identifying areas of risk for specific flight heights. This process is more flexible

than those based on a single flight height threshold (Tikkanen et al. 2018; Murgatroyd et al. 2021; Vignali et al. 2021; Santos et al. 2022), and therefore makes it easier to consider the presence of infrastructures of different heights in the study area. Our method can be used on a large scale to identify areas to be avoided for planning purposes, for example. It can also be useful on a finer scale for micro-siting, by selecting the least risky areas, even if on a fine scale the relative risk gradient will inevitably be lower. If the government policy is to build infrastructures in an area, regardless of the relative risk of that zone compared to the whole distribution range, this enables to select locations within this small area where the probability for an eagle flying at a risky height would be lowest. By integrating into the models the interactions between flight height and environmental parameters, we were able to explicitly model the fact that flight height depends on habitats. In this way, we have shown that some habitats are associated with low-flying heights, and conversely, others with high-flying heights. Our results are consistent with those of Katzner et al. (2012). By studying the distribution of golden eagle flight heights in relation to topographical variables, these authors identified that these birds flew lower near cliffs and steep slopes, compared to plains and gentle slopes.

Our results on golden eagle habitat selection were consistent with the ecology of this species. The golden eagle is a raptor that lives in France in mountainous areas, from low to high mountains (Ricaud and Decorde 2009). It is therefore not surprising that their flights are driven by variables describing mountainous areas, such as altitude, ruggedness and the proportions of rocky areas. This is also consistent with what we know about this species elsewhere in its world range (Katzner et al. 2020). In North America, golden eagles' flight heights are driven by topography, particularly during migrations between breeding and wintering home-ranges (Bohrer et al. 2012; Sur et al. 2019). Also, in North America, but for territorial golden eagles, Duerr et al. (2019) showed that there are specific topographic features that drive their flights, in all territories, such as ruggedness and altitude. These authors explained these results by conditions that are most of the time favorable to the development of orographic updrafts (Bohrer et al. 2012; Sur et al. 2019; Thedin et al. 2024). Indeed, rising airflows such as orographic and thermal updrafts are known to be used by soaring birds to gain altitude while saving energy (Shepard 2022). Our results also confirmed that golden eagles fly using these updrafts, and that they gain altitude when using orographic updrafts but lose altitude when encountering orographic downdrafts.

However, contrary to our expectations, territorial golden eagles did not select thermal updrafts to soar: this variable was not significant in the population model, and the predictions of risk were not correlated with this environmental parameter. Moreover, the 95% CI of the interaction between thermals and lift angles included zero, again indicating non-significance, suggesting an alternance between positive and negative vertical angle in the golden eagle flights. These results

seemed paradoxical when studying the movement of a soaring bird. Thermals are updrafts that allow soaring birds to gain altitude by circling, with a lift angle that should remain positive (Pennycuik 2008). However, the temporal resolution we used to define the steps (5 minutes) was maybe just long enough to capture alternating phases of thermal soaring and gliding fall, corresponding then to an alternance between positive and negative lift angle. Another hypothesis would be that thermal updrafts are preferably used for long-distance travel, rather than for short-distance prospecting within territories that we modeled here with our territorial birds' sample. In golden eagles, several studies have shown the importance of using thermal updrafts, but always in migratory contexts (Bohrer et al. 2012; Duerr et al. 2012, 2014; Eisaguirre et al. 2019). These migratory movements also involve long-distance travel, with eagles in North America traveling thousands of kilometers between wintering and breeding areas (Bohrer et al. 2012; Eisaguirre et al. 2019). For territorial individuals, moving through a known landscape, where they know relief that is prone to orographic updrafts, it may be easier to rely on these landscape features and therefore these orographics, than on less predictable thermals. Indeed, the authors of the studies cited above have shown a greater use of thermals in spring, when weather conditions are favorable, than in autumn, when the presence of thermal updrafts is more uncertain (Bohrer et al. 2012; Duerr et al. 2012, 2014). Thermals are updrafts that can be difficult to detect, as they depend on the weather and can also deviate with the wind, creating unpredictability (Shannon et al. 2002; Shamoun-Baranes et al. 2003, 2016). Territorial individuals would have routinized travels based mainly on orographics, and only a more opportunistic use of thermals. Conversely, migratory individuals need strong updrafts to climb high and then travel long distances until the next thermal updraft.

In 2D iSSF models, incorporating movement parameters enables better estimation of habitat selection coefficients, since movement and habitat are non-independent processes (Avgar et al. 2016; Fieberg et al. 2021). Our results show that modeling the movements in 3D has a biological meaning by integrating in the models the interactions between lift angles and updrafts. Among these movement parameters, the highest estimate of the habitat selection coefficient was for the lift angle, with a negative selection value. This means that 180° changes of direction in the vertical plane are frequent in the movements of golden eagles. This species frequently uses the undulating flight display, particularly during the breeding season, but also all year round as territorial markers (Harmata 1982; Watson 2010; Reid et al. 2019). However, this flight mode has an undulating period of a few seconds, which can not be detected with an interval of 5 minutes between two GPS locations. This strong persistence of reversing direction of travel in the vertical plane may perhaps be linked to the hunting mode by golden eagle, which is a species that mainly preys at stack, but also in a dynamic way (Watson 2010). This dynamic hunt involves numerous changes of vertical direction as eagles swoop down on

their prey. With a shorter temporal resolution between GPS locations, changes at 180° in the vertical plane would have been maybe less frequent. Integrating the lift angle as a movement parameter in the 3D iSSF is pertinent; however, its biological interpretation should be related to the temporal resolution selected for the steps.

We have illustrated our method by assessing the estimated risk for wind turbines that were already built, in order to determine whether they were built in high-risk zones, since golden eagles have already collided in this area. This place has a mid-mountain topography, with many ridges exposed to the main winds. It is also sparsely human-populated, which has made it an attractive site for wind power developers. However, according to our results, this place is located in one of the riskiest areas in the species' range in France, probably for the same reasons as those that led developers to build wind turbines there: topography and wind. The ridges exposed to the main winds are prone to orographic updrafts, selected by flying golden eagles. With more than half of these turbines located in riskiest areas of this place, it is likely that collision fatalities will occur again.

Finally, our method allows us to model in 3D the habitat selection of species moving through airspace. Technological advances by manufacturers of telemetric devices have made it possible to acquire millions of 3D GPS tracking data on numerous flying species (Nathan et al. 2022). These data could be used to address a number of still unanswered ecological questions concerning the use of airspace by this flying fauna. However, we were confronted here with several challenges to the possibilities of working in 3D. One of them concerned habitat variables used to describe the airspace in adequation with the spatial resolution of our GPS data. Katzner and Arlettaz (2020) highlighted the problems of matching the resolution of variables available to characterize terrestrial habitats with the ecological questions that can be answered with the precision of current telemetric monitoring in 2D. In the context of 3D studies, we encounter a similar challenge, as there is insufficient data to describe the airspace with the same precision as the available GPS data. This issue is also highlighted by marine biologists, who often lack the necessary environmental parameters to adequately characterize the water column in relation to their research questions, particularly for informing decision-makers in marine governance (Riley et al. 2024). For 3D habitats such as airspace or marine environments, in addition to problems of horizontal resolution of the available variables, the issue arises of describing the habitat in terms of altitude or depth, depending on the vertical dimension (Thedin et al. 2024). To fully characterize these habitats, the variables would have to be available on a "voxel" scale (i.e. a cube) rather than on a "pixel" scale (2D plane). To improve the specific ecological issues related to flying fauna, it would then be necessary to collaborate with remote sensing and aerology professionals, in order to have the tools and data required to address these challenges of species moving in 3D.

Acknowledgements

This project was partially funded (for the Hautes-Alpes dataset) by 'Réseau Transport d'Electricité' that we would like to thank. AH grateful thanks to Ecrins' National Parcs for their office accommodation. We also would like to thank the numerous people involved in this program that helped us in the field to monitor the populations and capture the individuals: officers of Cévennes' and Ecrins' National Parcs, of French Office of Biodiversity, volunteers of many naturalists NGO, but also unaffiliated volunteers, climbers and mountain guides, etc.

Permits

Eagles were manipulated and equipped following national regulation scheme. In this context, the program was authorized by the national authorities (Museum National d'Histoire Naturelle) through the 'Personal Banding Program' no. 579.

References

- Aben J, Signer J, Heiskanen J, et al. 2021. What you see is where you go: visibility influences movement decisions of a forest bird navigating a three-dimensional-structured matrix. *Biol Lett* 17: 1–6.
- Amatulli G, McInerney D, Sethi T, et al. 2020. Geomorpho90m, empirical evaluation and accuracy assessment of global high-resolution geomorphometric layers. *Scientific Data* 7: 1–18.
- Anderson D, Arkumarev V, Bildstein K, et al. 2020. Practical guide to methods for attaching research devices to vultures and condors. *Vulture News* 78: 1–72.
- Aspillaga E, Safi K, Hereu B, and Bartumeus F. 2019. Modelling the three-dimensional space use of aquatic animals combining topography and Eulerian telemetry data. *Methods Ecol Evol* 10: 1551–7.
- Avgar T, Lele SR, Keim JL, and Boyce MS. 2017. Relative selection strength : quantifying effect size in selection inference. *Ecology and Evolution* 7: 5322–30.
- Avgar T, Potts JR, Lewis MA, and Boyce MS. 2016. Integrated step selection analysis: Bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 619–30.
- Bailleul F, Lesage V, and Hammill MO. 2010. Spherical First Passage Time: A tool to investigate area-restricted search in three-dimensional movements. *Ecological Modelling* 221: 1665–73.
- Belant JL, Millspaugh JJ, Martin JA, and Gitzen RA. 2012. Multi-dimensional space use: the final frontier. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10: 11–2.
- Bernardino J, Bevanger K, Barrientos R, et al. 2018. Bird collisions with power lines: State of the art and priority areas for research. *Biological Conservation* 222: 1–13.
- Bohrer G, Brandes D, Mandel JT, et al. 2012. Estimating updraft velocity components over large spatial scales: Contrasting migration strategies of golden eagles and turkey vultures. *Ecology Letters* 15: 96–103.
- Boyce MS, Vernier PR, Nielsen SE, and Schmiegelow FKA. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281–300.
- Carrete M, Sánchez-zapata JA, Benítez JR, et al. 2009. Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biological Conservation* 142: 2954–61.
- Cervantes F, Murgatroyd M, Allan DG, et al. 2023. A utilization distribution for the global population of Cape Vultures (*Gyps coprotheres*) to guide wind energy development. *Ecological Applications* 1–19.

- Davis RW, Fuiman LA, Madden KM, and Williams TM. 2013. Classification and behavior of free-ranging Weddell seal dives based on three-dimensional movements and video-recorded observations. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 88–89: 65–77.
- Davis R, Fuiman L, Williams T, et al. 2003. Classification of Weddell seal dives based on 3-dimensional movements and video-recorded observations. *Mar Ecol Prog Ser* 264: 109–22.
- Davy CM, Ford AT, and Fraser KC. 2017. Aeroconservation for the fragmented skies. *Conservation Letters* 10: 773–80.
- D'Eon RG and Delparte D. 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology* 42: 383–8.
- Dickie M, Avgar T, Mcnay SR, et al. 2020. Corridors or risk ? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. *Journal of Animal Ecology* 89: 623–34.
- Diehl RH. 2013. The airspace is habitat. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 377–9.
- Diehl RH, Peterson AC, Bolus RT, and Johnson D. 2017. Extending the habitat concept to the airspace. In: Chilson PB, Frick WF, Kelly JF, Liechti F (Eds). *Aeroecology*. Springer.
- Duchesne T, Fortin D, and Rivest LP. 2015. Equivalence between step selection functions and biased correlated random walks for statistical inference on animal movement. *PLoS ONE* 10: 1–12.
- Duerr AE, Miller TA, Dunn L, et al. 2019. Topographic drivers of flight altitude over large spatial and temporal scales. *The Auk* 136: 1–11.
- Duerr AE, Miller TA, Lanzone M, et al. 2012. Testing an emerging paradigm in migration ecology shows surprising differences in efficiency between flight modes. *PLoS ONE* 7: 1–7.
- Duerr AE, Miller TA, Lanzone M, et al. 2014. Flight response of slope-soaring birds to seasonal variation in thermal generation. *Functional Ecology* 29: 779–90.
- Eisaguirre JM, Auger-Méthé M, Barger CP, et al. 2019. Dynamic-parameter movement models reveal drivers of migratory pace in a soaring bird. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 1–14.
- Fieberg J, Matthiopoulos J, Hebblewhite M, et al. 2010. Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? *Phil Trans R Soc B* 365: 2233–44.
- Fieberg J, Signer J, Smith B, and Avgar T. 2021. A 'How to' guide for interpreting parameters in habitat-selection analyses. *Journal of Animal Ecology* 90: 1027–43.
- Forester JD, Im HK, and Rathouz PJ. 2009. Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. *Ecology* 90: 3554–65.
- Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, et al. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86: 1320–30.
- Frankish CK, Manica A, Clay TA, et al. 2022. Ontogeny of movement patterns and habitat selection in juvenile albatrosses. *Oikos* 1–12.
- Fridolfsson A-K and Ellegren H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* 30: 116–21.
- Gauld JG, Silva JP, Atkinson PW, et al. 2022. Hotspots in the grid : Avian sensitivity and vulnerability to collision risk from energy infrastructure interactions in Europe and North Africa. *Journal of Applied Ecology* 59: 1496–512.
- Gupte PR, Beardsworth CE, Spiegel O, et al. 2022. A guide to pre-processing high-throughput animal tracking data. *Journal of Animal Ecology* 91: 287–307.
- Hanssen F, May R, and Nygård T. 2020. High-resolution modeling of uplift landscapes can inform micro-siting of wind turbines for soaring raptors. *Environmental Management*.
- Harel R, Horvitz N, and Nathan R. 2016. Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. *Scientific Reports* 6: 1–8.
- Harmata AR. 1982. What is the function of undulating flight display in golden eagles? *Journal of Raptor Research* 16: 103–9.
- Hemery A, Duriez O, Itty C, et al. 2024. Using juvenile movements as a proxy for adult habitat and space use in long-lived territorial species: a case study on the golden eagle. *Journal of Avian Biology* 2024: e03212.
- IEA. 2023. Net zero roadmap: a global pathway to keep the 1.5 °C goal in reach. International Energy Agency.
- Inglada J, Vincent A, Arias M, et al. 2017. Operational high resolution land cover map production at the country scale using satellite image time series. *Remote Sensing* 9: 95.
- Issa N and Muller Y. 2015. Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale. Delachaux & Niestlé.
- Katzner TE and Arlettaz R. 2020. Evaluating contributions of recent tracking-based animal movement ecology to conservation management. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 1–10.

- Katzner TE, Brandes D, Miller T, et al. 2012. Topography drives migratory flight altitude of golden eagles: Implications for on-shore wind energy development. *Journal of Applied Ecology* 49: 1178–86.
- Katzner TE, Kochert MN, Steenhof K, et al. 2020. Golden eagle (*Aquila chrysaetos*), ver. 2.0. In: Rodewald PG, Keeney BK (Eds). *Birds of the World*. Ithaca, NY, USA: Cornell Lab of Ornithology.
- Keeley ATH, Beier P, and Gagnon JW. 2016. Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecol* 31: 2151–62.
- Kenward RE. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. Academic Press.
- Khosravifard S, Skidmore AK, Naimi B, et al. 2020. Identifying birds' collision risk with wind turbines using a multidimensional utilization distribution method. *Wildlife Society Bulletin* 1–9.
- Khosravifard S, Venus V, Skidmore AK, et al. 2018. Identification of griffon vulture's flight types using high-resolution tracking data. *Int J Environ Res* 12: 313–25.
- Krausman PR and Cain JW. 2022. *Wildlife management and conservation: contemporary principles and practices*. Oxford: Johns Hopkins University Press.
- Lambertucci SA, Shepard ELC, and Wilson RP. 2015. Human-wildlife conflicts in a crowded airspace. *Scientific Reports* 348: 502–4.
- Lanzone MJ, Miller TA, Turk P, et al. 2012. Flight responses by a migratory soaring raptor to changing meteorological conditions. *Biology Letters* 8: 710–3.
- Le Bras Y, Jouma'a J, and Guinet C. 2017. Three-dimensional space use during the bottom phase of southern elephant seal dives. *Mov Ecol* 5: 18.
- Liechti F, Witvliet W, Weber R, and Bächler E. 2013. First evidence of a 200-day non-stop flight in a bird. *Nat Commun* 4: 2554.
- Loss SR, Will T, and Marra PP. 2013. Estimates of bird collision mortality at wind facilities in the contiguous United States. *Biological Conservation* 168: 201–9.
- Loss SR, Will T, and Marra PP. 2014. Refining estimates of bird collision and electrocution mortality at power lines in the United States. *PLoS ONE* 9: 26–8.
- Martens B. 2021. *Thermal flying - for paraglider and hang glider pilots*. Flying Pages Europe.
- Morrison ML, Marcot BG, and Mannan RW. 2006. *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. Washington, DC: Island Press.
- Murgatroyd M, Bouten W, and Amar A. 2021. A predictive model for improving placement of wind turbines to minimise collision risk potential for a large soaring raptor. *Journal of Applied Ecology* 58: 857–68.
- Murtaugh PA. 2007. Simplicity and complexity in ecological data analysis. *Ecology* 88: 56–62.
- Nathan R, Monk CT, Arlinghaus R, et al. 2022. Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science* 375.
- Pennycuik CBT-TES. 2008. *Modelling the flying bird*. (Elsevier, Ed). Amsterdam: Academic Press.
- Péron G, Calabrese JM, Duriez O, et al. 2020. The challenges of estimating the distribution of flight heights from telemetry or altimetry data. *Animal Biotelemetry* 8: 1–13.
- Poessel SA, Brandt J, Mendenhall L, et al. 2018. Flight response to spatial and temporal correlates informs risk from wind turbines to the California condor. *The Condor* 120: 330–42.
- R Core Team. 2023. *R: a language and environment for statistical computing*.
- Reid R, Haworth PF, Fielding AH, and Whitfield DP. 2019. Spatial distribution of undulating flight displays of territorial Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in Lewis, Scotland. *Bird Study* 66: 407–12.
- Ricau B and Decorde V. 2009. *L'Aigle royal, biologie, histoire et conservation, situation dans le Massif Central. Mèze: Biotopie - Collection Parthénopée*.
- Riley TG, Mouat B, and Shucksmith R. 2024. Real world data for real world problems: Importance of appropriate spatial resolution modelling to inform decision makers in marine management. *Ecological Modelling* 498: 110864.
- RStudio Team. 2024. *RStudio: Integrated development for R*. RStudio, PBC, Boston, MA URL.
- Santos CD, Ramesh H, Ferraz R, et al. 2022. Factors influencing wind turbine avoidance behaviour of a migrating soaring bird. *Scientific Reports* 12: 1–8.
- Sappington JM, Longshore KM, and Thompson DB. 2007. Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using bighorn sheep in the Mojave Desert. *Journal of Wildlife Management* 71: 1419–26.
- Scacco M, Arrondo E, Donázar JA, et al. 2022. The species-specificity of energy landscapes for soaring birds, and its consequences for transferring suitability models across species. *Landscape Ecology* 1–14.
- Scacco M, Flack A, Duriez O, et al. 2019. Static landscape features predict uplift locations for soaring birds across Europe. *Royal Society Open Science* 6.

- Schaub T, Klaassen RHG, Bouten W, et al. 2020. Collision risk of Montagu's harriers *Circus pygargus* with wind turbines derived from high-resolution GPS tracking. *Ibis* 162: 520–34.
- Serratos J, Oppel S, Rotics S, et al. 2024. Tracking data highlight the importance of human-induced mortality for large migratory birds at a flyway scale. *Biological Conservation* 293: 110525.
- Shamoun-Baranes J, Bouten W, Van Loon EE, et al. 2016. Flap or soar ? How a flight generalist responds to its aerial environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371.
- Shamoun-Baranes J, Leshem Y, Yom-Tov Y, and Liechti O. 2003. Differential use of thermal convection by soaring birds over central Israel. *The Condor* 105: 208–18.
- Shamoun-Baranes J, Liechti F, and Vansteelant WMG. 2017. Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migrating birds. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 203: 509–29.
- Shannon HD, Young GS, Yates MA, et al. 2002. Measurements of thermal updraft intensity over complex terrain using American white pelicans and a simple boundary-layer forecast model. *Boundary-Layer Meteorology* 104: 167–99.
- Shepard ELC. 2022. Energy economy in flight. *Current Biology* 32: 3–6.
- Signer J, Fieberg J, and Avgar T. 2019. Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution* 9: 880–90.
- Silva R, Afán I, Gil JA, and Bustamante J. 2017. Seasonal and circadian biases in bird tracking with solar GPS-tags. *PLoS ONE* 12: 1–19.
- Simpfendorfer CA, Olsen EM, Heupel MR, and Moland E. 2012. Three-dimensional kernel utilization distributions improve estimates of space use in aquatic animals. *Can J Fish Aquat Sci* 69: 565–72.
- Smith JA and Dwyer JF. 2016. Avian interactions with renewable energy infrastructure: An update. *The Condor* 118: 411–23.
- Sur M, Duerr AE, Bell DA, et al. 2019. Relevance of individual and environmental drivers of movement of golden eagles. *Ibis* 1–19.
- Thaxter CB, Buchanan GM, Carr J, et al. 2017. Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 1–10.
- Thedin R, Brandes D, Quon E, et al. 2024. A three-dimensional model of terrain-induced updrafts for movement ecology studies. *Mov Ecol* 12: 25.
- Thurfjell H, Ciuti S, and Boyce MS. 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology* 2: 1–12.
- Tikkanen H, Rytkönen S, Karlin OP, et al. 2018. Modelling golden eagle habitat selection and flight activity in their home ranges for safer wind farm planning. *Environmental Impact Assessment Review* 71: 120–31.
- Tracey JA, Sheppard J, Zhu J, et al. 2014. Movement-based estimation and visualization of space use in 3D for wildlife ecology and conservation. *PLoS ONE* 9: e101205.
- Unterfingher M. 2018. 3-D trajectory simulation in movement ecology: conditional empirical random walk (Master Thesis). University of Zurich.
- Vignali S, Lörcher F, Hegglin D, et al. 2021. Modelling the habitat selection of the bearded vulture to predict areas of potential conflict with wind energy development in the Swiss Alps. *Global Ecology and Conservation* 25.
- Vignali S, Lörcher F, Hegglin D, et al. 2022. A predictive flight-altitude model for avoiding future conflicts between an emblematic raptor and wind energy development in the Swiss Alps, Dryad, Dataset. *Royal Society Open Science* 9.
- Watson J. 2010. *The Golden Eagle*. London: T. and A.D. Poyser.
- Watson JW, Duff AA, and Davies R. 2014. Home range and resource selection by GPS-monitored adult Golden Eagles in the Columbia plateau ecoregion: implications for wind power development. *Journal of Wildlife Management* 78: 1012–21.
- Watson RT, Kolar PS, Ferrer M, et al. 2018. Raptor interactions with wind energy: case studies from around the world. *Journal of Raptor Research* 52: 1–18.
- Williams HJ, Duriez O, Holton MD, et al. 2018. Vultures respond to challenges of near-ground thermal soaring by varying bank angle. *Journal of Experimental Biology*.

Encadré 4.2 : Prédiction des zones à risque de collision avec les infrastructures aériennes pour les aigles royaux erratiques

Une fois que les jeunes aigles royaux ont quitté leur territoire de naissance, ils entrent dans une phase d'erratisme, pouvant durer plusieurs années, jusqu'à ce qu'ils trouvent un territoire où se cantonner et se reproduire (Ricaud and Decorde 2009; Watson 2010). Pendant cette période d'erratisme, ils parcourent de longues distances et prospectent différents secteurs, notamment en dehors de l'aire de répartition de la population reproductrice de l'espèce. Du fait des spécificités de cette période d'erratisme, nous suspectons que les comportements spatiaux des immatures soient différents de ceux des individus territoriaux, et que leur sélection d'habitats diffère (Soutullo et al. 2008; Fielding et al. 2021; Eisaguirre et al. 2022). Nous avons donc modélisé séparément le risque de collision avec les infrastructures aériennes pour les individus territoriaux (voir chapitre 3) et les individus erratiques.

Pour ce faire, nous avons utilisé les données de suivis GPS de 93 individus erratiques équipés d'une balise Ornitela, entre la date de départ de leur territoire de naissance (Hemery et al. 2023) et, soit la fin de leur suivi (mort, perte ou arrêt de la balise), soit leur date de cantonnement pré-reproduction, déterminées grâce aux suivis GPS. Les cantonnements temporaires (quelques jours à quelques semaines de prospections dans un secteur limité) que peuvent pratiquer les individus erratiques sont considérés ici comme faisant partie de leur période d'erratisme. Nous avons utilisé la même procédure que dans le chapitre 3, à savoir des iSSF individuels en 3D avec des intervalles de 5 minutes entre chaque pas, regroupés ensuite en un modèle « population ». Nous avons également considéré les mêmes paramètres environnementaux et les mêmes interactions entre paramètres.

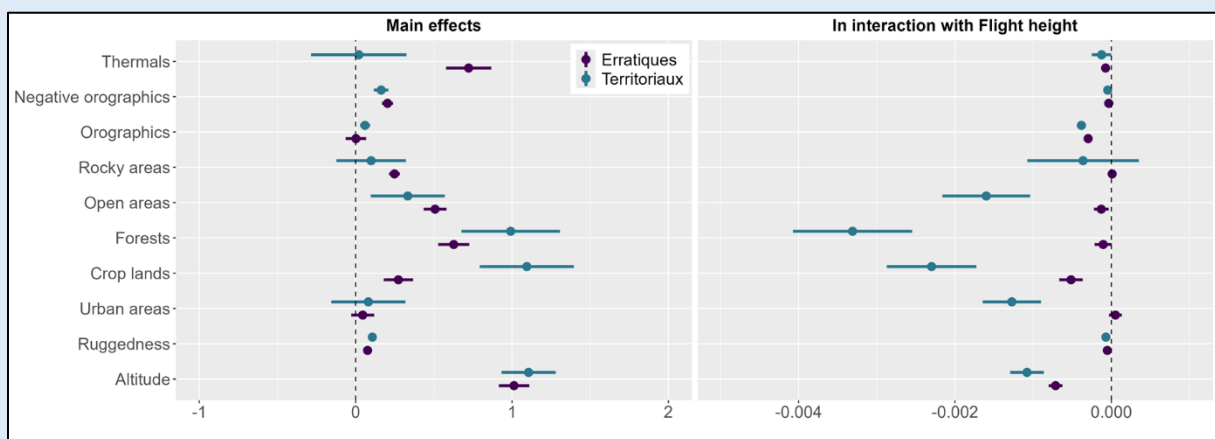


Figure 4.2.1 : Estimations des coefficients des paramètres environnementaux du modèle population, appliqué aux individus erratiques (en violet) et comparé aux individus territoriaux (en bleu), divisé en deux panneaux. A gauche les estimations des effets principaux des paramètres, à droite les estimations des interactions entre la hauteur de vol et les paramètres. Les points représentent les estimations des coefficients et les lignes leur intervalle de confiance à 95%.

Les indices de Boyce du modèle populationnel varient de 0.961 à 0.993, selon le niveau de hauteur de vol, avec une moyenne à 0.991, ce qui suggère une très bonne performance de l'iSSF en 3D dans la prédiction de l'utilisation des habitats par les individus erratiques. Les effets simples les plus forts concernent l'altitude (1.01, 95% CI [0.92, 1.11]), les thermiques (0.72, 95% CI [0.58, 0.87]), les forêts (0.63, 95% CI [0.53, 0.73]) et les zones ouvertes végétalisées (0.51, 95% CI [0.43, 0.58]) (Figure 4.2.1). On peut noter quelques fortes différences avec les aigles royaux territoriaux, notamment un effet significatif et marqué des courants thermiques pour les aigles erratiques, suggérant une sélection de ce courant ascendant par ces derniers à l'inverse des individus territoriaux. Cependant, l'altitude est la seule variable d'habitats influençant la hauteur de vol des aigles erratiques, avec une hauteur de vol diminuant quand l'altitude augmente (Figure 4.2.2). Comme les aigles royaux territoriaux, les erratiques volent à plus basse altitude vers les sommets que dans les plaines.

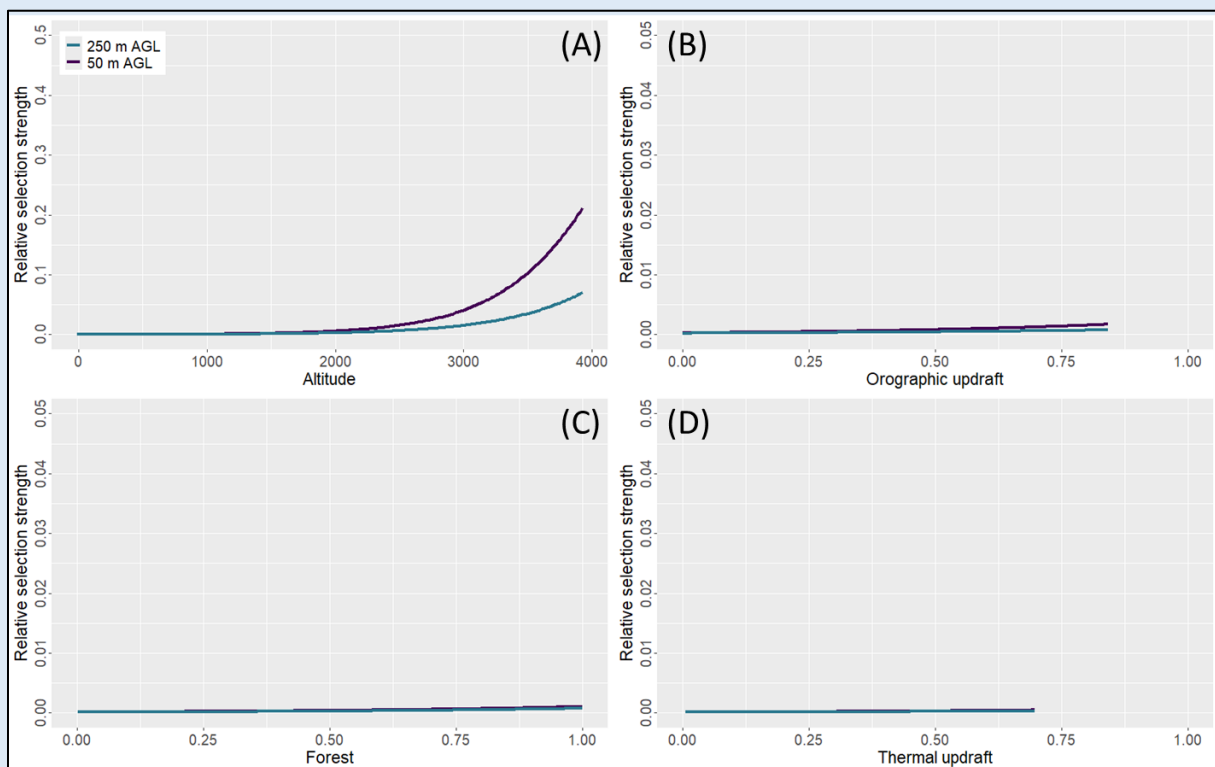


Figure 4.2.2 : Force de sélection relative moyenne de quatre variables d'habitats (A : altitude, B : ascendances orographiques, C : zones forestières, D : thermiques), pour les aigles royaux erratiques en vol, à 50 m AGL (en violet) et à 250 m AGL (en bleu).

Concernant les paramètres de mouvement, les effets sont similaires aux résultats obtenus pour les individus territoriaux, à l'exception de l'interaction entre thermique et $\cos(\text{lift angle})$ qui est négative pour les individus erratiques (-0.64, 95% CI [-0.78, -0.49]) (Figure 4.2.3). L'intervalle de temps entre deux points étant de 5 minutes, il n'est pas impossible que cela reflète une alternance entre gain d'altitude dans un thermique puis perte d'altitude au pas suivant : cela suggère que, lors de l'utilisation de ces courants thermiques par les erratiques, une montée dans l'ascendance est suivie d'une descente en vol plané.

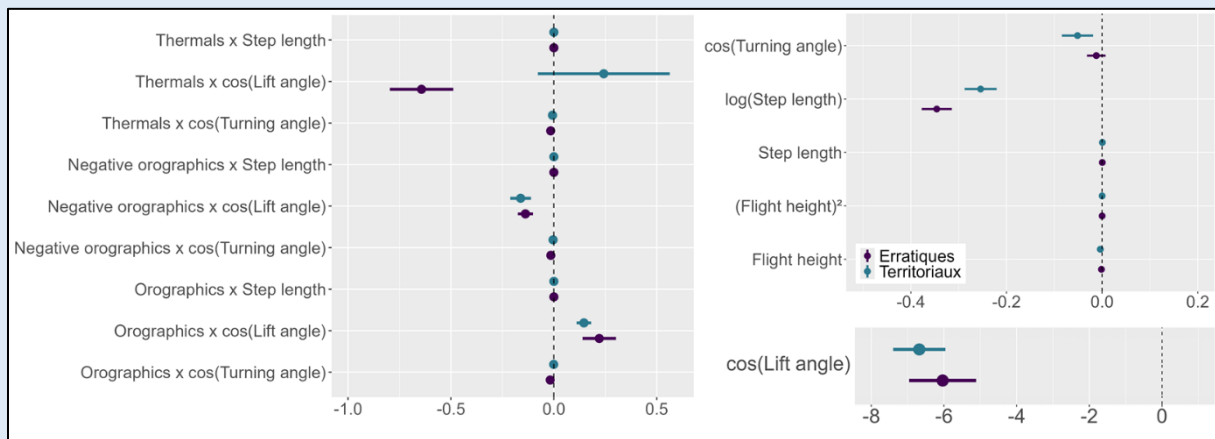


Figure 4.2.3 : Estimations des coefficients des paramètres de mouvement du modèle population, appliqué aux individus erratiques (en violet) et comparé aux individus territoriaux (en bleu), divisé en deux panneaux. Les points représentent les estimations des coefficients et les lignes leur intervalle de confiance à 95%.

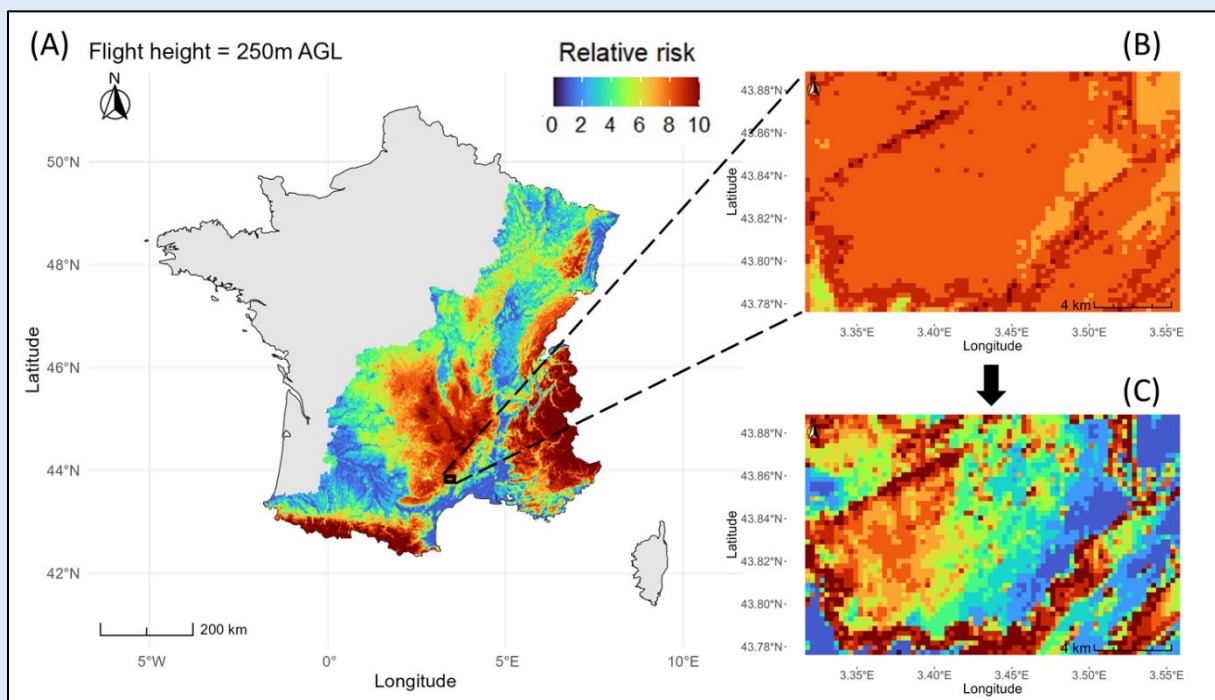


Figure 4.2.4 : Carte de prédiction du risque de collision générée pour une hauteur de vol inférieure ou égale à 250m AGL, à l'échelle de la France (A), avec un zoom (B) et (C) sur le même secteur que ceux de la Figure 4.1.6 du chapitre 3. Le gradient de couleur est basé sur les quantiles à 10% des valeurs de la zone (A), c'est-à-dire que le risque relatif a été reclassé pour une meilleure visualisation : les 10% les plus bas correspondent aux zones où la probabilité est la plus faible, et les 10% les plus élevés aux zones où elle est la plus forte. Les nombres sur la barre colorée correspondent aux quantiles de 10%. La petite zone (B) est un zoom avec le même gradient de couleur que (A), montrant un risque élevé partout. Pour la même petite zone en (C), le gradient de couleur a été recalculé uniquement sur l'étendue de cette zone, montrant un contraste plus prononcé, permettant une meilleure visualisation des zones avec le risque relatif le plus faible, et ainsi aider aux choix des implantations des futures infrastructures aériennes.

Les cartes de prédiction du risque de collision pour les individus erratiques varient très peu d'un niveau de hauteur de vol à l'autre, du fait des très faibles valeurs des coefficients des interactions entre hauteur de vol et paramètres environnementaux. Cependant, les cartes obtenues permettent de mettre en évidence des zones à fort risque, notamment dans des secteurs où le risque est plus faible pour les individus territoriaux (Figure 4.2.4-B, et Figure 4.1.6-B du chapitre 3). En recalculant le gradient de couleurs du risque relatif pour une même petite zone (Figure 4.2.4-C, et Figure 4.1.6-C du chapitre 3), certains secteurs diffèrent en termes de niveau de risque entre les territoriaux et les erratiques (à gauche de la petite zone), alors que d'autres secteurs sont à fort risque pour ces deux catégories d'individus, ou à faible risque pour les deux. Nous pouvons ainsi sélectionner les secteurs à faible risque de collision pour ces deux catégories d'aigles royaux, pour l'implantation de futures infrastructures aériennes. Par ailleurs, pour une hauteur de vol inférieure ou égale à 250 m, les prédictions obtenues pour les erratiques sont corrélées à 0.73 avec celles obtenues pour les individus territoriaux, signifiant qu'il existe bien des secteurs où les risques diffèrent entre ces deux catégories d'individus, mais que dans l'ensemble les secteurs à fort risque (resp. faible risque) pour les erratiques sont aux mêmes endroits que ceux à fort risque (resp. faible risque) pour les individus territoriaux.

En comparant les cartes de prédiction aux rasters des paramètres environnementaux inclus dans l'iSSF, les corrélations de Spearman sont très fortes pour les zones rocheuses ($r = 0.75$ pour AGL = 250 m) et l'altitude ($r = 0.56$ pour AGL = 250 m), plus modérées pour les orographiques ($r = 0.39$ pour AGL = 250 m) et la rugosité ($r = 0.36$ pour AGL = 250 m). Malgré un fort effet positif du paramètre « thermique » dans les coefficients de sélection d'habitats du modèle populationnel, les prédictions obtenues sont corrélées négativement avec les courants thermiques ($r = -0.42$ pour AGL = 250 m). Cela peut s'expliquer par une hauteur de vol au-delà de 250 m (peut-être même plusieurs centaines de mètres de hauteur), car les thermiques sont des courants ascendants pouvant atteindre un à deux kilomètres de hauteur, permettant ainsi aux planeurs de voler à haute altitude. Pour les autres paramètres environnementaux, les coefficients de corrélation sont proches de zéro (Figure 4.2.5).

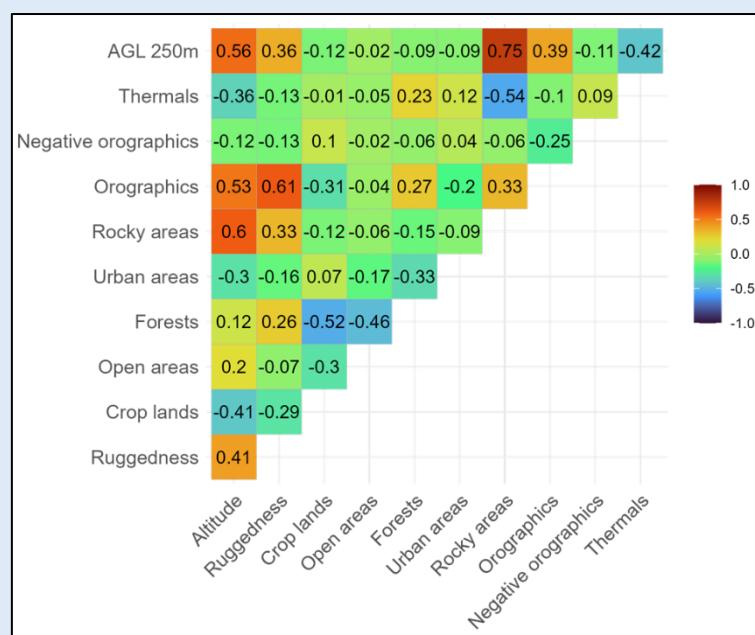


Figure 4.2.5 : Corrélations entre les prédictions à 250m AGL et les variables d'habitats intégrées dans le modèle.

Comme nous le suspicions, les résultats obtenus pour les aigles royaux en erratisme sont donc différents de ceux obtenus pour les aigles royaux territoriaux, avec notamment un effet plus prononcé des courants ascendants thermiques dans l'estimation des coefficients de sélection d'habitats du modèle populationnel. Dans les populations migratrices d'Amérique du Nord, les aigles sélectionnent les courants thermiques lorsqu'ils sont en migration entre domaine vital de reproduction et domaine vital d'hivernage, alors qu'ils sélectionnent plutôt les courants orographiques lorsqu'ils sont sur ces domaines vitaux (Bohrer et al. 2012; Duerr et al. 2012, 2014; Eisaguirre et al. 2019). Les courants thermiques semblent donc plutôt associés à des déplacements longue distance, comme ceux pratiqués par les individus erratiques.

Les comportements de vol des erratiques les exposent moins que les individus territoriaux dans certains secteurs, mais dans d'autres secteurs, au contraire, ils sont relativement plus exposés au risque de collision. Cette différence entre aigles territoriaux et aigles erratiques est probablement à prendre en considération dans la mise au point d'un outil d'aide à l'évitement car ces erratiques sont les futurs reproducteurs ainsi que ceux qui vont pouvoir se cantonner dans de nouveaux secteurs et permettre ainsi à la population de s'accroître et d'étendre son aire de répartition (Monzón and Friedenbergl 2018, 2023).

V. Discussion générale



Dessin humoristique de Zorro ([Charlie Hebdo](#))

Ce travail de thèse avait pour objectif principal de développer une démarche de mise en évidence des zones à risque de collision pour les grands rapaces avec les infrastructures aériennes, en prenant l'aigle royal comme modèle d'étude. En effet, ces espèces sont particulièrement sensibles à ces obstacles aériens, d'une part du fait de leurs modes de vol les plaçant en conflit d'utilisation de l'espace aérien (Lambertucci *et al.* 2015; Shamoun-Baranes *et al.* 2017a), et d'autre part étant donné leur grande longévité, avec une stratégie démographique très sensible aux mortalités additionnelles (Bastos *et al.* 2016; Gauld *et al.* 2022). Les suivis télémétriques dont nous disposions pour développer cette démarche comportaient un grand nombre d'individus juvéniles, pour lesquels les comportements spatiaux étaient possiblement différents de ceux des individus matures, ces différences pouvant alors conduire à des expositions différentes au risque de collision. Une première étape de cette thèse a donc consisté en une étude de l'apprentissage du vol et de l'utilisation de l'espace par les juvéniles. La seconde partie a ensuite été consacrée au développement d'une méthode statistique de prédiction des zones à risque de collision pour les aigles royaux avec les infrastructures aériennes. Nous verrons notamment au point V.2.2 de cette discussion générale comment adapter la démarche développée sur le modèle d'étude à d'autres espèces de grands planeurs également exposés au risque de collision avec ces infrastructures aériennes.

V.1. Nouvelles connaissances sur l'écologie de l'aigle royal et implications pour sa conservation dans un contexte d'expansion des infrastructures aériennes

La méthode développée pour étudier la sélection d'habitats en trois dimensions des espèces exploitant l'espace aérien a permis de préciser certains aspects de l'écologie de l'aigle royal. En effet, dans la seconde partie de cette thèse, j'ai montré que les aigles royaux territoriaux (individus cantonnés et individus juvéniles) sélectionnaient préférentiellement les courants ascendants de type orographique, ainsi que les habitats associés à leur déclenchement, plutôt que les courants de type thermique. A l'inverse, les individus erratiques utilisent bien plus fréquemment ces courants thermiques, ce qui leur permet probablement de monter plus haut pour ensuite parcourir de longues distances en vol plané (Shamoun-Baranes *et al.* 2016). Ces différences en termes de sélection d'habitats, selon le statut de l'individu, ont conforté l'hypothèse que ces catégories d'individus étaient à considérer séparément, dans un objectif de mise en évidence des zones à risque de collision avec les infrastructures aériennes. L'aigle royal est une espèce longévive dont la dynamique de population est très sensible aux mortalités des individus adultes (Chambert *et al.* 2020b). Nous avons donc choisi de nous intéresser en priorité aux individus territoriaux, pour mettre en évidence sur leur domaine vital les zones à risque de collision avec les obstacles aériens. Pour illustrer les résultats obtenus, j'ai ensuite regardé, pour un secteur

présentant une forte concentration en éoliennes actuellement en service et où deux aigles royaux ont été retrouvés morts ces dernières années, la situation de ces éoliennes par rapport au risque qu'un aigle territorial vole jusqu'à 250 m de haut. Une majorité de ces éoliennes ont été positionnées dans des secteurs à fort risque de collision, ce qui interroge sur une possible remise en question de la viabilité de la population d'aigles royaux environnante. De plus, un nombre non négligeable (6.6% d'entre elles) sont situées dans des secteurs à très fort risque, situations qu'il serait souhaitable, pour la conservation de cette espèce protégée, de ne plus rencontrer si le risque « aigle royal » est pris en compte dans le choix des emplacements de ces infrastructures. Les résultats de cette thèse, et notamment l'outil cartographique qui sera mis à disposition, ont vocation à apporter une aide aux acteurs de cette problématique, afin de sélectionner les secteurs à éviter lors de la planification et du choix des localisations des futures infrastructures aériennes.

Par ailleurs, parmi les aigles royaux équipés d'une balise GPS dans le cadre du PP-579, au 1^e janvier 2024 on en dénombrait 10 dont la mort était liée à une collision avec une éolienne ou une ligne électrique (ou électrocution le plus souvent dans ce dernier cas) (voir II.2.4). Parmi ces 10 individus, 4 étaient des aigles territoriaux (un individu cantonné, deux jeunes en apprentissage < 2 mois, un jeune en apprentissage > 2 mois), et 6 étaient des individus erratiques. Dans l'hypothèse où les mortalités d'individus équipés d'une balise GPS seraient représentatives de celles de la population globale, la proportion d'individus territoriaux morts suite à une collision est légèrement plus faible que celle d'individus erratiques. Il pourrait être intéressant d'estimer la contribution de ces différentes mortalités, selon leur classe d'âge, à la viabilité de la population d'aigles royaux en France. Cela permettrait d'évaluer si les taux de mortalités constatés pour les différentes classes d'âges sont soutenables, dans un objectif de conservation de l'espèce.

V.1.1. La phase d'apprentissages des juvéniles auprès de leurs parents

Chez l'aigle royal, comme chez plusieurs espèces de rapaces, une fois que les juvéniles ont quitté le nid après plusieurs semaines de croissance, ils restent encore plusieurs semaines auprès de leurs parents afin d'améliorer leurs techniques de vol et apprendre à chasser (Newton 1979). Mes travaux de thèse ont porté une attention particulière à cette période, la PFDP (« *post-fledging dependence period* »), car nous voulions pouvoir ensuite utiliser les données de leurs suivis télémétriques dans les secteurs où aucun adulte n'a été équipé. Tout d'abord, dans le premier chapitre, j'ai étudié l'ontogénie du perfectionnement des techniques de vol et leur (a)synchronie avec le départ du territoire de naissance. J'ai pu mettre en évidence que les techniques de vol étaient maîtrisées au bout des deux premiers mois post-envol et que les jeunes aigles royaux pouvaient ensuite rester plusieurs mois sur

leur territoire de naissance avant de partir en erratisme (en moyenne au bout de 178 jours post-envol, pour un record de précocité à 44 jours et un record de tardiveté à 395 jours). Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus par Weston et al. (2017) pour la population d'aigles royaux de l'Ecosse, mais également avec ceux obtenus chez d'autres espèces de rapaces, comme l'aigle ibérique (*Aquila adalberti*) (Alonso et al. 1987; Ferrer 1992) ou la harpie féroce (*Harpia harpyja*) (Muñiz-López et al. 2012). Après un accroissement rapide des valeurs des métriques utilisées pour décrire les performances de vol (distance journalière parcourue, hauteur et vitesse quotidiennes moyennes, proportion de temps passé en vol par jour), la majorité de ces métriques ont présenté une stabilisation de leurs valeurs, correspondant à une phase pendant laquelle les juvéniles restent avec leurs parents afin de parfaire d'autres apprentissages (recherche de nourriture, etc.) (Weston et al. 2017; Ruaux et al. 2020). Dans le second chapitre, j'ai comparé l'utilisation de l'espace et des habitats entre les jeunes aigles royaux en apprentissages et leurs parents, sur le même territoire. Ces travaux ont montré la même ontogénie que dans le premier chapitre, avec une première phase de deux mois pendant laquelle les comportements spatiaux des juvéniles sont d'abord très différents de ceux de leurs parents, pour s'en rapprocher progressivement et ainsi atteindre une forte similarité à partir du troisième mois post-envol. Pendant les deux premiers mois, les juvéniles restent principalement autour de leur nid de naissance. A partir du moment où ils maîtrisent les techniques de vol, ils sont alors capables d'explorer leur territoire de naissance comme leurs parents. Pour aller plus loin dans cette étude de la PFDP chez l'aigle royal, nous pourrions étudier les comportements de vol et les explorations des territoires des adultes et des juvéniles en simultané, car nous disposons de plusieurs binômes juvéniles - adultes suivis en même temps. Cela permettrait d'étudier les similarités ou différences existant dans la synchronicité de leurs trajectoires. Une telle approche a été employée chez le vautour fauve pour étudier la collaboration entre individus adultes (Sharma et al. 2023), mais également entre adultes et juvéniles (Harel et al. 2017), dans la recherche de nourriture. Cela permettrait d'approfondir nos connaissances sur l'apprentissage des techniques de chasse par les juvéniles, auprès de leurs parents.

Dans le troisième chapitre, j'ai pris en compte l'utilisation de l'espace aérien en ajoutant la troisième dimension (hauteur de vol) dans mon étude des déplacements des aigles royaux et en intégrant l'influence des courants aériens de types thermiques et orographiques. Il serait de ce fait intéressant d'étudier de nouvelles questions en lien avec ces variables d'habitat aérien et l'ontogénie du perfectionnement des techniques de vol chez les jeunes aigles royaux. En effet, chez les oiseaux planeurs, prendre de l'altitude grâce aux courants aériens nécessite une bonne maîtrise du vol (Shamoun-Baranes et al. 2003; Williams et al. 2018; Corbeau et al. 2020; Ruaux et al. 2020), que les vautours fauves, par exemple, acquièrent progressivement en suivant les adultes (Harel et al. 2016b).

L'étude du déplacement dans l'espace aérien, via des métriques en trois dimensions, pourrait permettre de caractériser la courbe d'apprentissage de l'utilisation des courants aériens par les juvéniles. Pour cela, il faudrait utiliser une résolution temporelle compatible avec les vols ascendants, à partir de données télémétriques à haute fréquence, par exemple à une localisation par seconde. Cela permettrait de mettre ainsi en évidence les principaux déterminants de la vitesse d'apprentissage (par exemple : le temps passé en vol en binôme avec les parents, ou l'utilisation d'une colonne d'air ascendant en comparaison aux adultes), mais également leur manœuvrabilité dans ces courants complexes à maîtriser (Shamoun-Baranes *et al.* 2003, 2016). Cette question de la manœuvrabilité dans les courants aériens nécessite d'autant plus d'attention dans le contexte de l'expansion des infrastructures aériennes, car les juvéniles pourraient alors présenter un plus fort risque de collision avec ces obstacles s'ils sont moins habiles que les adultes dans l'utilisation des mouvements de la masse d'air. En combinant les études à l'échelle du micro-évitement (comportement des oiseaux à proximité immédiate des obstacles) (Poessel *et al.* 2018; Schaub *et al.* 2020; Gauld *et al.* 2022) avec l'utilisation de l'espace aérien et des courants ascendants, il serait alors possible de comparer la vulnérabilité des juvéniles et des adultes face à ces obstacles aériens.

Par ailleurs, les deux premiers mois post-envol pourraient correspondre à une période où les juvéniles seraient particulièrement vulnérables face aux obstacles aériens. Cependant, pour mettre en évidence les zones à risque de collision pour les aigles royaux avec les infrastructures aériennes, je n'ai pas pris en compte les données des suivis télémétriques des juvéniles pendant ces deux premiers mois. Si une telle vulnérabilité était confirmée, il pourrait être nécessaire de prendre des mesures de réduction des risques de collision pendant cette période précise de la PFDP. Ces mesures ne concerneraient cependant que les éoliennes, pour lesquelles il est possible d'adapter les mesures selon des périodes définies, contrairement aux réseaux de transport d'électricité. Il existe différents types de bridage temporel consistant à arrêter les éoliennes à certaines périodes précises de l'année, ou bien selon la météo ou encore la nuit (May *et al.* 2015; Lloyd *et al.* 2023). Par exemple, dans des secteurs présentant une forte attractivité pour les chauve-souris, les éoliennes peuvent être mises à l'arrêt chaque nuit pendant les quelques heures correspondant à la période d'activité des chiroptères (Baerwald *et al.* 2009; Hayes *et al.* 2019; Smallwood and Bell 2020; Voigt *et al.* 2024). Des bridages saisonniers peuvent également être proposés, selon la période à risque, par exemple en période de migration de certaines espèces (Barrios and Rodríguez 2004; De Lucas *et al.* 2012; Assandri *et al.* 2024), suite à des activités agricoles attractives pour les oiseaux comme les semences ou les moissons (Bellebaum *et al.* 2013; Watson *et al.* 2018), mais aussi en période de reproduction (Marques *et al.* 2014; Aschwanden *et al.* 2024). Pendant les premières semaines post-envol, les jeunes aigles royaux restent dans les environs immédiats de leur nid, et s'en éloignent progressivement (Soutullo *et al.*

2006a). Coupler une étude de vulnérabilité (comme mentionnée ci-dessus) avec des métriques d'éloignement du nid permettrait ainsi d'évaluer le rayon de la zone au sein de laquelle il pourrait être nécessaire d'arrêter les éoliennes pendant la période à risque pour ces juvéniles (Balotari-Chiebao *et al.* 2016; Nebel *et al.* 2024).

V.1.2. Les explorations des juvéniles hors du territoire de naissance pendant leur phase d'apprentissages

Pendant la période d'apprentissages, les jeunes aigles royaux peuvent faire des excursions hors de leur territoire de naissance (Weston *et al.* 2013a). Les durées, distances parcourues et fréquences de ces excursions varient grandement d'un individu à l'autre (Hemery and Itty *unpub data*). Ce comportement exploratoire n'est pas propre à l'aigle royal mais était très peu documenté avant les programmes de suivis télémétriques. Un tel comportement a, par exemple, également été rapporté chez l'aigle ibérique (Ramos *et al.* 2019), le pygargue à queue blanche (*Haliaeetus albicilla*) (Engler and Krone 2022), le gypaète barbus (*Gypaetus barbatus*) (Tréhin *et al.* 2024) ou encore le milan des marais (*Rostrhamus sociabilis*) (Poli *et al.* 2024). Ces explorations sont particulièrement importantes dans le processus d'apprentissages des juvéniles car elles se font en autonomie, sans être guidées par un parent, et dans des environnements potentiellement très différents de leur territoire de naissance (Lopez-Lopez *et al.* 2014). Dans le second chapitre, nous avons retiré ces trajets exploratoires car seules les données intra-territoire de naissance nous intéressaient pour comparer l'utilisation de l'espace et des habitats entre jeunes et adultes. Cependant, dans un contexte d'expansion des implantations d'infrastructures aériennes, on pourrait s'interroger sur la vulnérabilité de ces jeunes explorateurs face à ces obstacles, dans des secteurs qu'ils ne connaissent pas du tout. Par ailleurs, il n'est pas rare que les premières explorations hors territoire de naissance aient lieu dans la période des deux premiers mois post-envol (Hemery and Itty *unpub data*). Dans ce contexte, il pourrait être intéressant d'étudier ces trajets exploratoires, afin de caractériser la vulnérabilité aux obstacles de ces juvéniles, en analysant leurs déplacements lors de ces trajets, leur utilisation des courants aériens mais également les composantes du paysage (lignes de crêtes, pentes au vent, etc.) associées à ces trajets.

Pour pouvoir étudier les caractéristiques de ces trajets exploratoires, il faut avant tout les isoler des trajets locaux s'effectuant au sein du territoire de naissance, ce que peu d'auteurs ont fait jusqu'à présent. Engler et Krone (2022) ont proposé une méthode consistant à calculer un territoire moyen circulaire autour du nid de naissance de chaque juvénile (dont le rayon est une moyenne à partir de tous les domaines vitaux des individus adultes de leur zone d'étude), et à considérer ensuite comme trajets exploratoires tous ceux qui sortent de ce territoire circulaire moyen. Cependant, cette méthode

ne tient pas compte des spécificités locales de chaque domaine vital (relief particulier, habitats évités) menant rarement à des territoires de formes circulaires et de superficies identiques, ce qui conduit par cette méthode à mal classer une partie des trajets. Ramos et al. (2019) ont proposé une méthode plus adaptée, considérant comme trajets exploratoires tous les trajets hors du domaine vital calculé avec une probabilité d'occurrence de 90 % (UD90) de chaque juvénile. Cependant, cette méthode présente l'inconvénient de fixer un seuil unique (90 %) pour tous les individus, alors que certains ne vont jamais ou presque sortir de leur territoire de naissance, ce qui conduit ici aussi à classer comme trajets exploratoires des trajets qui sont en réalité sur le territoire de naissance.

Dans le second chapitre, comme je comparais des binômes juvéniles - adultes, j'ai utilisé les données de suivis télémétriques des adultes pour estimer les contours du territoire de naissance, ce qui a ensuite été utilisé pour identifier les trajets exploratoires des juvéniles et ensuite les retirer. Cependant, en annexe 4 (annexe associée à l'article scientifique publié), je propose une méthode pour retirer ces trajets hors territoire de naissance, dans les cas où les limites du territoire parental ne sont pas connues. Cette méthode est proche de celle proposée par Ramos et al. (2019) mais a l'avantage de présenter un seuil propre à chaque juvénile, tenant compte des différences inter-individuelles d'usage de l'espace. A partir de cette méthode, nous pourrions identifier ces trajets et les mettre en relation avec l'ontogénie du perfectionnement des techniques de vol (hauteurs de vol, distances parcourues), mais également avec les conditions météorologiques (utilisation des courants aériens, des vents dominants) ou environnementales (topographie associée), pour évaluer la vulnérabilité des juvéniles aux obstacles aériens lors de ces explorations. Il serait également intéressant d'étudier si des comportements types peuvent être définis, tels que « les grands explorateurs » ou « les peu téméraires », et s'ils peuvent être mis en relation avec la vulnérabilité des individus ou leurs prises de risque face aux obstacles aériens. Ces comportements types pourraient ensuite déterminer les comportements des individus, notamment lors de leur erratisme, et agir par exemple sur la distance et/ou la hauteur de vol qu'ils prennent face à un obstacle afin de l'éviter.

V.1.3. L'erratisme des jeunes aigles royaux

Après cette période d'apprentissages auprès des parents, les jeunes aigles royaux quittent leur territoire de naissance et entrent en erratisme, ce qui peut alors durer plusieurs années (Katzner *et al.* 2020). Cet erratisme correspond à la phase de dispersion natale, allant de l'émigration hors de la population de naissance à l'immigration dans une population de reproduction (Ronce 2007; Clobert *et al.* 2012). La dispersion est une étape importante de la dynamique des populations car elle influence notamment leur distribution spatiale, permettant également un brassage génétique entre les

différents noyaux de ces populations (Ronce 2007; Penteriani and Delgado 2009). Les phases d'émigration et d'immigration ont été très étudiées car le marquage visuel individuel, pratiqué depuis des décennies, permet de reconnaître les individus et ainsi remonter à leur site d'origine (Silvy 2020). A l'inverse, la phase de transit était jusqu'alors très mal connue, mais certains aspects commencent à être étudiés grâce notamment à l'avènement de la technologie des balises télémétriques miniaturisées (Balbontín and Ferrer 2009; Lopez-Lopez *et al.* 2014).

Pendant cette phase d'erratisme, les individus immatures continuent à perfectionner leurs techniques de chasse, mais également les interactions avec d'autres individus (Penteriani *et al.* 2005; Soutullo *et al.* 2006b). Ils prospectent par moments de vastes zones, sur de longues distances, et d'autres sur des zones plus restreintes, à la recherche d'un futur site de cantonnement où ils pourront s'établir et accéder au statut d'individu reproducteur (Muriel *et al.* 2016; Garcia-Macia *et al.* 2022; García-Macia *et al.* 2024). Les spécificités de cette période ainsi que les longues distances parcourues peuvent conduire à une utilisation de l'espace bien différentes de celles des individus territoriaux, notamment en termes de sélection d'habitats (Soutullo *et al.* 2008; Fielding *et al.* 2021; Eisaguirre *et al.* 2022; Poessel *et al.* 2022; Orgeret *et al.* 2023). Cela m'a conduit à traiter séparément les individus territoriaux et les individus erratiques dans la seconde partie de cette thèse, et ainsi étudier de façon distincte leur risque de collision face aux infrastructures aériennes (encadré 4.2 partie 2). Comme nous le suspicions, adultes et individus erratiques n'utilisent pas les habitats de la même façon, ce qui conduit à des prédictions différentes de zones à risque de collision avec les infrastructures aériennes. La principale différence est que les déplacements des individus erratiques sont plus dépendants de la présence de courants aériens de type thermique, courants très peu sélectionnés par les individus territoriaux. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus en Amérique du Nord, pour des populations migratrices, où les aigles royaux utilisent plutôt les courants orographiques lorsqu'ils sont sur leur territoire de reproduction, et plutôt les courants thermiques lorsqu'ils sont en migration entre zones de reproduction et secteurs d'hivernage (Bohrer *et al.* 2012; Duerr *et al.* 2012, 2014; Eisaguirre *et al.* 2019). Les courants orographiques seraient alors plutôt recherchés pour des déplacements locaux, de courtes distances, alors que les thermiques seraient préférés pour parcourir de longues distances, car permettant de monter plus haut en altitude et donc de planer plus longtemps et plus loin qu'avec une ascendance orographique (Shamoun-Baranes *et al.* 2016). L'utilisation de ces courants thermiques permet également de diminuer le risque d'écrasement au sol (« RAFI » en anglais pour « *risque aversion flight index* ») car voler haut permet d'augmenter la durée de descente en vol plané jusqu'à la prochaine ascendance et donc la probabilité d'en trouver une (Horvitz *et al.* 2014; Harel *et al.* 2016a). En termes de comportements spatiaux, certaines phase de l'erratisme peuvent ainsi se rapprocher de la migration, dans le sens où les individus vont parcourir de longues distances

et donc chercher préférentiellement les habitats associés au déclenchement de courants thermiques. Cependant, même si les ascendances thermiques permettent de monter plus haut en altitude que les courants orographiques, cela ne traduit pas forcément le fait que les individus erratiques voleraient toujours à plus haute altitude que les individus territoriaux. En effet, lorsque l'on compare les figures 4.1.6-C et 4.2.3-C, certains secteurs apparaissent comme plus risqués pour les individus erratiques que pour les individus territoriaux, secteurs que ces derniers vont donc fréquenter à plus haute altitude que les erratiques.

Face aux obstacles que représentent les infrastructures aériennes, ces individus erratiques sont peut-être moins à risque que les juvéniles, car ils maîtrisent mieux les techniques de vol. Cependant, ils se déplacent dans des secteurs qui leur sont potentiellement inconnus, ce qui peut conduire à une détection tardive des obstacles, les plaçant alors dans des conditions à risque de collision. Ces individus sont les futurs reproducteurs ainsi que ceux qui vont pouvoir se cantonner dans de nouveaux secteurs et ainsi permettre à la population d'accroître son aire de répartition, ou simplement de se maintenir, par l'occupation de territoires vacants (Monzón and Friedenberg 2018, 2023). On peut donc s'interroger sur la pertinence d'un outil d'aide à l'évitement qui serait basé uniquement sur les résultats obtenus à partir d'individus territoriaux, alors que les individus erratiques ont une contribution non négligeable dans la démographie de l'espèce (Morrison and Wood 2009; Penteriani *et al.* 2011). Est-ce que ces erratiques doivent être pris en compte dans les études préalables aux implantations d'infrastructures aériennes ? Si oui, est-ce que cette prise en compte doit se limiter aux secteurs où ils évoluent hors de la zone de reproduction de l'espèce, ou alors également dans l'aire de répartition de la population reproductrice, combinée au risque calculé à partir des individus territoriaux ? Est-ce que ce risque "territorial" doit quant à lui être étendu aux secteurs prospectés par les erratiques, pour anticiper de possibles cantonnements d'individus reproducteurs ?

V.1.4. La caractérisation des territoires des aigles royaux

L'objectif principal de ma thèse était de mettre en évidence les zones à risque de collisions pour les grands rapaces avec les infrastructures aériennes, à partir de l'exemple de l'aigle royal. Dans le troisième chapitre, j'ai donc développé une méthode pour répondre à cet objectif, mais en n'utilisant que les données « en déplacement » de nos suivis télémétriques. En effet, une collision ne peut intervenir que lorsque les oiseaux volent, qu'ils rencontrent un obstacle sur leur trajectoire et qu'ils n'arrivent pas à l'éviter. J'ai donc mis de côté toutes les localisations correspondant à des phases où les oiseaux étaient posés : soit au nid en période de reproduction, soit sur des perchoirs pendant la journée, soit sur des reposoirs pendant la nuit. Ces données écartées représentent 61 % des

localisations en journée des aigles adultes et jusqu'à 74 % des localisations en journée des juvéniles pendant leur PFDP (Hemery *et al.* 2024). La programmation des balises était pensée pour limiter la décharge des batteries pendant la nuit, il était donc programmé une interruption du suivi entre le coucher et le lever du soleil, d'autant plus que l'aigle royal est une espèce diurne ne se déplaçant la nuit qu'en cas de dérangement (Ricaud and Decorde 2009; Watson 2010). Les phases où les aigles sont en vol représentent donc moins d'un quart de leur temps passé sur leur territoire, même si c'est la période pendant laquelle ils sont alors le plus exposés au risque de collision avec les infrastructures aériennes. Cependant, pendant le reste du temps passé sur leur territoire, les aigles peuvent également subir d'autres impacts liés à l'implantation d'infrastructures aériennes sur leur domaine vital.

En effet, nous avons vu que ces infrastructures pouvaient être à l'origine d'impacts indirects sur la biodiversité (voir introduction générale), comme par exemple la fragmentation et les pertes d'habitats (Garvin *et al.* 2011; Smith and Dwyer 2016; Davy *et al.* 2017; Chen *et al.* 2024). Ce phénomène a déjà été documenté pour certaines espèces de rapaces, notamment à Gibraltar où les milans noirs (*Milvus migrans*) doivent dévier leurs routes migratoires pour éviter les éoliennes dont l'implantation a créé une barrière au niveau d'anciens corridors migratoires (Marques *et al.* 2020). Cet effet barrière engendré par les infrastructures aériennes n'agit pas seulement à grande échelle (routes migratoires) mais peut également être observé localement, au sein du domaine vital d'un individu, en séparant par exemple les zones d'alimentation des zones de repos (Drewitt and Langston 2006). Les individus concernés doivent alors rallonger leurs trajets, voire se reporter sur d'autres secteurs de moins bonne qualité ou plus coûteux, engendrant de ce fait une perte de qualité de leur habitat (Fahrig 2003). Ces effets « barrières » peuvent conduire à une délocalisation totale des individus impactés : en Afrique du Sud, il a ainsi été démontré que les gypaètes barbus avaient déserté les territoires présentant une densité élevée de lignes électriques (Krüger *et al.* 2015). Dans un objectif de réduction des impacts les sites d'intérêts comme les zones de reproduction, d'alimentation ou de repos sont donc à prendre également en compte dans le choix des emplacements des infrastructures aériennes.

Alors que la localisation des sites de reproduction ou de certains perchoirs est relativement facile à déterminer par des observations sur le terrain, l'identification des trajectoires entre ces sites est beaucoup plus ardue, bien qu'elles doivent être prises en compte dans les études d'impacts préalables aux projets d'aménagements ou de planification. Cependant, l'aigle royal, comme d'autres espèces de rapaces, peut changer de site de reproduction tous les ans, soit en réutilisant une ancienne aire, peut-être inconnue des observateurs, soit en en construisant une nouvelle (Ricaud and Decorde 2009; Watson 2010). De même, si un observateur est capable d'identifier quelques perchoirs ou reposoirs utilisés sur un territoire, sans suivi télémétrique il est impossible de tous les relever (Marzluff

et al. 1997; LeBeau *et al.* 2015; Duerr *et al.* 2019). Certains auteurs proposent ainsi de mettre en évidence les habitats préférentiels des espèces à enjeux, à partir de méthodes de sélection d'habitats plutôt que uniquement sur la base des déplacements des individus (Miller *et al.* 2014; Watson *et al.* 2014; Braham *et al.* 2015; Singh *et al.* 2016). Par exemple, Singh *et al.* (2016) ont étudié les habitats sélectionnés par les aigles royaux en Suède pour établir leurs sites de reproduction, et proposent que les éoliennes soient implantées dans les habitats les moins favorables à la nidification. Ce type d'étude est alors complémentaire à la démarche que nous proposons dans la seconde partie de cette thèse, car il permet de mettre en évidence les habitats d'importance pour l'espèce, mais pour d'autres activités que ses déplacements (Bastos *et al.* 2016; Vignali *et al.* 2021). Ainsi, en faisant ressortir les habitats préférentiels associés aux différents sites d'intérêts (alimentation, reproduction, repos) au sein des territoires sur lesquels se cantonnent des aigles royaux, il peut être alors possible de préconiser d'éviter d'implanter des infrastructures à proximité de tels habitats, même si aucun site de reproduction, d'alimentation et/ou de repos n'y est connu (Miller *et al.* 2014; Singh *et al.* 2016). Cela permet de préserver des habitats favorables à l'espèce, lui laissant ainsi la possibilité de les exploiter si jamais ses autres sites d'intérêts devenaient défavorables. Par ailleurs, pour une espèce dont la dynamique de population est en croissance et pour laquelle de nouveaux individus se cantonnent sur des territoires jusque-là vacants, mettre en évidence de tels habitats permettrait aussi de préserver, sur les fronts de recolonisation de l'espèce, des sites favorables à l'installation de nouveaux individus (Watson *et al.* 2014; Braham *et al.* 2015; Tack *et al.* 2020).

V.2. Réflexions sur la démarche employée et améliorations envisagées

V.2.1. Des questions éthiques à différents niveaux

Les questions abordées dans cette thèse n'auraient jamais pu être traitées sans l'utilisation de balises télémétriques. Cependant, capturer des espèces sauvages pour les équiper de capteurs électroniques soulève de nombreuses questions éthiques. Lorsque l'on pratique soi-même ces captures, on est régulièrement interrogé par les naturalistes, scientifiques ou amateurs, sur l'impact qu'ont ces captures sur les individus, notamment au niveau du stress engendré. Certains s'interrogent aussi sur les impacts de la balise télémétrique en elle-même sur l'individu qui va la porter, sur sa survie, sur les limites aux déplacements que cela peut engendrer (poids supplémentaire, gêne du harnais, perte d'aérodynamisme, etc.).

La communauté scientifique a établi des limites pour réduire les impacts et le dérangement des captures et des équipements sur les individus (Bodey *et al.* 2018; Portugal and White 2018; Fair *et al.* 2023), tout en étudiant les impacts résiduels pouvant exister (Wilson and McMahon 2006; Cooke

et al. 2017). Plusieurs articles scientifiques ont été publiés ces dernières années dans lesquels différents impacts des captures et/ou équipements ont été étudiés, permettant de remettre en question certaines pratiques (Saraux *et al.* 2011). En effet, différents impacts négatifs ont été mis en évidence sur les paramètres démographiques de certaines espèces, comme par exemple la survie ou la reproduction (Gómez *et al.* 2014; Scandolaro *et al.* 2014; Weiser *et al.* 2016; Bodey *et al.* 2018; Setash *et al.* 2024). D'autres impacts ont été observés au niveau des dépenses énergétiques (Barron *et al.* 2010; Mizrahy-Rewald *et al.* 2023) ou de l'aérodynamisme (Longarini *et al.* 2023). Cependant, d'autres auteurs ont montré une absence d'impact sur les paramètres démographiques pour d'autres espèces (Lislevand and Hahn 2013; Weiser *et al.* 2016; Bodey *et al.* 2018; Portugal and White 2021). Les impacts sont de ce fait probablement propres à chaque espèce mais également à la méthode employée pour attacher la balise sur l'animal (Weiser *et al.* 2016; Geen *et al.* 2019). Effectivement, il existe plusieurs systèmes de fixation (type de harnais, bague ou collier) ou de méthode de pose (en « sac à dos », en « baudrier », autour du cou, de la queue, d'une patte) (Anderson *et al.* 2020). Selon l'espèce et la méthode employée, des impacts pourront advenir ou non (García *et al.* 2021; Houstin *et al.* 2022). Par exemple, pour un oiseau planeur, une pose en baudrier permet de diminuer la gêne dans l'aérodynamisme de l'oiseau par rapport à une pose en sac à dos (Longarini *et al.* 2023), mais l'ajout d'un poids sur l'oiseau peut décaler légèrement son centre de gravité et ainsi perturber sa stabilité en vol (Katzner and Young 2024), ce qui peut avoir des conséquences sur sa manœuvrabilité, notamment à proximité d'obstacles aériens.

Par ailleurs, la prise en compte de l'éthique animale dans les études sur la faune sauvage est de plus en plus demandée dans les programmes de recherches, notamment lors de la publication des résultats dans des revues scientifiques à comité de lecture. La règle des « 3R » (« Remplacer », « Réduire », « Raffiner ») sert de guide à l'appréciation éthique en expérimentation animale (Soulsbury *et al.* 2020), et différentes possibilités existent pour y parvenir. Par exemple, le partage des données est considéré comme une mesure de réduction, lorsque les individus sont mutualisés entre études (potentiellement moins d'animaux capturés par étude). De même, cette mutualisation peut être considérée comme du remplacement, lorsque l'étude est basée sur de la réutilisation de données existantes (aucun nouvel animal capturé). Dans cette thèse, j'ai utilisé des données de suivis télémétriques d'aigles royaux qui avaient été capturés et équipés pour d'autres objectifs que la mise en évidence, à l'échelle nationale, des zones à risque de collision pour cette espèce avec les infrastructures aériennes, bénéficiant ainsi d'une mutualisation de ces données de suivis télémétriques. De même, les données de suivis des vautours fauves utilisées pour l'application de la démarche à une autre espèce (voir point suivant) proviennent de plusieurs projets différents, et regroupés en un seul programme de baguages (PP 961), permettant ainsi de traiter des questions à

l'échelle de l'aire de répartition de cette espèce. En mutualisant toutes les données de suivis télémétriques existants pour une espèce au sein de son aire de répartition, cela permet de diversifier les contextes géographiques dans lesquels l'espèce est établie. En procédant ainsi, on dispose alors d'un jeu de données suffisamment conséquent, permettant d'obtenir la meilleure génécité possible dans les modèles de sélection d'habitats utilisés, et donc une confiance accrue dans les résultats obtenus.

V.2.2. La mise au point d'une méthode applicable à d'autres espèces

Cette démarche a été mise au point et testée à partir d'une espèce bien documentée, l'aigle royal, permettant de faire la preuve de la pertinence et la faisabilité du concept. Mais cette méthode a été pensée dès le début dans le but d'être applicable à d'autres espèces. En théorie, les modélisations de risque de collision obtenues pour une espèce ne sont valables que pour cette espèce, chacune ayant son écologie qui lui est propre, ou alors transférables à des espèces ayant une écologie proche. Pour produire ces cartes de prédiction du risque de collision pour d'autres espèces, il est de ce fait nécessaire de faire fonctionner les modèles avec les données adéquates (voir ci-dessous). Cette réplication a donc été testée pour une autre espèce dont nous disposons d'une grande quantité de données télémétriques : le vautour fauve. Les résultats obtenus pour cette espèce sont disponibles dans l'encadré 5. A partir de cette application au vautour fauve, nous allons voir les conditions et étapes nécessaires pour adapter la démarche à une autre espèce.

La première condition était de disposer d'un nombre suffisant d'individus équipés de **balises télémétriques mesurant leur hauteur de vol associée à chaque localisation GPS**, avec une **bonne distribution spatiale au sein de l'aire de répartition** de l'espèce retenue. Pour les vautours fauves, nous disposons de 79 individus répartis sur six zones de reproduction (deux populations dans les Pyrénées, une dans le Massif Central et trois dans les Alpes), tous équipés d'une balise télémétrique Ornitela mesurant la hauteur de vol. Si le jeu de données comprend des **individus juvéniles**, comme montré dans la première partie de cette thèse, une **étape préliminaire** va donc consister à vérifier si les suivis télémétriques de ces juvéniles peuvent être intégrés dans la démarche. Pour les vautours fauves juvéniles, nous avons retiré toutes les données correspondant au premier mois post-envol (Harel *et al.* 2016b).

Ensuite, il faut s'assurer de disposer d'un **nombre suffisant de données de localisations 3D par individu** (voir plus bas), compatibles avec la méthode des « *step-selection function* ». En effet, cette méthode étant basée sur la décomposition des **trajectoires en pas d'intervalle de temps régulier et constant**, il est nécessaire que la programmation utilisée pour le suivi télémétrique permette d'obtenir

suffisamment de pas réguliers, pour l'intervalle de temps retenu. Par exemple, pour l'aigle royal, nous avons choisi un intervalle de 5 minutes entre chaque localisation d'une trajectoire mais pour le vautour fauve nous avons dû passer à un intervalle de 10 minutes. « Constant » car cet intervalle doit être le même pour tous les individus du jeu de données. Cet intervalle doit également rester le même tout au long de l'année car la sélection d'habitats peut varier d'une saison à l'autre, et il est important de garder le même volume de localisations par saison, pour ne pas donner plus de poids aux données de l'été dans les prédictions du modèle par rapport à celles de l'hiver par exemple. Or, les programmations des balises télémétriques sont souvent liées aux capacités de charge des batteries des balises, dont la recharge se fait par panneau solaire et est souvent moins efficace en hiver qu'en été. Il n'est donc pas rare que les intervalles de temps entre deux localisations soient plus espacés en hiver qu'en été. Par exemple, pour les vautours fauves, certaines balises ont une programmation avec intervalles de 5 minutes en été mais jusqu'à 30 minutes ou plus en hiver. Utiliser un intervalle de 10 minutes nous a permis de conserver plus d'individus avec un suivi sur quatre saisons dans les différents massifs, qu'avec le seuil à 5 minutes. Lors de la mise au point de la méthode, j'ai testé plusieurs volumes de données pour déterminer le nombre de pas minimum nécessaire pour obtenir des résultats stabilisés. Entre 900 et 1200 pas par saison et par individu, les résultats étaient stabilisés. Il est donc nécessaire de **disposer d'environ 1000 pas d'intervalle de temps régulier et constant par saison et par individu.**

L'étape suivante est quant à elle liée à l'écologie de l'espèce retenue. L'aigle royal est une espèce territoriale, chez qui les juvéniles restent plusieurs mois en apprentissages sur leur territoire de naissance, avant de partir en erratisme en quête d'un nouveau territoire où se cantonner. J'ai donc séparé le jeu de données en deux catégories, basées sur les comportements spatiaux : les individus territoriaux (individus cantonnés + juvéniles en apprentissages) pratiquant plutôt des trajets de courtes distances à l'échelle du territoire, et les individus erratiques parcourant de longues distances à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce. Le vautour fauve, quant à lui, est une espèce grégaire et coloniale, mais dont les individus qui ne se reproduisent pas (ou parfois ayant échoué dans leur reproduction) peuvent avoir des périodes d'erratisme, mais également en dehors de la période de reproduction pour tous les individus (Delgado-González *et al.* 2022). Au cours de son suivi télémétrique, un individu peut donc alterner entre des périodes durant lesquelles il va restreindre ses déplacements au domaine vital de la colonie, et des périodes durant lesquelles il va parcourir de longues distances. Pour le vautour fauve, la séparation du jeu de données en catégories basées sur les comportements spatiaux n'a de ce fait pas pu se faire à partir des dates de départ en erratisme et/ou dates de cantonnement, comme pour l'aigle royal. Une méthode de segmentation a donc été utilisée pour isoler les périodes durant lesquelles les vautours fauves se trouvaient dans le domaine vital de leur population reproductrice au

sein d'un massif, des périodes durant lesquelles ils effectuaient des déplacements hors de cette zone. Chez cette espèce, un domaine vital populationnel a une superficie variant entre 10 000 et 30 000 km² (Fluhr *et al.* 2021). Les résultats de l'encadré 5 ont été obtenus à partir des données restreintes aux individus dans le domaine vital populationnel. Cette **distinction entre déplacements locaux et déplacements à large échelle** est nécessaire car les individus ne vont alors pas fréquenter les mêmes habitats, ce qui influence nécessairement les résultats des analyses de sélection d'habitats (Harel *et al.* 2016a).

Par ailleurs, dans le cas d'une espèce dont les suivis télémétriques n'auraient pas encore été initiés, ou pour laquelle des équipements supplémentaires seraient nécessaires dans plusieurs secteurs de son aire de répartition, il est nécessaire de **réfléchir en amont au plan d'échantillonnage** afin de couvrir au maximum le gradient de diversité des habitats fréquentés par l'espèce. La méthode de caractérisation des territoires proposée en annexe 7 de cette thèse pourrait permettre de sélectionner facilement les secteurs intéressants où équiper des nouveaux individus, car elle a permis, malgré une méthode « simpliste », de mettre en évidence des gradients de diversité dans la composition en habitats des territoires, et ainsi de faire ressortir des similarités et des dissimilarités parmi les territoires de l'espèce.

Enfin, lors de la recherche des paramètres environnementaux à intégrer dans la procédure de sélection d'habitats, j'ai opté pour des variables génériques (par exemple en regroupant les 23 catégories d'occupation du sol en seulement six variables distinctes, correspondant ainsi aux grands ensembles paysagers tels que les forêts ou les zones urbanisées). En procédant ainsi, les variables d'habitats sont déjà disponibles et peuvent alors être utilisées pour modéliser la sélection d'habitats d'espèces différentes.

Encadré 5 : Prédiction des zones à risque de collision avec les infrastructures aériennes pour les vautours fauves

En développant la méthode de « *step-selection function* » en 3D, un des objectifs était que cette démarche soit facilement répliquable à d'autres espèces. Nous avons donc testé son application au vautour fauve, grand rapace également, mais grégaire et strictement charognard, dépendant davantage des courants ascendants aériens thermiques et orographiques pour ses déplacements (Duriez *et al.* 2014; Harel *et al.* 2016b). Les vautours fauves sont également très souvent victimes de collision avec les infrastructures aériennes (Barrios and Rodríguez 2004; Duriez *et al.* 2024). En Espagne, par exemple, on estime ces mortalités à plus de 1000 individus par an (Balmori-de La Puente and Balmori 2023). En France plus de 50 cadavres de vautours fauves ont été retrouvés suite à des collisions avec des éoliennes depuis 2019 (Duriez, *unpub data*).

Nous avons utilisé les données de suivis télémétriques de 79 individus établis sur une zone de reproduction, répartis des Pyrénées aux Alpes en passant par le Massif Central. Tous ces individus étaient équipés d'une balise Ornitela, mesurant la hauteur de vol. Nous avons utilisé la même procédure que dans le chapitre 3, à savoir des iSSF individuels en 3D, regroupés ensuite en un modèle à l'échelle de la population, et avec un intervalle de temps adapté à ce jeu de données (10 minutes entre deux localisations). Nous avons également utilisé les mêmes variables de topographie, d'occupation du sol et de courant aériens, ainsi que les mêmes interactions entre paramètres.

Les indices de Boyce du modèle « population » varient de 0.543 à 0.881, selon le niveau de hauteur de vol, avec une moyenne à 0.708, ce qui suggère une bonne performance de l'iSSF en 3D dans la prédiction de l'utilisation des habitats par les vautours fauves. Cependant, les valeurs de l'indice étant plus faibles pour le vautour fauve que pour les aigles royaux, cela suggère tout de même que le modèle retenu prédit un peu moins bien les déplacements de vautours fauves que ceux des aigles royaux. L'effet simple le plus fort est la variable « thermique », mais pour laquelle l'intervalle de confiance à 95% est aussi le plus étendu (3.96, 95% CI [-0.20, 8.13]), suggérant une grande variabilité de hauteur de vol lors de l'utilisation de ces courants ascendants. Viennent ensuite les zones montagneuses (1.46, 95% CI [0.21, 2.71]), les courants orographiques (1.36, 95% CI [0.52, 2.20]) et les zones cultivées (0.98, 95% CI [-0.20, 2.16]). A l'inverse, les zones urbaines sont fortement évitées par les vautours fauves en déplacement (-2.24, 95% CI [-3.28, -1.21]) (Figure 5.1).

Concernant les paramètres de déplacement, les effets sont pour certains différents de ceux obtenus pour les aigles royaux territoriaux ou erratiques (Figures 4.1.5 et 4.2.3 de la seconde partie de cette thèse), avec notamment une très grande variabilité individuelle dans l'interaction entre thermiques et angle vertical, mais également pour l'angle horizontal en effet simple. Par ailleurs, les interactions entre l'angle vertical et les orographiques ascendants et descendants ont toutes les deux un coefficient de sélection positif (respectivement 2.75, 95% CI [1.91, 3.58] et 1.39, 95% CI [0.72, 2.06]) (Figure 5.2). Pour les ascendances thermiques en interaction avec l'angle vertical, cela suggère une grande diversité dans l'utilisation de ces courants : lors d'une ascension, le prochain pas (à intervalle de 10 minutes) peut être toujours vers le haut et le vautour continue à monter dans le thermique, ou le prochain pas peut être vers le bas, et le vautour glisse alors en vol plané.

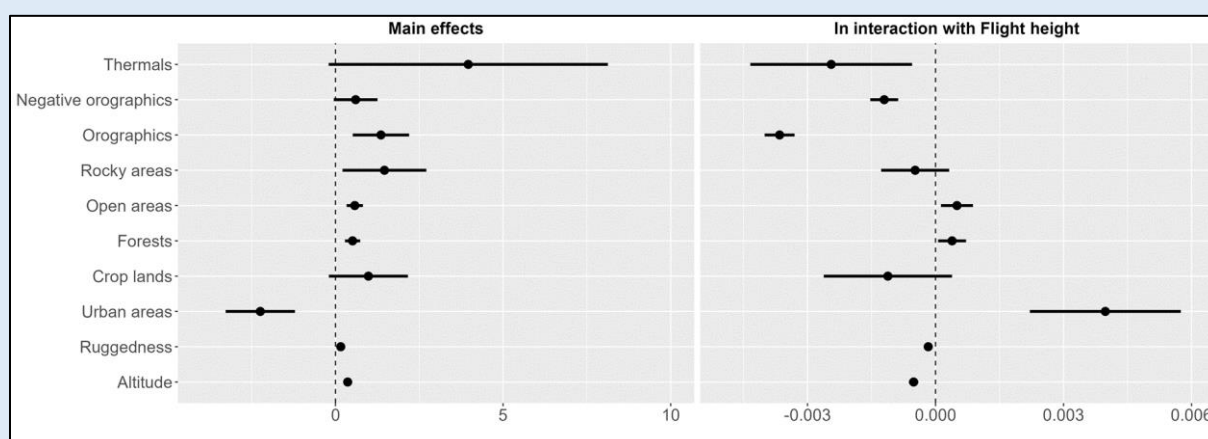


Figure 5.1 : Estimations des coefficients des paramètres environnementaux du modèle population, appliqué aux vautours fauves, divisé en deux panneaux. A gauche les estimations des effets principaux des paramètres, à droite les estimations des interactions entre la hauteur de vol et les paramètres. Les points représentent les estimations des coefficients et les lignes leur intervalle de confiance à 95%.

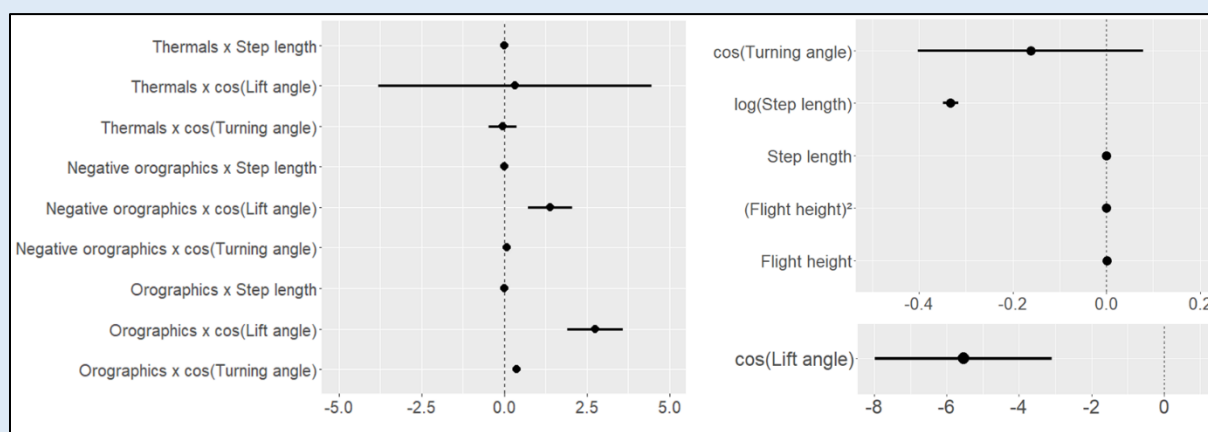


Figure 5.2 : Estimations des coefficients des paramètres de mouvement du modèle population, appliqué aux vautours fauves, divisé en deux panneaux. Les points représentent les estimations des coefficients et les lignes leur intervalle de confiance à 95%.

Les vautours fauves sont décrits dans la littérature comme étant de forts utilisateurs des courants aériens de types thermiques et orographiques (Duriez et al. 2014; Harel et al. 2016). Nos résultats le confirment car dès que la fréquence d'orographiques dépasse 0.2, la probabilité de voler à 50 m AGL est maximale, et 0.25 pour 250 m AGL (Figure 5.3-D). Concernant les ascendances thermiques, le seuil de fréquence pour atteindre une probabilité de vol maximale est plus élevé (0.5, soit un potentiel de 50% de trouver un thermique) (Figure 5.3-F). Les thermiques sont des courants ascendants qui peuvent être difficiles à détecter, car ils dépendent des conditions météorologiques et peuvent également dévier avec le vent, ce qui les rend imprévisibles (Shannon *et al.* 2002; Shamoun-Baranes *et al.* 2003, 2016). Cela suggère que les vautours fauves vont limiter leur utilisation des secteurs présentant une plus faible probabilité de rencontrer un thermique, contrairement aux courants orographiques. Par ailleurs, l'effet de l'altitude et de la proportion en zones urbaines est beaucoup moins prononcé (Figure 5.3-A et Figure 5.3-B) que celui de la proportion en zones rocheuses (Figure 5.3-C). Enfin, l'effet structurant des courants descendants orographiques est d'autant plus fort pour les vols de basse altitude que la probabilité d'en rencontrer est forte (Figure 5.3-E), signifiant que les vautours fauves vont voler plus proches du sol dans les secteurs à fort courant descendant.

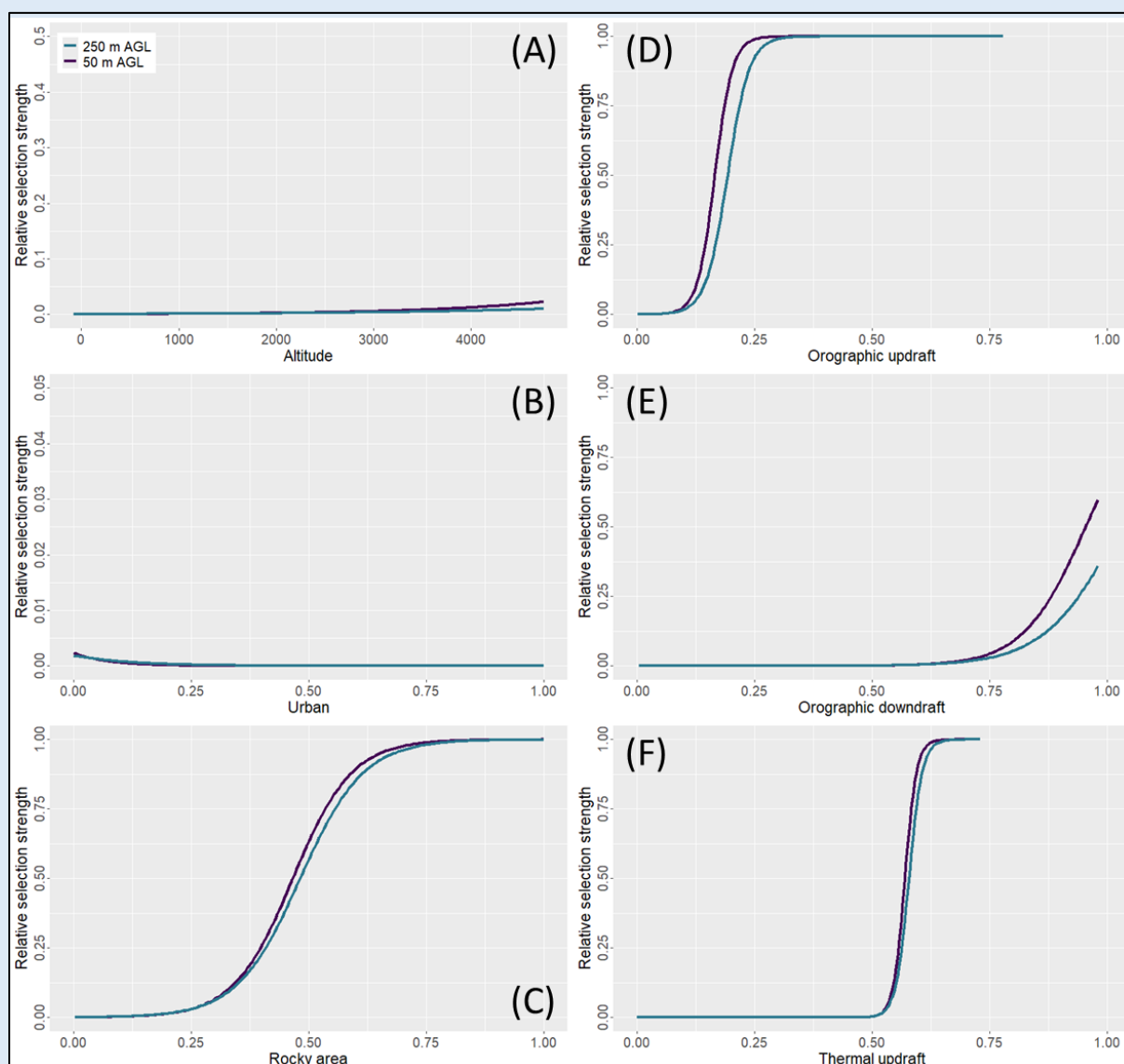


Figure 5.3 : Force de sélection relative moyenne de six variables d’habitats (A : altitude, B : zones urbaines, C : zones rocheuses, D : ascensions orographiques, E : courants descendants orographiques, F : thermiques), pour les vautours fauves en vol, à 50 m AGL (en violet) et à 250 m AGL (en bleu).

Les cartes de prédiction du risque de collision obtenues pour les vautours fauves montrent que les secteurs où se concentrent leur reproduction sont aussi ceux où probabilité relative de voler à faible altitude est la plus forte, comparé au reste de leur aire de répartition (Figure 5.4-A). Lorsque l’on zoome sur la même zone réduite que pour les aigles royaux (Figure 5.4-B), située dans le sud du Massif Central, on constate que les vautours fauves volent bien plus souvent à basse altitude dans ce secteur que les aigles royaux territoriaux (Figure 4.1.6-B). Dans l’hypothèse où des infrastructures aériennes seraient implantées dans cette zone, en recalculant le gradient de couleurs du risque relatif, on peut tout de même mettre en évidence quelques secteurs moins exploités à basse altitude par les vautours fauves (Figure 5.4-C). En comparant avec les cartes obtenues pour les aigles royaux (Figures 4.1.6-C et 4.2.3-C), il est possible d’identifier un secteur commun aux deux espèces, en haut à droite de la carte, où le risque de voler à basse altitude est faible pour l’une comme pour l’autre. Ce secteur serait à privilégier, comparé au reste de cette petite zone, si des infrastructures aériennes devaient y être construites.

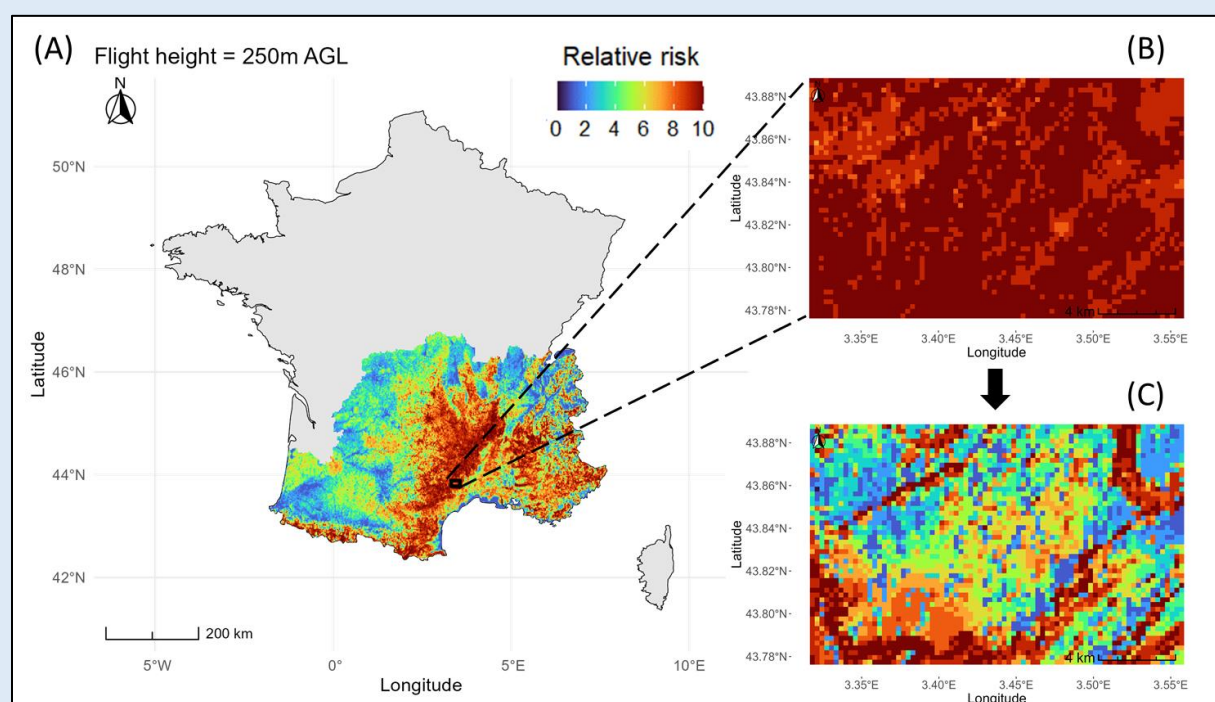


Figure 5.4 : Carte de prédiction du risque de collision générée pour une hauteur de vol inférieure ou égale à 250m AGL, à l'échelle de la France (A), avec un zoom (B) et (C) sur le même secteur que ceux des Figures 4.1.6 et 4.2.3 de la seconde partie de cette thèse. Le gradient de couleur est basé sur les quantiles à 10% des valeurs de la zone (A), c'est-à-dire que le risque relatif a été reclassé pour une meilleure visualisation : les 10% les plus bas correspondent aux zones où la probabilité est la plus faible, et les 10% les plus élevés aux zones où elle est la plus forte. Les nombres sur la barre colorée correspondent aux quantiles de 10%. La petite zone (B) est un zoom avec le même gradient de couleur que (A), montrant un risque élevé partout. Pour la même petite zone en (C), le gradient de couleur a été recalculé uniquement sur l'étendue de cette zone, montrant un contraste plus prononcé, permettant une meilleure visualisation des zones avec le risque relatif le plus faible, et ainsi aider aux choix des implantations des futures infrastructures aériennes.

V.2.3. L'outil développé et ses améliorations possibles

Les cartes de zones à risque de collision produites pour l'aigle royal et le vautour fauve à partir de la démarche élaborée dans la deuxième partie de cette thèse vont être mises à disposition sur un site internet actuellement en cours de développement. Ce site sera en accès libre, pour une consultation par les services de l'Etat, les bureaux d'études ou encore les opérateurs et aménageurs d'infrastructures aériennes. Ces cartes pourront servir d'outil d'aide à l'évitement, afin de sélectionner au mieux les secteurs où implanter des futures infrastructures aériennes en fonction de l'espèce de rapace la plus à risque localement. Un atelier avec les acteurs de la problématique est prévu pour réfléchir ensemble à l'ergonomie de ce site internet, ainsi qu'à la définition de tutoriels qui pourraient y être associés afin d'aider à sa prise en main. Par ailleurs, les cartes produites seront également

téléchargeables gratuitement, sous format raster accompagnées d'une licence, afin d'être utilisées par les acteurs de la problématique dans leurs logiciels de SIG.

Idéalement, les cartes de risque de collision devraient être accompagnées de cartes d'incertitude des prédictions du modèle. En effet, un modèle statistique n'étant jamais parfait, les prédictions issues d'un modèle peuvent être de moins bonne qualité dans certaines conditions, par manque de puissance statistique (i.e. localisations GPS insuffisantes pour certaines valeurs des paramètres environnementaux, pour lesquelles le modèle n'arrive alors pas à estimer correctement les coefficients de sélection d'habitats). Ces cartes d'incertitude permettraient de mettre en évidence les secteurs géographiques où les prédictions du modèle sont de moins bonne qualité, pouvant par exemple conduire à équiper de nouveaux individus de balises télémétriques dans ces secteurs afin que leurs données de suivis télémétriques puissent alimenter le modèle et améliorer sa qualité de prédiction, notamment si des implantations d'infrastructures aériennes y sont envisagées. Cependant, comme il n'existait pas de méthode statistique pour faire de la sélection d'habitats en trois dimensions et que nous avons dû en mettre une au point, ce développement méthodologique n'est pas encore complet. Pour générer les incertitudes du modèle en trois dimensions, il est nécessaire de passer par une procédure de « *bootstrap* », très chronophage car nécessitant des milliers d'itérations, et actuellement non aboutie. Cet aspect méthodologique serait à intégrer dans les améliorations qui pourraient être apportées à la méthode des « *step-selection function* » en 3D.

Cette procédure pourrait également être évolutive, en permettant une mise à jour automatique des cartes suite à l'intégration de nouvelles données télémétriques. Ces nouvelles données peuvent être issues de nouveaux individus équipés, par exemple dans des secteurs où les prédictions du modèle sont de moins bonne qualité. Cela peut aussi correspondre à un départ en erratisme des juvéniles de la dernière cohorte équipée, ou à des individus nouvellement cantonnés sur des territoires où aucun aigle n'avait encore été équipé. Cette procédure évolutive nécessiterait d'être automatisée, mais cela demanderait plusieurs étapes de programmation informatique afin de récupérer et préparer les nouvelles données télémétriques, les transférer sur les serveurs de calculs indispensables pour faire fonctionner les modèles de « *step-selection function* » en 3D, récupérer les résultats mis à jour et les vérifier avant leur transfert sur le site internet. Je n'ai pas abordé cette procédure au cours de cette thèse, par manque de temps et de compétences en programmation informatique.

Par ailleurs, actuellement les cartographies de risques sont présentées pour chaque espèce ou catégorie d'individus séparément, l'utilisateur devant faire lui-même l'analyse des secteurs présentant le risque relatif le plus faible pour toutes les espèces / catégories qu'il souhaite ou doit prendre en compte, selon les espèces à enjeux dans la zone concernée. Une amélioration ultérieure pourrait

consister à présenter des cartes de « risque agrégé », pour toutes les espèces à enjeux dans le secteur considéré. Cependant, nous pouvons nous interroger sur le poids à accorder, dans la création de ce risque agrégé, à chaque espèce / catégorie d'individus, en fonction de leurs statuts de conservation, de la viabilité locale des populations concernées, de la part des différentes catégories d'individus dans la dynamique de ces populations, mais également de leur vulnérabilité face aux obstacles aériens. Cette étape nécessiterait peut-être la mise en place préalable d'une étude de faisabilité grâce à des simulations de différents scénarios, et de leurs impacts sur la viabilité des populations des espèces à enjeux.

V.3. Conclusion

Ces travaux de thèse ont montré qu'il était possible, en prenant en compte que les grands rapaces se déplacent dans l'espace aérien, de prédire les zones où ils sont le plus susceptibles d'entrer en collision avec un obstacle tel que les éoliennes ou le réseau de transport d'électricité. De par leurs modes de déplacement mais aussi leurs spécificités démographiques, ces grands planeurs font partie des espèces à enjeux de conservation qui sont à considérer dans les études d'impacts préalables aux implantations d'infrastructures aériennes, mais également pour l'établissement de la planification dans les politiques publiques en faveur du développement des énergies renouvelables. La lutte contre le changement climatique ne doit pas se faire au détriment de la préservation de la biodiversité, mais au contraire en intégrant pleinement les problématiques pouvant conduire à une érosion de cette biodiversité. La démarche proposée ici a donc vocation à aider les décisionnaires, mais aussi les promoteurs et aménageurs, à mieux prendre en compte les questions de conservation et cohabitation avec les espèces de grands rapaces, qui partagent l'espace aérien avec les éoliennes et les réseaux électriques.

VI. Références



Relâché d'un aigle royal adulte après sa capture dans les Ecrins.
Crédits : Thierry Maillet - PNE

- Aben J, Signer J, Heiskanen J, *et al.* 2021. What you see is where you go: visibility influences movement decisions of a forest bird navigating a three-dimensional-structured matrix. *Biol Lett* **17**: 1–6.
- Aben J, Travis MJJ, Van Dyck H, and Vanwambeke SO. 2024. Integrating learning into animal range dynamics under rapid human-induced environmental change. *Ecology Letters* **27**: e14367.
- Alligand G, Hubert S, Legendre T, *et al.* 2018. Evaluation environnementale - Guide d'aide à la définition des mesures ERS. Commissariat Général au Développement Durable.
- Alonso JC, Gonzalez LM, Heredia B, and Gonzalez JL. 1987. Parental care and the transition to independence of Spanish Imperial Eagles *Aquila heliaca* in Doñana National Park, southwest Spain. *Ibis* **129**: 212–24.
- Anderson D, Arkumarev V, Bildstein K, *et al.* 2020. Practical guide to methods for attaching research devices to vultures and condors. *Vulture News* **78**: 1–72.
- Aschwanden J, Stark H, and Liechti F. 2024. Flight behaviour of red kites within their breeding area in relation to local weather variables: Conclusions with regard to wind turbine collision mitigation. *Journal of Applied Ecology* 1365-2664.14739.
- Assandri G, Bazzi G, Bermejo-Bermejo A, *et al.* 2024. Assessing exposure to wind turbines of a migratory raptor through its annual life cycle across continents. *Biological Conservation* **293**: 110592.
- Aupetit H. 2020. Les visiteurs du ciel - Guide de l'air pour l'homme volant. Flying Pages Europe.
- Baerwald EF, Edworthy J, Holder M, and Barclay RMR. 2009. A large scale mitigation experiment to reduce bat fatalities at wind energy facilities. *Journal of Wildlife Management* **73**: 1077–81.
- Balbontín J and Ferrer M. 2009. Movements of juvenile Bonelli's eagles *Aquila Fasciata* during dispersal. *Bird Study* **56**: 86–95.
- Ballester C, Dupont SM, Corbeau A, *et al.* 2024. A standardized protocol for assessing the performance of automatic detection systems used in onshore wind power plants to reduce avian mortality. *Journal of Environmental Management* **354**: 120437.
- Balmori-de La Puente A and Balmori A. 2023. Flight type and seasonal movements are important predictors for avian collisions in wind farms. *Birds* **4**: 85–100.
- Balotari-Chiebao F, Villers A, Ijäs A, *et al.* 2016. Post-fledging movements of white-tailed eagles: Conservation implications for wind-energy development. *Ambio* **45**: 831–40.
- Barrios L and Rodríguez A. 2004. Behavioural and environmental correlates of soaring-bird mortality at on-shore wind turbines. *Journal of Applied Ecology* **41**: 72–81.
- Barron DG, Brawn JD, and Weatherhead PJ. 2010. Meta-analysis of transmitter effects on avian behaviour and ecology. *Methods in Ecology and Evolution* **1**: 180–7.
- Bastos R, Pinhanços A, Santos M, *et al.* 2016. Evaluating the regional cumulative impact of wind farms on birds : how can spatially explicit dynamic modelling improve impact assessments and monitoring ? *Journal of Applied Ecology* **53**: 1330–40.
- Batbayar N, Yi K, Zhang J, *et al.* 2021. Combining tracking and remote sensing to identify critical year-round site, habitat use and migratory connectivity of a threatened waterbird species. *Remote Sensing* **13**: 1–16.
- Bedrosian BE, Domenech R, Shreading A, *et al.* 2018. Migration corridors of adult Golden Eagles originating in northwestern North America. *PLoS ONE* **13**: 1–11.
- Bellard C, Leclerc C, Leroy B, *et al.* 2014. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography* **23**: 1376–86.
- Bellebaum J, Korner-Nievergelt F, Dürr T, and Mammen U. 2013. Wind turbine fatalities approach a level of concern in a raptor population. *Journal for Nature Conservation* **21**: 394–400.
- Bernardino J, Bevanger K, Barrientos R, *et al.* 2018. Bird collisions with power lines: State of the art and priority areas for research. *Biological Conservation* **222**: 1–13.
- Bertelsmeier C, Luque GM, and Courchamp F. 2013. Increase in quantity and quality of suitable areas for invasive species as climate changes. *Conservation Biology* **27**: 1458–67.
- Beston JA, Diffendorfer JE, Loss SR, and Johnson DH. 2016. Prioritizing avian species for their risk of population-level consequences from wind energy development. *PLoS ONE* **11**: e0150813.
- Bildstein KL and Bird DM (Eds). 2007. Raptor research and management techniques. Surrey, B.C. ; Blaine, WI: Hancock House.
- Bodey TW, Cleasby IR, Bell F, *et al.* 2018. A phylogenetically controlled meta-analysis of biologging device effects on birds: Deleterious effects and a call for more standardized reporting of study data. *Methods in Ecology and Evolution* **9**: 946–55.
- Bohrer G, Brandes D, Mandel JT, *et al.* 2012. Estimating updraft velocity components over large spatial scales: Contrasting migration strategies of golden eagles and turkey vultures. *Ecology Letters* **15**: 96–103.
- Borner L, Viollat L, Ponchon C, *et al.* 2022. Domaines vitaux et sélection de l'habitat chez l'aigle de Bonelli en France. *Alauda* **90**: 15–28.

- Bouten W, Baaij EW, Shamoun-Baranes J, and Camphuysen KCJ. 2013. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal of Ornithology* **154**: 571–80.
- Braham M, Miller T, Duerr AE, *et al.* 2015. Home in the heat: dramatic seasonal variation in home range of desert golden eagles informs management for renewable energy development. *Biological Conservation* **186**: 225–32.
- Brandes D and Ombalski DW. 2004. Modeling raptor migration pathways using a fluid-flow analogy. *Journal of Raptor Research* **38**: 195–207.
- Bullock HE, Panter CT, and Miller TA. 2024. Conservation letter: raptor collisions in built environments. *Journal of Raptor Research* **58**.
- Burt WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* **24**: 346–52.
- Buskirk SW and Millsaugh JJ. 2006. Metrics for studies of resource selection. *Journal of Wildlife Management* **70**: 358–66.
- Bustamante J. 1993. Post-fledging dependence period and development of flight and hunting behaviour in the Red Kite *Milvus milvus*. *Bird Study* **40**: 181–8.
- Cadahía L, López-López P, Urios V, and Negro JJ. 2008. Estimating the onset of dispersal in endangered Bonelli's Eagles *Hieraetus fasciatus* tracked by satellite telemetry: a comparison between methods. *Ibis* **150**: 416–20.
- Caro T, Rowe Z, Berger J, *et al.* 2022. An inconvenient misconception : Climate change is not the principal driver of biodiversity loss. *Conservation Letters* 1–6.
- Carrete M, Sánchez-zapata JA, Benítez JR, *et al.* 2009. Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biological Conservation* **142**: 2954–61.
- Cervantes F, Murgatroyd M, Allan DG, *et al.* 2023. A utilization distribution for the global population of Cape Vultures (*Gyps coprotheres*) to guide wind energy development. *Ecological Applications* 1–19.
- Chambert T, Imberdis L, Bonet R, *et al.* 2020a. Suivi des populations d'Aigles royaux dans les Parcs Nationaux français, analyses et recommandations. Coopération OFB-CEFE.
- Chambert T, Imberdis L, Couloumy C, *et al.* 2020b. Density dependence in Golden Eagle *Aquila chrysaetos* fecundity better explained by individual adjustment than territory heterogeneity. *Ibis* **162**: 1312–23.
- Chantepie S, Teplitsky C, Pavard S, *et al.* 2016. Age-related variation and temporal patterns in the survival of a long-lived scavenger. *Oikos* **125**: 167–78.
- Chen K, Kross SM, Parkins K, *et al.* 2024. Heavy migration traffic and bad weather are a dangerous combination: Bird collisions in New York City. *Journal of Applied Ecology* **61**: 784–96.
- Chiang SN, Bloom PH, Bartuszevige AM, and Thomas SE. 2012. Home range and habitat use of Cooper's hawks in urban and natural areas. *Studies in Avian Biology* **45**: 1–16.
- Clobert J, Baguette M, Benton TG, and Bullock JM. 2012. Dispersal ecology and evolution. Oxford, New York: Oxford University Press.
- Cooke SJ, Hinch SG, Wikelski M, *et al.* 2004. Biotelemetry: A mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 334–43.
- Cooke SJ, Nguyen VM, Kessel ST, *et al.* 2017. Troubling issues at the frontier of animal tracking for conservation and management. *Conservation Biology* **31**: 1205–7.
- Corbeau A, Prudor A, Kato A, and Weimerskirch H. 2020. Development of flight and foraging behaviour in a juvenile seabird with extreme soaring capacities. *Journal of Animal Ecology* **89**: 20–8.
- Cowie RH, Bouchet P, and Fontaine B. 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews* **97**: 640–63.
- Cryan PM and Brown AC. 2007. Migration of bats past a remote island offers clues toward the problem of bat fatalities at wind turbines. *Biological Conservation* **139**: 1–11.
- Dahl EL, May R, Hoel PL, *et al.* 2013. White-tailed Eagles (*Haliaeetus albicilla*) at the Smøla wind-power plant, central Norway, lack behavioral flight responses to wind turbines. *Wildlife Society Bulletin* **37**: 66–74.
- Dale MRT and Fortin M-J. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Écoscience* **9**: 162–7.
- Davy CM, Ford AT, and Fraser KC. 2017. Aeroconservation for the fragmented skies. *Conservation Letters* **10**: 773–80.
- De Lucas M, Ferrer M, Bechard MJ, and Muñoz AR. 2012. Griffon vulture mortality at wind farms in southern Spain: Distribution of fatalities and active mitigation measures. *Biological Conservation* **7**: 184–9.
- Deardorff JW. 1970. Convective velocity and temperature scales for the unstable planetary boundary layer and for Rayleigh convection. *Journal of the Atmospheric Sciences* **27**: 1211–3.
- Delgado-González A, Cortés-Avizanda A, Serrano D, *et al.* 2022. Apex scavengers from different European populations converge at threatened savannah landscapes. *Sci Rep* **12**: 2500.

- Didham RK, Tylianakis JM, Hutchison MA, *et al.* 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 470–4.
- Diehl RH. 2013. The airspace is habitat. *Trends in Ecology & Evolution* **28**: 377–9.
- Diehl RH, Peterson AC, Bolus RT, and Johnson D. 2017. Extending the habitat concept to the airspace. In: Chilson PB, Frick WF, Kelly JF, Liechti F (Eds). *Aeroecology*. Springer.
- Dohm R, Jennelle CS, Garvin JC, and Drake D. 2019. A long-term assessment of raptor displacement at a wind farm. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1–6.
- Dokter AM, Baptist MJ, Ens BJ, *et al.* 2013. Bird radar validation in the field by time-referencing line-transect surveys. *PLoS ONE* **8**: e74129.
- Donazar JA and Ceballos O. 1990. Post-fledging dependence period and development of flight and foraging behaviour in the Egyptian vulture. *Ardea* **78**: 387–94.
- Drewitt AL and Langston RHW. 2006. Assessing the impacts of wind farms on birds. *Ibis* **148**: 29–42.
- Duchesne T, Fortin D, and Rivest LP. 2015. Equivalence between step selection functions and biased correlated random walks for statistical inference on animal movement. *PLoS ONE* **10**: 1–12.
- Duerr AE, Braham MA, Miller TA, *et al.* 2019. Roost- and perch-site selection by Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) in eastern North America. *The Wilson Journal of Ornithology* **131**: 310–28.
- Duerr AE, Miller TA, Lanzone M, *et al.* 2012. Testing an emerging paradigm in migration ecology shows surprising differences in efficiency between flight modes. *PLoS ONE* **7**: 1–7.
- Duerr AE, Miller TA, Lanzone M, *et al.* 2014. Flight response of slope-soaring birds to seasonal variation in thermal generation. *Functional Ecology* **29**: 779–90.
- Dulluri A and Rat D. 2019. The green-green dilemma: reconciling the conflict between renewable energy and biodiversity. *The Journal of Health, Environment, & Education* **11**: 6–15.
- Duriez O, Camiña-Cardenal A, Sassi Y, *et al.* 2024. Wind farms and griffon vultures: No evidence for habituation and coexistence, a reply to Farfán *et al.* *Global Ecology and Conservation* **51**: e02921.
- Duriez O, Kato A, Tromp C, *et al.* 2014. How cheap is soaring flight in raptors? A preliminary investigation in freely-flying vultures. *PLoS ONE* **9**: 1–8.
- Duriez O, Peron G, Gremillet D, *et al.* 2018. Migrating ospreys use thermal uplift over the open sea. *Biology Letters* **14**.
- Duriez O, Pilard P, Saulnier N, *et al.* 2022. Windfarm collisions in medium-sized raptors: even increasing populations can suffer strong demographic impacts. *Animal Conservation* 1–12.
- Eisaguirre JM, Auger-Méthé M, Barger CP, *et al.* 2019. Dynamic-parameter movement models reveal drivers of migratory pace in a soaring bird. *Frontiers in Ecology and Evolution* **7**: 1–14.
- Eisaguirre JM, Booms TL, Barger CP, *et al.* 2022. Demographic partitioning of dynamic energy subsidies revealed with an Ornstein–Uhlenbeck space use model. *Ecological Applications* **32**: 1–15.
- Ellis EC, Pascual U, and Mertz O. 2019. Ecosystem services and nature's contribution to people: negotiating diverse values and trade-offs in land systems. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **38**: 86–94.
- Engen S, Lande R, and Sæther B-E. 2013. A quantitative genetic model of *r* - and *K* -selection in a fluctuating population. *The American Naturalist* **181**: 725–36.
- Engler M and Krone O. 2022. Movement patterns of the White-tailed Sea Eagle (*Haliaeetus albicilla*): post-fledging behaviour, natal dispersal onset and the role of the natal environment. *Ibis* **164**: 188–201.
- Espmark Y. 1971. Mother-young relationship and ontogeny of behaviour in reindeer (*Rangifer tarandus* L.). *Ethology* **29**: 42–81.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**: 487–515.
- Fair JEP, Jones J, and Bies L (Eds). 2023. Guidelines to the use of wild birds in research. Washington, D.C.: Ornithological Council.
- Ferrer M. 1992. Regulation of the period of postfledging dependance in the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*. *Ibis* **134**: 128–33.
- Ferrer M, De Lucas M, Janss GFE, *et al.* 2012. Weak relationship between risk assessment studies and recorded mortality in wind farms. *Journal of Applied Ecology* **49**: 38–46.
- Fielding AH, Anderson D, Benn S, *et al.* 2021. Responses of dispersing GPS-tagged golden eagles (*Aquila chrysaetos*) to multiple wind farms across Scotland. *Ibis*.
- Fluhr J, Benhamou S, Peyrusque D, and Duriez O. 2021. Space use and time budget in two populations of griffon vultures in contrasting landscapes. *Journal of Raptor Research* **55**.

- Forsman ED, Sovern SG, Taylor M, and Biswell BL. 2015. Home range and habitat selection by northern spotted owls on the eastern slope of the Cascade Mountains, Washington. *Journal of Raptor Research* **49**: 109–28.
- Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, *et al.* 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* **86**: 1320–30.
- Frankish CK, Manica A, Clay TA, *et al.* 2022. Ontogeny of movement patterns and habitat selection in juvenile albatrosses. *Oikos* 1–12.
- Frick WF, Baerwald EF, Pollock JF, *et al.* 2017. Fatalities at wind turbines may threaten population viability of a migratory bat. *Biological Conservation* **209**: 172–7.
- Fridolfsson A-K and Ellegren H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* **30**: 116–21.
- García V, Iglesias-Lebrija JJ, and Moreno-Opo R. 2021. Null effects of the Garcelon harnessing method and transmitter type on soaring raptors. *Ibis* **163**: 899–912.
- García-Macía J, Álvarez E, Galán M, *et al.* 2024. Age, season and sex influence juvenile dispersal in the Iberian cinereous vultures (*Aegypius monachus*). *J Ornithol* **165**: 325–35.
- Garcia-Macia J, Lopez-Poveda G, De La Puente J, *et al.* 2022. The variability of juvenile dispersal in an opportunistic raptor. *Current Zoology*.
- Garshelis D. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection and preference. In: Boitani L, Fuller TK (Eds). *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. New York: Columbia University Press.
- Garvin JC, Jennelle CS, Drake D, and Grodsky SM. 2011. Response of raptors to a windfarm. *Journal of Applied Ecology* **48**: 199–209.
- Gauld JG, Silva JP, Atkinson PW, *et al.* 2022. Hotspots in the grid : Avian sensitivity and vulnerability to collision risk from energy infrastructure interactions in Europe and North Africa. *Journal of Applied Ecology* **59**: 1496–512.
- Gaultier SP, Marx G, and Roux D. 2019. Éoliennes et biodiversité : synthèse des connaissances sur les impacts et les moyens de les atténuer. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage - Ligue pour la Protection des Oiseaux.
- Geen GR, Robinson RA, and Baillie SR. 2019. Effects of tracking devices on individual birds – a review of the evidence. *Journal of Avian Biology* **50**: jav.01823.
- GIEC. 2013. Changements climatiques 2013 : Les éléments scientifiques. Contribution du Groupe de travail I au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. IPCC.
- GIEC. 2014. Changements climatiques 2014 : L'atténuation du changement climatique. Contribution du Groupe de travail III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. IPCC.
- GIEC. 2021. Changement climatique 2021 : les bases scientifiques physiques. Contribution du Groupe de travail I au sixième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. IPCC.
- Gómez J, Michelson CI, Bradley DW, *et al.* 2014. Effects of geolocators on reproductive performance and annual return rates of a migratory songbird. *J Ornithol* **155**: 37–44.
- Gould LA, Manning AD, McGinness HM, and Hansen BD. 2024. A review of electronic devices for tracking small and medium migratory shorebirds. *Anim Biotelemetry* **12**: 11.
- Gschweng M, Kalko EKV, Querner U, *et al.* 2008. All across Africa: Highly individual migration routes of Eleonora's falcon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**: 2887–96.
- Guisan A and Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**: 993–1009.
- GWEC. 2023. Global wind report 2023. Global Wind Energy Council.
- Hanssen F, May R, and Nygård T. 2020. High-resolution modeling of uplift landscapes can inform micro-siting of wind turbines for soaring raptors. *Environmental Management*.
- Harel R, Duriez O, Spiegel O, *et al.* 2016a. Decision-making by a soaring bird: Time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **371**.
- Harel R, Horvitz N, and Nathan R. 2016b. Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. *Scientific Reports* **6**: 1–8.

- Harel R, Spiegel O, Getz WM, and Nathan R. 2017. Social foraging and individual consistency in following behaviour: testing the information centre hypothesis in free-ranging vultures. *Proc R Soc B* **284**: 20162654.
- Hayes MA. 2013. Bats killed in large numbers at United States wind energy facilities. *BioScience* **63**: 975–9.
- Hayes MA, Hooton LA, Gilland KL, *et al.* 2019. A smart curtailment approach for reducing bat fatalities and curtailment time at wind energy facilities. *Ecological Applications* **29**.
- Hemery A, Duriez O, Itty C, *et al.* 2024. Using juvenile movements as a proxy for adult habitat and space use in long-lived territorial species: a case study on the golden eagle. *Journal of Avian Biology* **2024**: e03212.
- Hemery A, Mugnier-Lavorel L, Itty C, *et al.* 2023. Timing of departure from natal areas by golden eagles is not constrained by acquisition of flight skills. *Journal of Avian Biology* **2023**: 1–13.
- Hirzel AH, Le Lay G, Helfer V, *et al.* 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* **199**: 142–52.
- Hobson RD. 1972. Surface roughness in topography: quantitative approach. In: Chorley RJ (Ed). *Spatial analysis in geomorphology*. New York, New York, USA: Harper and Row.
- Hoover SL and Morrison ML. 2005. Behavior of red-tailed hawks in a wind turbine development. *Journal of Wildlife Management* **69**: 150–9.
- Horvitz N, Sapir N, Liechti F, *et al.* 2014. The gliding speed of migrating birds: Slow and safe or fast and risky? *Ecology Letters* **17**: 670–9.
- Houstin A, Zitterbart DP, Winterl A, *et al.* 2022. Biologging of emperor penguins – attachment techniques and associated deployment performance. *PLoS ONE* 1–21.
- Hubert S and Morandeau D. 2013. Lignes directrices nationales sur la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur les milieux naturels. Commissariat général au développement durable (CGDD) du Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie (MEDDE).
- IEA. 2023. Net zero roadmap: a global pathway to keep the 1.5 °C goal in reach. International Energy Agency.
- Inglada J, Vincent A, Arias M, *et al.* 2017. Operational high resolution land cover map production at the country scale using satellite image time series. *Remote Sensing* **9**: 95.
- IPBES. 2019. Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany: IPBES secretariat.
- Issa N and Muller Y. 2015. Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale. Delachaux & Niestlé.
- Jenni-Eiermann S and Srygley RB. 2017. Physiological aeroecology: anatomical and physiological adaptations for flight. In: Chilson PB, Frick WF, Kelly JF, Liechti F (Eds). *Aeroecology*. Springer.
- Karabanina E, Lansink GMJ, Ponnikas S, and Kvist L. 2024. A renewed glance at the Palearctic golden eagle: Genetic variation in space and time. *Ecology and Evolution* **14**: e11109.
- Katzner TE, Brandes D, Miller T, *et al.* 2012. Topography drives migratory flight altitude of golden eagles: Implications for on-shore wind energy development. *Journal of Applied Ecology* **49**: 1178–86.
- Katzner TE, Kochert MN, Steenhof K, *et al.* 2020. Golden eagle (*Aquila chrysaetos*), ver. 2.0. In: Rodewald PG, Keeney BK (Eds). *Birds of the World*. Ithaca, NY, USA: Cornell Lab of Ornithology.
- Katzner TE, Nelson DM, Diffendorfer JE, *et al.* 2019. Wind energy: An ecological challenge. *Science* **366**: 1206 LP – 1207.
- Katzner TE and Young GS. 2024. A heuristic method to evaluate consequences for flight control and stability induced by attachment of biologging devices to birds and bats. *Methods Ecol Evol* 2041-210X.14400.
- Kays R, Davidson SC, Berger M, *et al.* 2021. The Movebank system for studying global animal movement and demography. *Methods in Ecology and Evolution* 1–13.
- Kenward RE. 2001. *A manual for wildlife radio tagging*. Academic Press.
- Kernohan BJ, Gitzen RA, and Millspaugh JJ. 2001. Analysis of animal space use and movements. In: Millspaugh JJ, Marzluff JM (Eds). *Radio tracking animal populations*. San Diego, CA: Academic Press.
- Kie JG, Matthiopoulos J, Fieberg J, *et al.* 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 2221–31.
- Kölzsch A, Flack A, Müskens GJDM, *et al.* 2020. Goose parents lead migration V. *Journal of Avian Biology* **51**: 1–8.
- Krausman PR and Cain JW. 2022. *Wildlife management and conservation: contemporary principles and practices*. Oxford: Johns Hopkins University Press.
- Krüger SC, Simmons RE, and Amar A. 2015. Anthropogenic activities influence the abandonment of bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) territories in southern Africa. *The Condor* **117**: 94–107.

- Laignel J, Delzons O, Padilla B, *et al.* 2021. Outils d’Evaluation de la biodiversité en contexte d’Infrastructure Linéaires (OEIL) – Contexte et approches expérimentales méthodologiques et techniques,. Paris: UMS2006 PATRINAT, Muséum national d’Histoire naturelle.
- Lambertucci SA, Shepard ELC, and Wilson RP. 2015. Human-wildlife conflicts in a crowded airspace. *Scientific Reports* **348**: 502–4.
- Larue B, Côté SD, St-Laurent MH, *et al.* 2018. Natal habitat preference induction in large mammals—Like mother, like child? *Ecology and Evolution* **8**: 12629–40.
- LeBeau CW, Nielson RM, Hallingstad EC, and Young DP. 2015. Daytime habitat selection by resident Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) in southern Idaho, U.S.A. *Journal of Raptor Research* **49**: 29–42.
- Lebreton J-D and Clobert J. 1991. Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. In: Perrins CM, Lebreton J-D, Hiron GJM (Eds). *Bird population studies*. Oxford University Press Oxford.
- Legagneux P, Casajus N, Cazelles K, *et al.* 2018. Our house is burning: discrepancy in climate change vs. biodiversity coverage in the media as compared to scientific literature. *Front Ecol Evol* **5**: 175.
- Lehnert LS, Kramer-Schadt S, Schönborn S, *et al.* 2014. Wind farm facilities in Germany kill noctule bats from near and far. *PLoS ONE* **9**: e103106.
- Leu M, Hanser SE, and Knick ST. 2008. The human footprint in the west: a large-scale analysis of anthropogenic impacts. *Ecological Applications* **18**: 1119–39.
- Liechti F, Witvliet W, Weber R, and Bächler E. 2013. First evidence of a 200-day non-stop flight in a bird. *Nat Commun* **4**: 2554.
- Lislevand T and Hahn S. 2013. Effects of geolocator deployment by using flexible leg-loop harnesses in a small wader.
- Lloyd JD, Butryn R, Pearman-Gillman S, and Allison TD. 2023. Seasonal patterns of bird and bat collision fatalities at wind turbines. *PLoS ONE* **18**: e0284778.
- Longarini A, Duriez O, Shepard E, *et al.* 2023. Effect of harness design for tag attachment on the flight performance of five soaring species. *Movement Ecology* **11**: 1–13.
- Lopez-Lopez P, Gil JA, and Alcantara M. 2014. Post-fledging dependence period and onset of natal dispersal in bearded vultures (*Gypaetus barbatus*): new insights from GPS satellite telemetry. *Journal of Raptor Research* **48**: 173–82.
- Loss SR, Will T, and Marra PP. 2013. Estimates of bird collision mortality at wind facilities in the contiguous United States. *Biological Conservation* **168**: 201–9.
- Loss SR, Will T, and Marra PP. 2014. Refining estimates of bird collision and electrocution mortality at power lines in the United States. *PLoS ONE* **9**: 26–8.
- Lovette IJ and Fitzpatrick JW (Eds). 2016. *Handbook of bird biology - The Cornell Lab of Ornithology*. Hoboken, NJ, USA: Wiley.
- Lucken A, Bellavista G, and Rault P. 2023. Leviers de prise en compte de la biodiversité dans le développement des énergies renouvelables - Cahier 1 : synthèse de l’étude. Office Français de la Biodiversité.
- Manly BF, McDonald L, Thomas DL, *et al.* 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Margalida A, Jimenez J, Martínez JM, *et al.* 2020. An assessment of population size and demographic drivers of the Bearded Vulture using integrated population models. *Ecological Monographs* **1–17**.
- Marques AT, Batalha H, Rodrigues S, *et al.* 2014. Understanding bird collisions at wind farms: An updated review on the causes and possible mitigation strategies. *Biological Conservation* **179**: 40–52.
- Marques AT, Santos CD, Hanssen F, *et al.* 2020. Wind turbines cause functional habitat loss for migratory soaring birds. *Journal of Animal Ecology* **89**: 93–103.
- Martens B. 2021. Thermal flying - for paraglider and hang glider pilots. Flying Pages Europe.
- Marx G. 2017. Le parc éolien français et ses impacts sur l’avifaune - Etude des suivis de mortalité réalisés en France de 1997 à 2015. Ligue pour la Protection des Oiseaux.
- Marx G. 2022. Centrales photovoltaïques et biodiversité : synthèse des connaissances sur les impacts et les moyens de les atténuer. Ligue pour la Protection des Oiseaux.
- Marzluff JM, Knick ST, Vekasy MS, *et al.* 1997. Spatial use and habitat selection of golden eagles in Southwestern Idaho. *The Auk* **114**: 673–87.
- May R, Masden EA, Bennet F, and Perron M. 2019. Considerations for upscaling individual effects of wind energy development towards population-level impacts on wildlife. *Journal of Environmental Management* **230**: 84–93.
- May R, Reitan O, Bevanger K, *et al.* 2015. Mitigating wind-turbine induced avian mortality: Sensory, aerodynamic and cognitive constraints and options. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* **42**: 170–81.

- Mayor SJ, Schneider DC, Schaefer JA, and Mahoney SP. 2009. Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* **16**: 238–47.
- McClure CJW, Martinson L, and Allison TD. 2018. Automated monitoring for birds in flight: Proof of concept with eagles at a wind power facility. *Biological Conservation* **224**: 26–33.
- McDonald RI, Fargione J, Kiesecker J, *et al.* 2009. Energy sprawl or energy efficiency: climate policy impacts on natural habitat for the United States of America. *PLoS ONE* **4**: e6802.
- McGrady MJ, Ross S, AlJahdhami MH, and Meyburg B-U. 2024. Characterising ecological resource utilization by the endangered Egyptian vulture in Oman to better manage and mitigate electrocution risk. *Journal for Nature Conservation* **78**: 1–10.
- Meacham M, Norström AV, Peterson GD, *et al.* 2022. Advancing research on ecosystem service bundles for comparative assessments and synthesis. *Ecosystems and People* **18**: 99–111.
- Mendelssohn H and Leshem Y. 1983. Observations on reproduction and growth of Old World vultures. In: Wilbur SR, Jackson JA (Eds). *Vulture biology and management*. Berkeley: University of California Press.
- Ménégoz P-P and Jacques A. 2021. *Le manuel du vol libre*. Flying Pages Europe.
- Miller TA, Brooks RP, Lanzone M, *et al.* 2014. Assessing risk to birds from industrial wind energy development via paired resource selection models. *Conservation Biology* **28**: 745–55.
- Millon L. 2022. *Fauna responses to infrastructure projects and offset measures: a case study with onshore wind energy*. Paris, France: MNHN.
- Mizrahy-Rewald O, Winkler N, Amann F, *et al.* 2023. The impact of shape and attachment position of biologging devices in northern bald ibises. *Animal Biotelemetry* **11**: 1–15.
- MNHN and OFB (Eds). 2024. Fiche de *Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1758). *Inventaire national du patrimoine naturel (INPN)*.
- Monsarrat S, Benhamou S, Sarrazin F, *et al.* 2013. How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? *PLoS ONE* **8**: 1–11.
- Monzón JD and Friedenberg NA. 2018. Metrics of population status for long-lived territorial birds: A case study of golden eagle demography. *Biological Conservation* **220**: 280–9.
- Monzón JD and Friedenberg NA. 2023. Toward rapid population assessment for raptor conservation: subadults, floaters, strawmen, and context. A response to Hunt and Law. *Journal of Raptor Research* **57**: 498–501.
- Morant J, Arrondo E, Sánchez-Zapata JA, *et al.* 2024. Fine-scale collision risk mapping and validation with long-term mortality data reveal current and future wind energy development impact on sensitive species. *Environmental Impact Assessment Review* **104**: 1–12.
- Morrison ML, Marcot BG, and Mannan RW. 2006. *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. Washington, DC: Island Press.
- Morrison JL and Wood PB. 2009. Broadening our approaches to studying dispersal in raptors. *Journal of Raptor Research* **43**: 81–9.
- MTE. 2020. *Stratégie française pour l'énergie et le climat - Programmation Pluriannuelle de l'Energie - 2019-2023 2024-2028*. Ministère de la Transition Ecologique.
- MTE. 2022. *Plan d'action pour prévenir l'introduction et la propagation des espèces exotiques envahissantes*. Ministère de la Transition Ecologique.
- Muñiz-López R, Limiana R, Cortés GD, and Urios V. 2012. Movements of harpy eagles *Harpia harpyja* during their first two years after hatching. *Bird Study* **59**: 509–14.
- Murgatroyd M, Bouten W, and Amar A. 2021. A predictive model for improving placement of wind turbines to minimise collision risk potential for a large soaring raptor. *Journal of Applied Ecology* **58**: 857–68.
- Muriel R, Morandini V, Ferrer M, *et al.* 2016. Juvenile dispersal behaviour and conspecific attraction: An alternative approach with translocated Spanish imperial eagles. *Animal Behaviour* **116**: 17–29.
- Nebel C, Gamauf A, Haring E, *et al.* 2015. Mitochondrial DNA analysis reveals Holarctic homogeneity and a distinct Mediterranean lineage in the Golden eagle (*Aquila chrysaetos*). *Biological Journal of the Linnean Society* **116**: 328–40.
- Nebel C, Gamauf A, Haring E, *et al.* 2019. New insights into population structure of the European Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) revealed by microsatellite analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* **116**: 1–21.
- Nebel C, Stjernberg T, Tikkanen H, and Laaksonen T. 2024. Reduced survival in a soaring bird breeding in wind turbine proximity along the northern Baltic Sea coast. *Biological Conservation* **294**: 110604.
- Newton I. 1979. *Population ecology of raptors*. London.
- Nolte EG, Bart J, Pauli BP, *et al.* 2016. Detectability of migrating raptors and its effect on bias and precision of trend estimates. *ACE* **11**: art9.
- Northrup JM and Wittemyer G. 2013. Characterising the impacts of emerging energy development on wildlife, with an eye towards mitigation. *Ecology Letters* **16**: 112–25.

- Nourani E, Bohrer G, Becciu P, *et al.* 2021. The interplay of wind and uplift facilitates over-water flight in facultative soaring birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **288**.
- ONB. 2018. Menaces sur le vivant : quand la nature ne peut plus suivre.
- ONB. 2021. Biodiversité en crise : il est urgent d'amplifier les actions.
- Orgeret F, Gruebler MU, Scherler P, *et al.* 2023. Shift in habitat selection during natal dispersal in a long-lived raptor species. *Ecography* 1–13.
- Parmesan C and Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37–42.
- Pennycuik CBT-TES. 2008. Modelling the flying bird. (Elsevier, Ed). Amsterdam: Academic Press.
- Penteriani V and Delgado MM. 2009. Thoughts on natal dispersal. *Journal of Raptor Research* **43**: 90–8.
- Penteriani V, Ferrer M, and Delgado MM. 2011. Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: Towards an understanding of nonbreeders in avian populations. *Animal Conservation* **14**: 233–41.
- Penteriani V, Otalora F, and Ferrer M. 2005. Floater survival affects population persistence. The role of prey availability and environmental stochasticity. *Oikos* **108**: 523–34.
- Péron G, Calabrese JM, Duriez O, *et al.* 2020. The challenges of estimating the distribution of flight heights from telemetry or altimetry data. *Animal Biotelemetry* **8**: 1–13.
- Péron G, Fleming CH, Duriez O, *et al.* 2017. The energy landscape predicts flight height and wind turbine collision hazard in three species of large soaring raptor. *Journal of Applied Ecology* **54**: 1895–906.
- Poessel SA, Brandt J, Mendenhall L, *et al.* 2018. Flight response to spatial and temporal correlates informs risk from wind turbines to the California condor. *The Condor* **120**: 330–42.
- Poessel SA, Woodbridge B, Smith BW, *et al.* 2022. Interpreting long-distance movements of non-migratory golden eagles : Prospecting and nomadism ? *Ecosphere* 1–17.
- Poli CL, Meyer KD, Darby PC, *et al.* 2024. Foray movements are common and vary with natal habitat for a highly mobile bird. *Ecology and Evolution* **14**: e11096.
- Pörtner, H.O., Scholes, R.J., Agard, J., Archer, E., Arneth, A., Bai, X., Barnes, D., Burrows, M., Chan, L., Cheung, W.L., Diamond, S., Donatti, C., Duarte, C., Eisenhauer, N., Foden, W., Gasalla, M. A., Handa, C., Hickler, T., Hoegh-Guldberg, O., Ichii, K., Jacob, U., Insarov, G., Kiessling, W., Leadley, P., Leemans, R., Levin, L., Lim, M., Maharaj, S., Managi, S., Marquet, P. A., *et al.* 2021. IPBES-IPCC co-sponsored workshop report on biodiversity and climate change. IPBES and IPCC.
- Portugal SJ and White CR. 2018. Miniaturization of biologgers is not alleviating the 5% rule. *Methods Ecol Evol* **9**: 1662–6.
- Portugal SJ and White CR. 2021. Externally attached biologgers cause compensatory body mass loss in birds. *Methods in Ecology and Evolution* 1–9.
- Powell RA. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Boitani L, Fuller TK (Eds). Research technologies in animal ecology—controversies and consequences. New York, NY: Columbia University Press.
- Quétier F and Lavorel S. 2011. Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: Key issues and solutions. *Biological Conservation* **144**: 2991–9.
- Ramos RF, Silva JP, Carrapato C, *et al.* 2019. Spatial behaviour of Spanish imperial eagle *Aquila adalberti* juveniles during the dependence period revealed by high-resolution GPS tracking data. *Journal of Ornithology* **160**: 463–72.
- Reid T, Krüger S, Whitfield DP, and Amar A. 2015. Using spatial analyses of bearded vulture movements in southern Africa to inform wind turbine placement. *Journal of Applied Ecology* **52**: 881–92.
- Ricau B and Decorde V. 2009. L'Aigle royal, biologie, histoire et conservation, situation dans le Massif Central. Mèze: Biotope - Collection Parthénopé.
- Richards D and Lavorel S. 2023. Niche theory improves understanding of associations between ecosystem services. *One Earth* **6**: 811–23.
- Rigal S, Dakos V, Alonso H, *et al.* 2023. Farmland practices are driving bird population decline across Europe. *Proc Natl Acad Sci USA* **120**: e2216573120.
- Ronce O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **38**: 231–53.
- Ross-Smith VH, Thaxter CB, Masden EA, *et al.* 2016. Modelling flight heights of lesser black-backed gulls and great skuas from GPS: a Bayesian approach. *Journal of Applied Ecology* **53**: 1676–85.
- Rotics S, Kaatz M, Resheff YS, *et al.* 2016. The challenges of the first migration: movement and behaviour of juvenile vs. adult white storks with insights regarding juvenile mortality. *Journal of Animal Ecology* **85**: 938–47.

- Raux G, Lumineau S, and De Margerie E. 2020. The development of flight behaviours in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **287**.
- Sæther B, Grøtan V, Engen S, *et al.* 2016. Demographic routes to variability and regulation in bird populations. *Nature Communications* **7**: 1–8.
- Sandhu R, Tripp C, Quon E, *et al.* 2022. Stochastic agent-based model for predicting turbine-scale raptor movements during updraft-subsidized directional flights. *Ecological Modelling* **466**.
- Santos CD, Hanssen F, Muñoz AR, *et al.* 2017. Match between soaring modes of black kites and the fine-scale distribution of updrafts. *Scientific Reports* **7**: 1–10.
- Sappington JM, Longshore KM, and Thompson DB. 2007. Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using bighorn sheep in the Mojave Desert. *Journal of Wildlife Management* **71**: 1419–26.
- Saraux C, Le Bohec C, Durant JM, *et al.* 2011. Reliability of flipper-banded penguins as indicators of climate change. *Nature* **469**: 203–6.
- Scandolara C, Rubolini D, Ambrosini R, *et al.* 2014. Impact of miniaturized geolocators on barn swallow *Hirundo rustica* fitness traits. *Journal of Avian Biology* **45**: 417–23.
- Schaub T, Klaassen RHG, Bouten W, *et al.* 2020. Collision risk of Montagu's harriers *Circus pygargus* with wind turbines derived from high-resolution GPS tracking. *Ibis* **162**: 520–34.
- Serratos J, Oppel S, Rotics S, *et al.* 2024. Tracking data highlight the importance of human-induced mortality for large migratory birds at a flyway scale. *Biological Conservation* **293**: 110525.
- Setash CM, Behney AC, Gammonley JH, *et al.* 2024. Can waterfowl buffer the mortality risk induced by GPS tags? A cautionary tale for applied inference across species. *Anim Biotelemetry* **12**: 26.
- Shamoun-Baranes J, Bouten W, Van Loon EE, *et al.* 2016. Flap or soar ? How a flight generalist responds to its aerial environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **371**.
- Shamoun-Baranes J, Liechti F, and Vansteelant WMG. 2017a. Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migrating birds. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* **203**: 509–29.
- Shamoun-Baranes J, Liechti O, Yom-Tov Y, and Leshem Y. 2003. Using a convection model to predict altitudes of white stork migration over central Israel. *Boundary Layer Meteorology* **107**: 673–81.
- Shamoun-Baranes J, Van Gasteren H, and Ross-Smith V. 2017b. Sharing the Atmosphere: Conflicts and Potential Solutions. In: Chilson PB, Frick WF, Kelly JF, Liechti F (Eds). *Aeroecology*. Cham: Springer International Publishing.
- Shannon HD, Young GS, Yates MA, *et al.* 2002. Measurements of thermal updraft intensity over complex terrain using American white pelicans and a simple boundary-layer forecast model. *Boundary-Layer Meteorology* **104**: 167–99.
- Sharma N, Anglister N, Spiegel O, and Pinter-Wollman N. 2023. Social situations differ in their contribution to population-level social structure in griffon vultures. *Ecology and Evolution* **13**: e10139.
- Shepard ELC. 2022. Energy economy in flight. *Current Biology* **32**: 3–6.
- Shepard ELC, Ross AN, and Portugal SJ. 2016. Moving in a moving medium: New perspectives on flight. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **371**.
- Silvy NJ (Ed). 2020. *The wildlife techniques manual*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Singh NJ, Moss E, Hipkiss T, *et al.* 2016. Habitat selection by adult golden eagles *Aquila chrysaetos* during the breeding season and implications for wind farm establishment. *Bird Study* **63**: 233–40.
- Smallwood KS. 2013. Comparing bird and bat fatality-rate estimates among North American wind-energy projects. *Wildlife Society Bulletin* **37**: 19–33.
- Smallwood KS and Bell DA. 2020. Effects of wind turbine curtailment on bird and bat fatalities. *J Wildl Manag* **84**: 685–96.
- Smith JA and Dwyer JF. 2016. Avian interactions with renewable energy infrastructure: An update. *The Condor* **118**: 411–23.
- Soulsbury CD, Gray HE, Smith LM, *et al.* 2020. The welfare and ethics of research involving wild animals: A primer. *Methods Ecol Evol* **11**: 1164–81.
- Soutullo A, Urios V, and Ferrer M. 2006a. Post-fledging behaviour in Golden Eagles *Aquila chrysaetos*: onset of juvenile dispersal and progressive distancing from the nest. *Ibis* **148**: 307–12.
- Soutullo A, Urios V, Ferrer M, and López-López P. 2008. Habitat use by juvenile golden eagles *Aquila chrysaetos* in Spain. *Bird Study* **55**: 236–40.
- Soutullo A, Urios V, Ferrer M, and Peñarrubia SG. 2006b. Dispersal of Golden Eagles *Aquila chrysaetos* during their first year of life. *Bird Study* **53**: 258–64.

- Spaar R. 1997. Flight strategies of migrating raptors; a comparative study of interspecific variation in flight characteristics. *Ibis* **139**: 523–35.
- Stearns SC. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press.
- Straka TM, Fritze M, and Voigt CC. 2020. The human dimensions of a green-green dilemma: lessons learned from the wind energy-wildlife conflict in Germany. *Energy Reports* **6**: 1768–77.
- Stull RB. 1988. An introduction to boundary layer meteorology. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic.
- Tack JD, Noon BR, Bowen ZH, *et al.* 2017. No substitute for survival: Perturbation analyses using a Golden Eagle population model reveal limits to managing for take. *Journal of Raptor Research* **51**: 258–72.
- Tack JD, Noon BR, Bowen ZH, and Fedy BC. 2020. Ecosystem processes, land cover, climate, and human settlement shape dynamic distributions for Golden Eagle across the western US. *Animal Conservation* **23**: 72–82.
- Taylor PD, Crewe TL, Mackenzie SA, *et al.* 2017. The Motus Wildlife Tracking System: a collaborative research network to enhance the understanding of wildlife movement. *ACE* **12**: art8.
- Thaxter CB, Buchanan GM, Carr J, *et al.* 2017. Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**: 1–10.
- Thiollay JM. 1994. Family accipitridae (hawks and eagles). In: Hoyo J del, Elliott A, Sargatal J (Eds). Handbook of the birds of the world. Barcelona: Lynx Edicion.
- Thurfjell H, Ciuti S, and Boyce MS. 2014. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology* **2**: 1–12.
- Tikkanen H, Rytkönen S, Karlin OP, *et al.* 2018. Modelling golden eagle habitat selection and flight activity in their home ranges for safer wind farm planning. *Environmental Impact Assessment Review* **71**: 120–31.
- Treep J, Bohrer G, Shamoun-Baranes J, *et al.* 2016. Using high-resolution GPS tracking data of bird flight for meteorological observations. *Bulletin of the American Meteorological Society* **97**: 951–61.
- Tréhin C, Duriez O, Sarrazin F, *et al.* 2024. Long-distance post-release movements challenge the metapopulation restoration of Bearded Vultures. *Ecosphere* **15**: e4856.
- Turchin P. 1998. Quantitative analysis of animal movement. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- UNFCCC. 2015. The Paris Agreement. Technical report United Nations Framework Convention on Climate Change. United Nations Framework Convention on Climate Change.
- Vermard Y and Ulrich C. 2024. Bilan 2023 du statut des ressources halieutiques débarquées par la pêche française hexagonale en 2022. IFREMER.
- Vignali S, Lörcher F, Hegglin D, *et al.* 2021. Modelling the habitat selection of the bearded vulture to predict areas of potential conflict with wind energy development in the Swiss Alps. *Global Ecology and Conservation* **25**.
- Vignali S, Lörcher F, Hegglin D, *et al.* 2022. A predictive flight-altitude model for avoiding future conflicts between an emblematic raptor and wind energy development in the Swiss Alps, Dryad, Dataset. *Royal Society Open Science* **9**.
- Voigt CC, Bernard E, Huang JC-C, *et al.* 2024. Toward solving the global green-green dilemma between wind energy production and bat conservation. *BioScience* **1**–13.
- Voigt CC, Popa-Lisseanu AG, Niermann I, and Kramer-Schadt S. 2012. The catchment area of wind farms for European bats: A plea for international regulations. *Biological Conservation* **153**: 80–6.
- Voigt CC, Straka TM, and Fritze M. 2019. Producing wind energy at the cost of biodiversity: A stakeholder view on a green-green dilemma. *Journal of Renewable and Sustainable Energy* **11**: 063303.
- Watson J. 2010. The Golden Eagle. London: T. and A.D. Poyser.
- Watson JW, Duff AA, and Davies R. 2014. Home range and resource selection by GPS-monitored adult Golden Eagles in the Columbia plateau ecoregion: implications for wind power development. *Journal of Wildlife Management* **78**: 1012–21.
- Watson RT, Kolar PS, Ferrer M, *et al.* 2018. Raptor interactions with wind energy: case studies from around the world. *Journal of Raptor Research* **52**: 1–18.
- Weiser EL, Lancot RB, Brown SC, *et al.* 2016. Effects of geolocators on hatching success, return rates, breeding movements, and change in body mass in 16 species of Arctic-breeding shorebirds. *Mov Ecol* **4**: 12.
- Weston E. 2014. Juvenile dispersal behaviour in the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) (PhD). University of Aberdeen.
- Weston ED, Whitfield DP, Travis JMJ, and Lambin X. 2013a. When do young birds disperse? Tests from studies of Golden Eagles in Scotland. *BMC Ecology* **13**: 1–12.
- Weston ED, Whitfield DP, Travis JM, and Lambin X. 2013b. When do young birds disperse? Tests from studies of golden eagles in Scotland. *BMC Ecology* **13**: 42.

-
- Weston ED, Whitfield DP, Travis JMJ, and Lambin X. 2017. The contribution of flight capability to the post-fledging dependence period of golden eagles. *Journal of Avian Biology* **49**: 1–11.
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**: 385–97.
- Williams HJ, Duriez O, Holton MD, *et al.* 2018. Vultures respond to challenges of near-ground thermal soaring by varying bank angle. *Journal of Experimental Biology*.
- Williams R, Leaper R, Zerbini AN, and Hammond PS. 2007. Methods for investigating measurement error in cetacean line-transect surveys. *J Mar Biol Ass* **87**: 313–20.
- Wilson RP and McMahon CR. 2006. Measuring devices on wild animals: What constitutes acceptable practice? *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**: 147–54.
- Worton BJ. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* **38**: 277–98.

VII. Annexes



Les premières lueurs du matin sur le Pelvoux n'étaient pas qu'une annexe lors de la réalisation de cette thèse...

Crédits : Arzhela Hemery

Annexe 1

Assessing accuracy and precision in the measurement of altitude by GPS transmitters before deployment on birds

Arzhela Hemery¹, Nicolas Courbin¹, Aurélien Besnard¹, Pierre-Yves Henry², Olivier Duriez¹

1. CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Montpellier, France
2. Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France & Mécanismes Adaptatifs et Évolution (MECADEV), UMR 7179 MNHN-CNRS, Brunoy, France

Statut de l'article : Ce travail est en préparation pour une soumission en tant que shortnote dans Animal Biotelemetry.

Abstract

Background: Technological advances over the last 20 years have led to an extraordinary diversification of wildlife monitoring using bio-logging. GPS transmitters are now sufficiently miniaturized to be able to equip most bird species with a body mass above 100g, allowing us to explore a wide range of new issues concerning their biology. With the forthcoming, fast increase of wind turbines, avian ecologists need to increase the determinants of flight height, the key determinant of collision risk. But elevation (Z) is presumably estimated with less precision than X-Y coordinates. Previous studies warned about measurement errors in altitude data that are important to correct or at least consider when studying bird flight. Here, we first performed a field test with three models of GPS transmitters and several settings, at a known and constant altitude, to estimate the accuracy and the precision in the measurement of altitude in both static and moving phases. Second, we tested a combination of discrete and continuous modes using 1 Hz 'bursts', followed by a pause, in order to determine the burst duration required to record altitude with minimal deviation from the known altitude.

Results: Accuracy and precision were good for two models of GPS transmitters, with better results when transmitters were moving or set to collect burst data. For the third one, accuracy was similar, but precision was lower in motion compared to static, and adding bursts improved the measured altitude after removing the first five or ten seconds of data.

Conclusions: This short report illustrates that it is quite simple to evaluate the uncertainty in the altitude measurement before deployments. That simplifies and saves much time for the data analysis stage (data filtering, sophisticated model-based post-calibration of Z data).

Keywords: Flight height · Uncertainty · Vertical error · Telemetry · High frequency · Bursts

BACKGROUND

Technological advances over the last 20 years have led to an extraordinary diversification of wildlife monitoring using bio-logging (Cooke et al. 2004; Kays et al. 2015; Wilmers et al. 2015). In particular, the GPS technology has enabled the study of animal movements and how species interact with their environment for a wide range of vertebrates (Cagnacci et al. 2010; Nathan et al. 2022). GPS tracking has become a very useful and popular tool to inform species conservation and document human-wildlife conflicts, and their use has grown exponentially in recent years (Fraser et al. 2018; Katzner and Arlettaz 2020). In birds, understanding the determinants of flight height has become a topic of interest in both fundamental (Shepard et al. 2013; Shamoun-Baranes et al. 2017) and applied ecology (Cook et al. 2018; Gauld et al. 2022). For instance, flight height is the main parameter to consider when assessing the collision risk with aerial infrastructures (Cook et al. 2018; Gauld et al. 2022). GPS transmitters measure the altitude relative to mean sea level (which is estimated related to geoid or ellipsoid, depending on the manufacturer) (Schaub et al. 2023). To obtain the flight height of the equipped bird, the altitude of the ground above mean sea level (extracted from a digital elevation model (DEM)) must be subtracted from the altitude measured by the transmitter (Péron et al. 2017, 2020).

Yet, measurement error in altitude (Ross-Smith et al. 2016; Péron et al. 2017) is not provided by GPS manufacturers (Zydelis, pers. comm.). In addition, inaccurate X-Y coordinates lead to a mismatch with the real altitude above ground level. Errors may also occur in DEM (Péron et al. 2017, 2020). All these combined errors lead to an uncertainty in the flight height measurement. Uncertainty is a combination of accuracy and precision, with accuracy measuring how close altitudes are to a known altitude, and precision measuring how close altitudes from consecutive locations are to each other (OIML 2007). When using flight height data to study animal movements, it is important to account for these measurement errors, to optimize either the inference to be made (e.g. collision risk) or the accuracy/precision of estimates to be derived from XYZ data. State-space models allow correcting uncertainty and accounting for measurement errors in data analyses (Péron et al. 2017; Pirotta et al. 2018; Poessel et al. 2018; Fleming et al. 2021). However, these models are complex to implement and are associated with long computation time (Patterson et al. 2008). Many users of GPS tracking are non-specialists in spatial ecology and telemetry, who are not necessarily aware of the technological and methodological limitations intrinsic to the use of embedded GPS data, nor with advanced statistical skills. For example, among the 88 telemetry projects authorized by the French Bird Ringing Center in 2023, 16 projects (18%) were carried out by extra-academic actors without academic support for data analyses and results interpretations (whereas 21 were led by extra-academic actors benefiting from academic support; CRBPO 2024). Depending on the required detail for the biological issues to be addressed, it may be possible to overcome the problem of measurement errors by using appropriate GPS recording settings to improve the certainty of the altitude recorded by GPS tags.

To make appropriate decisions about the analyses to perform, we then need to know these measurement errors for the model of GPS transmitter used. Some studies have recently looked at this uncertainty (Bouten et al. 2013; Péron et al. 2020; Acácio et al. 2022; Lato et al. 2022; Schaub et al. 2023), but each time with a limited number of models, corresponding to those used by these authors in their fieldwork. The diversity of transmitter manufacturers and models is such that the results obtained for a particular model can not be generalized (Lato et al. 2022). To be confident about the accuracy/precision of the measured altitude and use it in any statistical analyses, it is therefore necessary to test the used equipment with different settings. For a more exhaustive test, it is essential to perform it in both static and moving mode, to get closer to real-life conditions when attached to an animal. Indeed, some studies showed that the accuracy of GPS sensors can be better in motion than in static (Lato et al. 2022). In addition, the experiments should also be done in discrete (e.g. one location every ten minutes) and continuous mode (e.g. with a GPS interval of five seconds throughout the experiment), as both modes can be used for tracking. Among the five studies cited, the authors of only one (Péron et al. 2020) tested these different settings, but all their experiments were conducted with different models each, so that no comparison between settings is possible.

Finally, it is also important that the tests are carried out at a known and constant altitude so that the reference for accuracy calculation is identical for every location, but also to eliminate other sources of bias, such as errors in DEM. Some of the studies cited were conducted after GPS transmitters were deployed on birds (Péron et al. 2020; Schaub et al. 2023), but in those cases it is difficult to know the real altitude in order to evaluate accuracy and precision. In Schaub et al. (2023), they only used the locations of stationary birds, which does not seem to be a very complicated way of estimating the true altitude, taking the ground level given by the DEM. However, depending on the ecology of the species and the environment, perching sites may be trees, shrubs or human structures such as fences or electric pylons. These authors were aware of this and filtered the locations by visual inspection of satellite images and using distance thresholds from vertical structures, which can be time-consuming. In Péron et al. (2020), the authors used the location of moving birds, and compared an estimate of true

positions, which they obtained by applying a correction via a state-space model, with the altitude measured by the GPS transmitters embedded on the birds, but without knowing the real altitude.

In the present study, we performed a field test with three models of GPS transmitters that are regularly used on raptors. We used different settings in both static and moving phases, at a known and constant altitude, to estimate the accuracy and the precision in the measurement of altitude by examining the difference between the known and measured altitudes. Schaub et al. (2023) and Acacio et al. (2022) showed that using continuous mode improved altitude accuracy. Here, we tested a combination of discrete and continuous modes using 'GPS intervals with bursts', a burst being a GPS interval of one second during a user-defined duration, followed by a pause of a user-defined duration before the next burst. We then compared settings recorded with and without bursts to determine the burst duration required to record altitude with maximal accuracy and precision.

MATERIAL & METHODS

Data collection

We divided this test in two phases: the first one with static recordings, the second one with moving recordings. For the first phase, we used 5 transmitters OT-50 and 8 transmitters OT-9 from Ornitela, and 4 transmitters from TechnoSmart (Axytreck). We deployed transmitters at a known altitude (55 m ASL, determined from topographic maps SCAN25 from France's National Geographic Institute (IGN <https://geoservices.ign.fr>)). For the second phase, we tested 4 transmitters OT-50 and 8 transmitters OT-9 from Ornitela, and 4 transmitters from TechnoSmart, attached on a bicycle. We cycled about 50 km during about 3 hours, at a constant speed of 20 km/h, on a flat path of known and constant altitude (the mediterranean seashore near Palavas les Flots, France (43.518700, 3.908500, 2 m ASL).

In static, each transmitter received every setting in turn, to avoid any individual transmitter effect: '5-minutes interval', '15-minutes interval', '30-minutes interval' and '60-minutes interval' (Table 1). In motion, we did not use the '60-minutes interval', and each transmitter received only one setting. For every interval, we tested the settings with and without burst. For transmitters OT-50 (in static and motion) and OT-9 (in static), we used a '60-second burst' (i.e. GPS interval of 1 second during 60 seconds, followed by a pause of 5, 15, 30 or 60 minutes). For TechnoSmart transmitters (in static and motion) and OT-9 (in motion), we used a '15-second burst', the longest burst available (Table 1). All transmitters were fully charged at the start of experiments. With non-burst settings, the GPS sensor switched off between locations, while during bursts, the GPS sensor stays turned on between locations and remains connected to the satellites (Schaub et al. 2023).

Data processing and statistical tests

For all the transmitters, the measured altitude was given above mean sea level, with reference to geoid, so no correction in relation to ellipsoid was necessary. Accuracy was measured as the difference between measured and true altitude (OIML 2007). We then evaluated accuracy by looking at the mean of the difference between measured and true values: the closer to zero the value, the better the accuracy. Standard deviation of altitude records measured precision. We compared accuracy and precision of the different settings two-by-two using Kruskal-Wallis tests.

For settings with burst, we first calculated the means and standard deviations of all recordings. We then removed the first five and ten seconds of each burst before calculating means and standard deviations, to assess whether accuracy and precision were better without these first few points, during which satellite acquisition may not yet have stabilized. Finally, we calculated the median of each burst

(full burst and minus first five or ten seconds), to assess whether accuracy was better by taking the mean or the median of each burst.

All the data processing and the analyses were carried out using R version 4.3.1 (R Core Team 2023) in R-studio 2023.12.1 (RStudio Team 2023).

RESULTS

When transmitters were in motion, altitude measurements were more accurate and more precise than when they were static (Figure 1; Table 1). For example, for OT-50 and a '15-minute interval with bursts' setting, the mean was 3.56m [$\pm$ 2.99m] in motion and 6.79m [$\pm$ 15.77m] in static, both accuracy and precision being better than for static recording ($\chi^2 = 58.5$, $df = 1$, p -value < 0.05) (Table 3). For OT-9 and a '5-minute interval without burst' setting, the mean was -1.48m [$\pm$ 12.43m] in motion and 4.14m [$\pm$ 11.72m] in static, again with better accuracy and precision in motion ($\chi^2 = 8.1$, $df = 1$, p -value < 0.05) (Table 3).

In motion, a shorter interval between locations ('5-minute interval') improved precision and, to a lesser extent, accuracy, compared with a more widely spaced frequency ('15-minute interval'). For example, for OT-9 and a setting with bursts, the mean was 1.31m [$\pm$ 7.51m] for a '5-minute interval' versus 3.53m [$\pm$ 9.06m] for a '15-minute interval' (Figure 1; Table 1).

For Ornitela transmitters, adding bursts improved accuracy: e.g., for OT-50 and a '5-minute interval in static' setting, the mean was 15.15m [$\pm$ 22.40m] without burst and -4.34m [$\pm$ 8.78m] with bursts (Figure 1; Table 1 & 2). This was not the case for TechnoSmart transmitters: with a '15-minute interval on motion' setting, the Kruskal-Wallis test between 'with or without burst' is not significant ($\chi^2 = 1.8$, $df = 1$, p -value = 0.18) (Figure 1; Table 1 & 2). However, removing the first five or ten seconds of each burst slightly improved the accuracy and precision of the data (Table 4).

Finally, for every model and setting with bursts, the altitude accuracy was quite similar when taking the mean or the median of each burst. For example, when the precision was low (for TechnoSmart transmitters in static), the accuracy of the measured altitude was not better by taking the median instead of the mean of each burst (Table 4).

DISCUSSION

In this study, we evaluated both accuracy and precision of three different models of GPS transmitters from Ornitela and TechnoSmart, with a fieldwork experiment at constant and known altitudes, before their deployment on birds. Accuracy and precision were good for the two models from Ornitela, with better results when transmitters were moving or set to collect burst data. For example, for this manufacturer and a '5-minutes interval' setting, the gain in accuracy was around 250% in motion compared to the static mode. For Technosmart, accuracy was similar, but precision was lower in motion than in static, and adding bursts improved the measured altitude after removing the first five or ten seconds of data (deleting the first ten seconds improved the precision by around 150%). These results showed that uncertainty did not relate to the same settings depending on the manufacturer, and confirmed that results obtained for one transmitter model could not be generalized to other models (Lato et al. 2022).

Our results are consistent with those of Schaub et al. (2023) and Acacio et al. (2022). Indeed, these authors showed that, for the transmitters they tested, accuracy and precision were better when settings were in continuous mode, compared with discrete mode. This may be explained by the fact

that in continuous mode, transmitters remain connected to satellites for the duration of the burst, whereas in discrete mode they have to establish a new connection each time, with the risk of failing to find enough satellites. Moreover, we showed that adding bursts and taking the mean of each sequence improved the accuracy and precision, and to some extent by removing the first five or ten seconds. If the burst option is available with the transmitters used and if only point data is required rather than a series of high-resolution points, continuous mode can still be used to improve altitude accuracy/precision. If the accuracy/precision in the altitude measurement by GPS transmitters are not good enough, and the use of state-space models is not possible (e.g., moderate statistical skills, calculation tools not powerful enough), settings with bursts or short intervals may be enough to improve them.

Conversely, Péron et al. (2020) have shown that, for the transmitters they tested, the accuracy was not sufficient if it was not corrected by a state-space model. These models could be used to correct the altitude measurements (Ross-Smith et al. 2016; Péron et al. 2017), but they are complex to implement and take long computation time (Patterson et al. 2008), so a compromise has to be made between the certainty needed, the time taken by the analyses and the statistical skills. Not all biological issues require the same level of precision and accuracy in the flight height measurement. For example, to compare the position of birds in the same group (in a V-shaped flight, for instance (Portugal et al. 2014)) or to assess the position of an individual relative to an obstacle, it is necessary to use reliable and accurate data of flight height, which may certainly require the use of state-space models. Conversely, if a lower level of precision is sufficient (for example, to deal with issues of risk-height thresholds), GPS transmitters with a precision of 10 or 20m, such as Ornitela's OT-9 and OT-50, could be used with bursts without correction by state-space models (Sassi et al. 2024). Likewise, the transmitters tested by Acacio et al. (2022) provided an accuracy of 5-10 m in flight height measurement, and these authors pointed out that such accuracy is sufficient, depending on the question to be answered. Knowing the accuracy and precision of GPS transmitters can then help to make the right choice in the employed analysis.

Depending on the question to be addressed and the transmitters available, the certainty of altitude measurement may or may not be sufficient. There are settings strategies that can improve it, and by conducting such a fieldwork study before deploying GPS transmitters on birds, it is then possible to define which settings to use to get the best possible accuracy and precision. The results produced by such fieldwork may also show that the accuracy/precision are not sufficient to answer the question, whatever settings used, and thus lead to the right choice of statistical methods to account for uncertainty in flight height data. Finally, our study shows that it is simple to evaluate the uncertainty in the altitude measurement before deployments, to avoid a long data filtering process and/or to calibrate the state-space model that may be used later.

REFERENCES

- Acácio M, Atkinson PW, Silva JP, and Franco AMA. 2022. Performance of GPS/GPRS tracking devices improves with increased fix interval and is not affected by animal deployment. *PLoS ONE* 17: 1–13.
- Bouten W, Baaij EW, Shamoun-Baranes J, and Camphuysen KCJ. 2013. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal of Ornithology* 154: 571–80.
- Cagnacci F, Boitani L, Powell RA, and Boyce MS. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry : a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2157–62.
- Cook ASCP, Humphreys EM, Bennet F, et al. 2018. Quantifying avian avoidance of offshore wind turbines: Current evidence and key knowledge gaps. *Marine Environmental Research* 140: 278–88.
- Cooke SJ, Hinch SG, Wikelski M, et al. 2004. Biotelemetry: A mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 334–43.
- Fleming CH, Drescher-Lehman J, Noonan MJ, et al. 2021. A comprehensive framework for handling location error in animal tracking data. *bioRxiv*.
- Fraser KC, Davies KTA, Davy CM, et al. 2018. Tracking the conservation promise of movement ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6: 1–8.
- Gauld JG, Silva JP, Atkinson PW, et al. 2022. Hotspots in the grid : Avian sensitivity and vulnerability to collision risk from energy infrastructure interactions in Europe and North Africa. *Journal of Applied Ecology* 59: 1496–512.
- Katzner TE and Arlettaz R. 2020. Evaluating contributions of recent tracking-based animal movement ecology to conservation management. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 1–10.
- Kays R, Crofoot MC, Jetz W, and Wikelski M. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348.
- Lato KA, Stepanuk JEF, Heywood EI, et al. 2022. Assessing the accuracy of altitude estimates in avian biologging devices. *PLoS ONE* 17: 1–20.
- Nathan R, Monk CT, Arlinghaus R, et al. 2022. Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science* 375.
- OIML. 2007. International vocabulary of metrology – Basic and general concepts and associated terms (VIM). International Organization of Legal Metrology.
- Patterson TA, Thomas L, Wilcox C, et al. 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 87–94.
- Péron G, Calabrese JM, Duriez O, et al. 2020. The challenges of estimating the distribution of flight heights from telemetry or altimetry data. *Animal Biotelemetry* 8: 1–13.
- Péron G, Fleming CH, Duriez O, et al. 2017. The energy landscape predicts flight height and wind turbine collision hazard in three species of large soaring raptor. *Journal of Applied Ecology* 54: 1895–906.
- Pirotta E, Katzner T, Miller TA, et al. 2018. State-space modelling of the flight behaviour of a soaring bird provides new insights to migratory strategies. *Functional Ecology* 32: 2205–15.
- Poessel SA, Duerr AE, Hall JC, et al. 2018. Improving estimation of flight altitude in wildlife telemetry studies. *Journal of Applied Ecology* 55: 2064–70.
- Portugal SJ, Hubel TY, Fritz J, et al. 2014. Upwash exploitation and downwash avoidance by flap phasing in ibis formation flight. *Nature* 505: 399–402.
- R Core Team. 2023. R: a language and environment for statistical computing.
- Ross-Smith VH, Thaxter CB, Masden EA, et al. 2016. Modelling flight heights of lesser black-backed gulls and great skuas from GPS: a Bayesian approach. *Journal of Applied Ecology* 53: 1676–85.
- RStudio Team. 2023. RStudio: Integrated development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL.
- Sassi Y, Nouzières B, Scacco M, et al. 2024. The use of social information in vulture flight decisions. *Proc R Soc B* 291: 20231729.
- Schaub T, Millon A, Zutter CD, et al. 2023. How to improve the accuracy of height data from bird tracking devices ? An assessment of high-frequency GPS tracking and barometric altimetry in field conditions. *Animal Biotelemetry* 11: 1–16.
- Shamoun-Baranes J, Liechti F, and Vansteelant WMG. 2017. Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migrating birds. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 203: 509–29.
- Shepard ELC, Wilson RP, Rees WG, et al. 2013. Energy landscapes shape animal movement ecology. *American Naturalist* 182: 298–312.
- Wilmers CC, Nickel B, Bryce CM, et al. 2015. The golden age of bio-logging : how animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology. *Ecology* 96: 1741–53.

Figure 1:

Difference between the altitude measured by the loggers tested and the known altitude, for the tests carried out statically (A and C) and while moving (B and D), as well as with bursts after each location (C and D) or without burst after each location (A and B), for four different programming intervals.

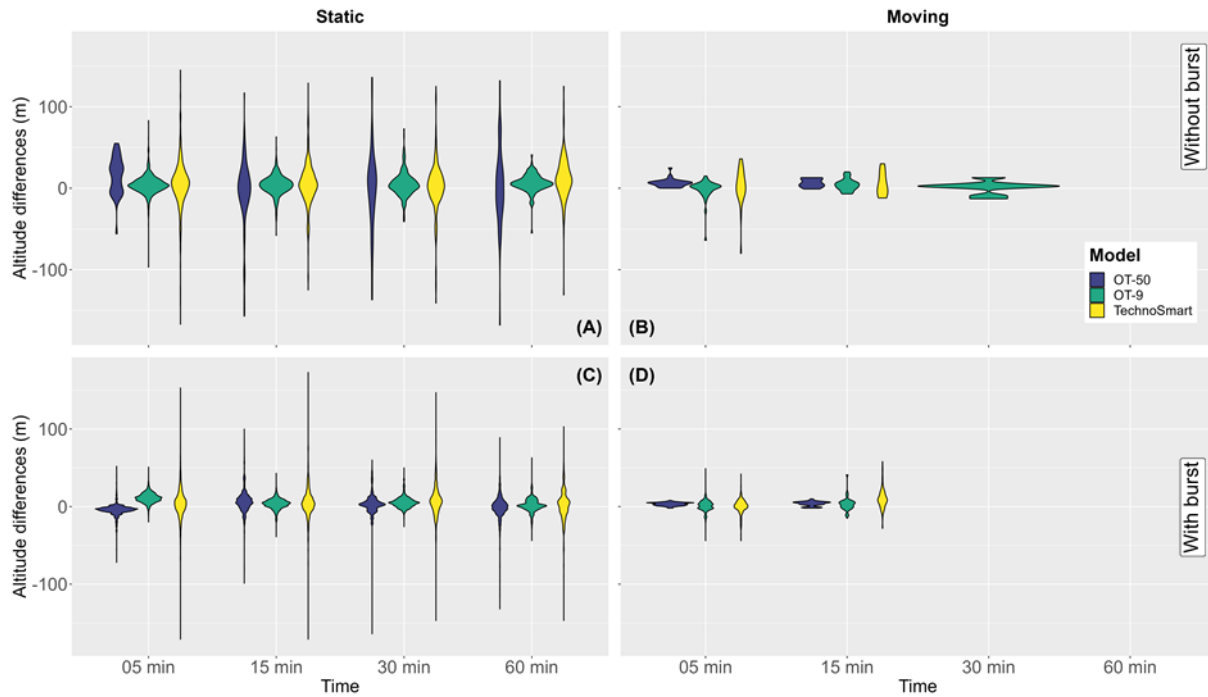


Table 1:

Accuracy (in meters) and precision (in meters, between brackets in the table), for different settings of three GPS models.

Tag model	Interval	5 min		15 min		30 min		60 min	
	Setting	Static	Moving	Static	Moving	Static	Moving	Static	Moving
OT-50	Without burst	15.15 [± 22.40]	6.27 [± 5.00]	-4.16 [± 42.03]	6.50 [± 5.34]	-1.54 [± 49.93]	NA	-0.41 [± 57.52]	NA
	With bursts	-4.34 [± 8.78]	3.16 [± 2.11]	6.79 [± 15.77]	3.56 [± 2.99]	3.26 [± 13.03]	NA	-2.35 [± 18.97]	NA
OT-9	Without burst	4.14 [± 11.72]	-1.48 [± 12.43]	3.89 [± 12.01]	4.08 [± 7.23]	4.84 [± 14.94]	0.63 [± 8.12]	5.98 [± 11.37]	NA
	With bursts	11.12 [± 6.53]	1.31 [± 7.51]	3.51 [± 7.11]	3.53 [± 9.06]	5.41 [± 6.70]	NA	1.79 [± 8.99]	NA
TechnoSmart	Without burst	15.95 [± 136.92]	-34.71 [± 196.71]	4.72 [± 27.00]	4.80 [± 14.43]	-1.83 [± 60.44]	NA	12.01 [± 27.67]	NA
	With bursts	3.40 [± 23.88]	0.15 [± 9.92]	4.41 [± 29.05]	10.01 [± 12.77]	9.39 [± 79.86]	NA	-1.30 [± 40.58]	NA

Table 2:

Differences in altitude measurement tested by Kruskal-Wallis tests for loggers OT-50 and OT-9 from Ornitela, and transmitters from TechnoSmart. For each interval of time and each phase, we compared **the setting with bursts vs. the setting without burst** (i.e. Figure 1-A vs. Figure 1-C, Figure 1-B vs. Figure 1-D)

Model	Setting \ Interval	5 min	15 min	30 min	60 min
OT-50	Static	$\chi^2 = 288.9$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 8.7$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 0.15$, df =1, p = 0.70	$\chi^2 = 0.06$, df =1, p = 0.80
	Moving	$\chi^2 = 18.4$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 2.3$, df =1, p = 0.13	NA	NA
OT-9	Static	$\chi^2 = 567.0$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 1.3$, df =1, p = 0.25	$\chi^2 = 4.0$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 30.6$, df =1, p < 0.05
	Moving	$\chi^2 = 0.70$, df =1, p = 0.40	$\chi^2 = 0.43$, df =1, p = 0.51	NA	NA
TechnoSmart	Static	$\chi^2 = 14.1$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 0.37$, df =1, p = 0.54	$\chi^2 = 15.2$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 34.0$, df =1, p < 0.05
	Moving	$\chi^2 = 0.57$, df =1, p = 0.45	$\chi^2 = 1.8$, df =1, p = 0.18	NA	NA

Table 3:

Differences in altitude measurement tested by Kruskal-Wallis tests for loggers OT-50 and OT-9 from Ornitela, and transmitters from TechnoSmart. For each interval of time and each setting (with or without burst), we compared **the phase static vs. the phase in motion** (i.e. Figure 1-A vs. Figure 1-B, Figure 1-C vs. Figure 1-D).

Model	Setting \ Interval	5 min	15 min
OT-50	With bursts	$\chi^2 = 2948.8$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 58.5$, df =1, p < 0.05
	Without burst	$\chi^2 = 5.5$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 1.0$, df =1, p = 0.32
OT-9	With bursts	$\chi^2 = 1012.2$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 4.4$, df =1, p < 0.05
	Without burst	$\chi^2 = 8.1$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 0.03$, df =1, p = 0.86
TechnoSmart	With bursts	$\chi^2 = 29.7.4$, df =1, p < 0.05	$\chi^2 = 22.0$, df =1, p < 0.05
	Without burst	$\chi^2 = 0.71$, df =1, p = 0.40	$\chi^2 = 0.06$, df =1, p = 0.80

Table 4:

Mean, median and standard deviation of the difference between true altitude and the altitude measured by the transmitters (in meters), for three models of GPS transmitters (OT-50 and OT-9 from Ornitela, and Axytrek (AxyT) from TechnoSmart) **when programmed with bursts**, for different intervals and the two phases (static and in motion). Results with full burst are on the left, results with the removal of the first 5 seconds are in the middle, and results with the removal of the first 10 seconds are on the right.

		Full bursts			First 5-second removal			First 10-second removal		
		Median	Mean	SD	Median	Mean	SD	Median	Mean	SD
Static										
OT-50	5 min	-4	-4.34	8.78	-4	-4.34	8.76	-4	-4.34	8.74
	15 min	6	6.79	15.78	6	6.66	14.64	6	6.55	13.91
	30 min	3	3.26	13.03	3	3.46	11.35	3	3.56	10.60
	60 min	0	-2.35	18.97	0	-2.24	18.04	0	-2.06	16.98
OT-9	5 min	11	11.12	6.53	11	11.14	6.23	11	11.15	6.06
	15 min	4	3.51	7.11	4	3.48	6.86	4	3.48	6.67
	30 min	5	5.41	7.00	5	5.34	6.64	5	5.29	6.43
	60 min	1	1.79	8.99	1	2.02	8.05	4	2.10	7.51
TechnoSmart	5 min	3	3.40	23.88	5	2.78	20.14	5	4.13	18.25
	15 min	3	4.41	29.05	3	4.43	25.30	3	4.66	23.86
	30 min	7	9.34	79.86	7	7.20	18.71	7	7.11	17.68
	60 min	3	-1.30	40.57	3	-0.52	39.73	3	-0.01	39.73
Moving										
OT-50	5 min	3	3.16	2.11	3	3.10	2.08	3	3.05	2.06
	15 min	4	3.56	2.99	4	3.50	2.95	4	3.46	2.94
	30 min	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	60 min	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
OT-9	5 min	2	1.31	7.51	2	1.50	5.93	1	1.36	5.51
	15 min	3	3.53	9.06	4	2.76	6.90	3	2.34	5.65
	30 min	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	60 min	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
TechnoSmart	5 min	2	0.15	9.92	2	0.99	6.40	2	1.51	5.99
	15 min	9	10.01	12.77	10	8.91	7.85	9	8.75	7.67
	30 min	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	60 min	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Annexe 2 - Chapitre 1

SUPPORTING INFORMATION

Timing of departure from natal areas by Golden Eagles is not constrained by acquisition of flight skills

Arzhela Hemery¹, Lucas Mugnier-Lavorel¹, Christian Itty², Olivier Duriez¹ & Aurélien Besnard¹

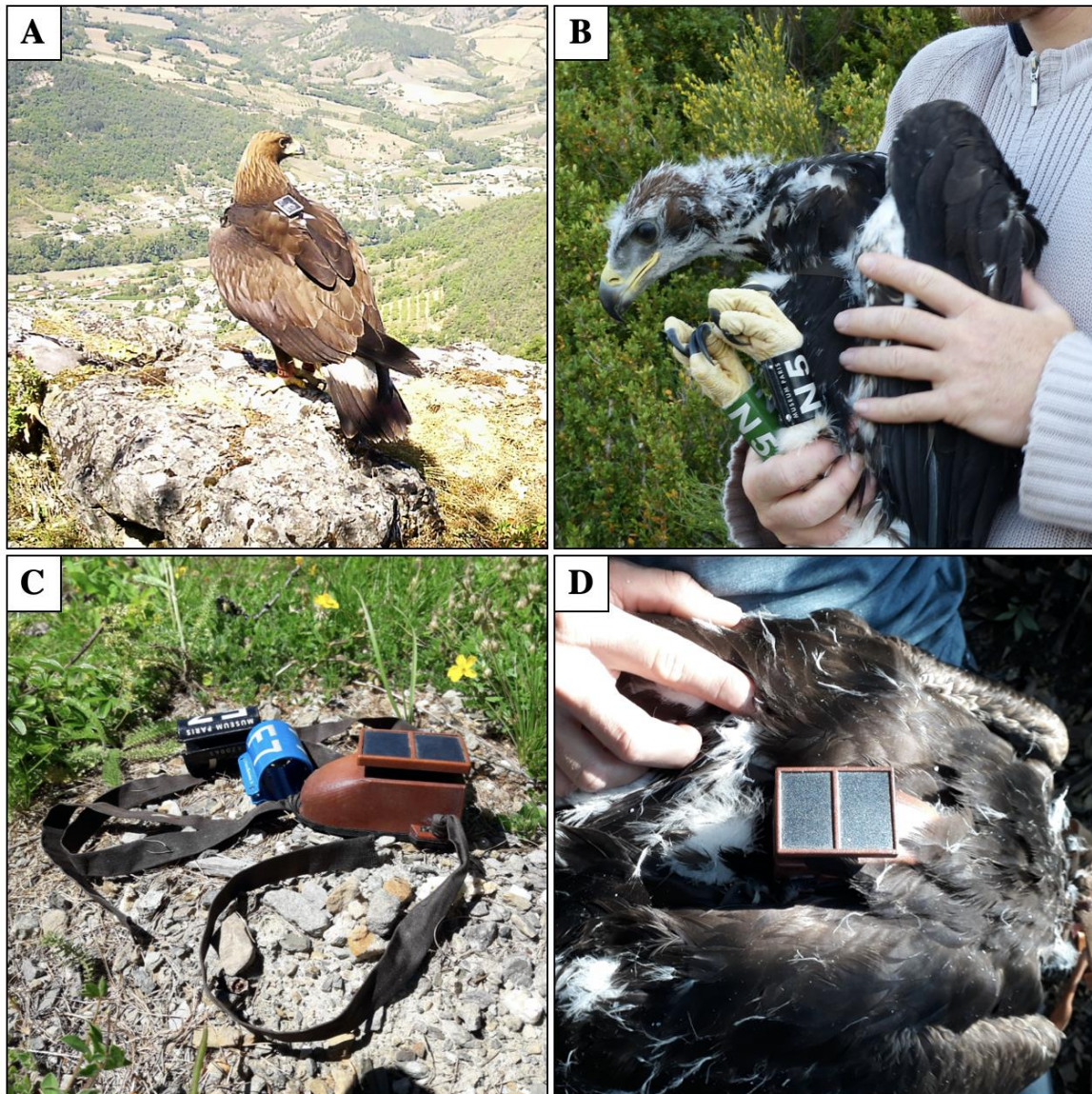
1. CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Univ Paul Valéry Montpellier 3, Montpellier, France
2. Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint-Gervais sur Mare, France

Supporting information 1 – Map of mainland France locating the three study areas of the golden eagle monitoring program: the Massif Central (in red), the Drôme (in yellow), and the Hautes-Alpes (in blue). (Monitoring was led by CEFÉ and the non-profit Association BECOT, in collaboration with the French electricity utility RTE and the non-profit organizations La Salsepareille and Envergures Alpes.)



Supporting information 2 – Photographs showing respectively: (A) an juvenile golden eagle from the study, (B) a nestling during capture at the nest for GPS tagging, (C) the rings and the GPS tag with its Teflon harness, and (D) the fitting of the backpack harness on the eagle.

Photographs taken by Christian Itty - Association BECOT (A, B and D) and Arzhela Hemery - CEFE/CNRS (C).



Supporting information 3 – Table summarizing the characteristics of the 84 juvenile golden eagles studied: identification number, territory of birth, year of start of monitoring (year of birth), sex, region, independence day (days after departure from the nest) and the type of independence.

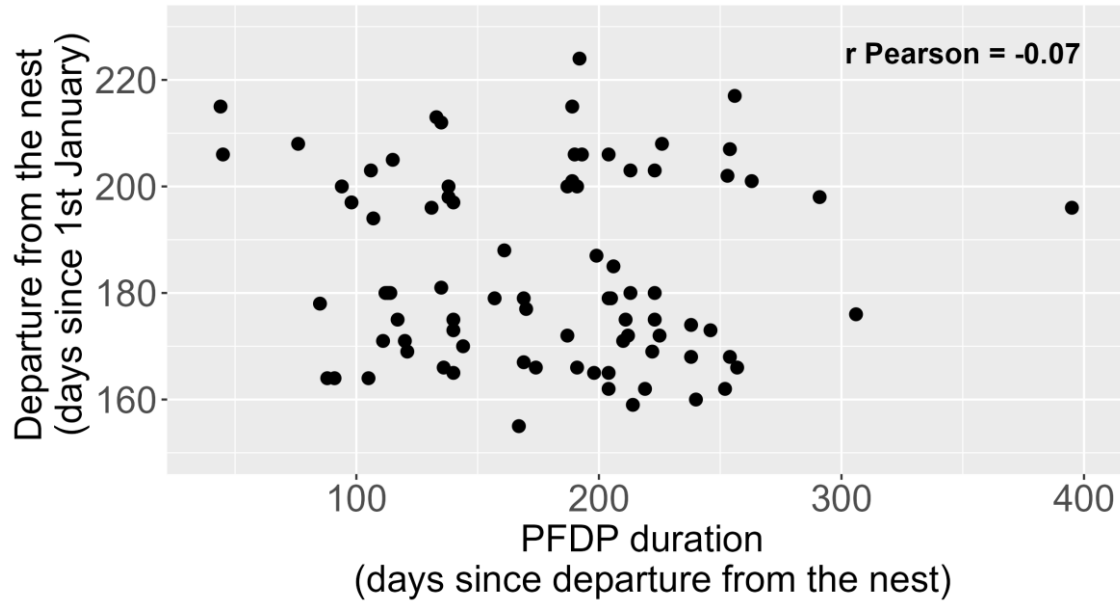
The independence day was defined using the method of Weston et al. (2013), i.e. corresponding to the day when the juvenile is recorded over 9 km from the natal nest and does not return to within 6 km of the natal nest for the following 10 days. We defined 'early' independence as occurring less than 189 days after departure from the nest and 'late' independence as occurring more than 189 days after departure from the nest.

Identification number	Tag manufacturer	Model	Territory	Start of monitoring (year)	Sex	Region	Independence day	Type of independence
CORV41	Ecotone	Saker-H	Blandas-Virenque	2016	Female	Massif Central	140	Early
ID08	Ecotone	Skua-H	Escalette	2016	Male	Massif Central	174	Early
ID02	Ecotone	Skua-H	Escandorgue	2016	Male	Massif Central	198	Late
ID10	Ecotone	Skua-H	Guilhaumard	2016	Male	Massif Central	191	Late
512	Microwave	BirdSolar-70	St-Georges-de-Luzençon	2016	Female	Massif Central	205	Late
ID07	Ecotone	Skua-H	Saint-Guilhem-le-Désert	2016	Female	Massif Central	88	Early
CORV42	Ecotone	Saker-H	Trèves	2016	Male	Massif Central	167	Early
GOEA20	Ecotone	Saker-H	Vallée-Borgne	2016	Male	Massif Central	114	Early
17347	Ornitela	OT-50	Aigoual	2017	Female	Massif Central	225	Late
17343	Ornitela	OT-50	Aumelas	2017	Female	Massif Central	169	Early
17348	Ornitela	OT-50	Escrinet	2017	Male	Massif Central	161	Early
17345	Ornitela	OT-50	Montselgues	2017	Male	Massif Central	222	Late
17344	Ornitela	OT-50	Saint-Paul-des-Fonts	2017	Male	Massif Central	114	Early
17191	Ornitela	OT-50	Altier	2018	Female	Massif Central	252	Late
17192	Ornitela	OT-50	Argelliers	2018	Female	Massif Central	105	Early
ID28	Ecotone	Skua-H	Blandas-Virenque	2018	Female	Massif Central	204	Late
180610	Ornitela	OT-50	Guilhaumard	2018	Male	Massif Central	204	Late
17349	Ornitela	OT-50	Ispagnac	2018	Male	Massif Central	306	Late
180212	Ornitela	OT-50	Madières	2018	Female	Massif Central	117	Early
ID08	Ecotone	Skua-H	Saint-Guilhem-le-Désert	2018	Male	Massif Central	91	Early
180213	Ornitela	OT-50	Trèves	2018	Male	Massif Central	223	Late
17193	Ornitela	OT-50	Vébron	2018	Female	Massif Central	257	Late

180214	Ornitela	OT-50	Vallée-Borgne	2018	Female	Massif Central	-	Late
180203	Ornitela	OT-50	Autane	2018	Female	Hautes-Alpes	44	Early
180199	Ornitela	OT-50	Briançon	2018	Female	Hautes-Alpes	254	Late
180201	Ornitela	OT-50	Chabrières	2018	Male	Hautes-Alpes	187	Early
180207	Ornitela	OT-50	Les-Ayes	2018	Male	Hautes-Alpes	263	Late
180205	Ornitela	OT-50	Rabioux	2018	Male	Hautes-Alpes	253	Late
180204	Ornitela	OT-50	Vars	2018	Female	Hautes-Alpes	226	Late
180200	Ornitela	OT-50	Vars	2018	Male	Hautes-Alpes	131	Early
180206	Ornitela	OT-50	Monétier	2018	Male	Hautes-Alpes	-	-
17189	Ornitela	OT-25	Châteauneuf-de-Bordette	2018	Female	Drôme	187	Early
180215	Ornitela	OT-50	Saoû	2018	Female	Drôme	213	Late
CORV42bis	Ecotone	Saker-H	Buis-les-Baronnies	2018	Male	Drôme	113	Early
17187	Ornitela	OT-25	Cornillon	2018	Male	Drôme	212	Late
181526	Ornitela	OT-50	Rocheft-Samson	2018	Male	Drôme	199	Late
191341	Ornitela	OT-50	Aigoual	2019	Female	Massif Central	211	Late
191339	Ornitela	OT-50	Escrinet	2019	Female	Massif Central	121	Early
ID05	Ecotone	Skua-H	Saint-Guilhem-le-Désert	2019	Female	Massif Central	136	Early
ID04	Ecotone	Skua-H	Alzon	2019	Male	Massif Central	140	Early
191340	Ornitela	OT-50	Argelliers	2019	Male	Massif Central	85	Early
191327	Ornitela	OT-50	Aumelas	2019	Male	Massif Central	219	Late
191342	Ornitela	OT-50	Barnas	2019	Male	Massif Central	144	Early
191344	Ornitela	OT-50	Cassagnas	2019	Male	Massif Central	238	Late
191343	Ornitela	OT-50	La-Malène	2019	Male	Massif Central	254	Late
191325	Ornitela	OT-50	Montselgues	2019	Male	Massif Central	240	Late
191345	Ornitela	OT-50	Blandas-Virenque	2019	Male	Massif Central	204	Late
182279	Ornitela	OT-50	Couleau	2019	Female	Hautes-Alpes	192	Late
182275	Ornitela	OT-50	Guillestre	2019	Female	Hautes-Alpes	189	Early
182273	Ornitela	OT-50	Réallon	2019	Male	Hautes-Alpes	206	Late
180209	Ornitela	OT-50	Réallon	2019	Male	Hautes-Alpes	193	Late
182272	Ornitela	OT-50	Saint-Crépin	2019	Male	Hautes-Alpes	135	Early
180202	Ornitela	OT-50	Saint-Crépin	2019	Male	Hautes-Alpes	133	Early

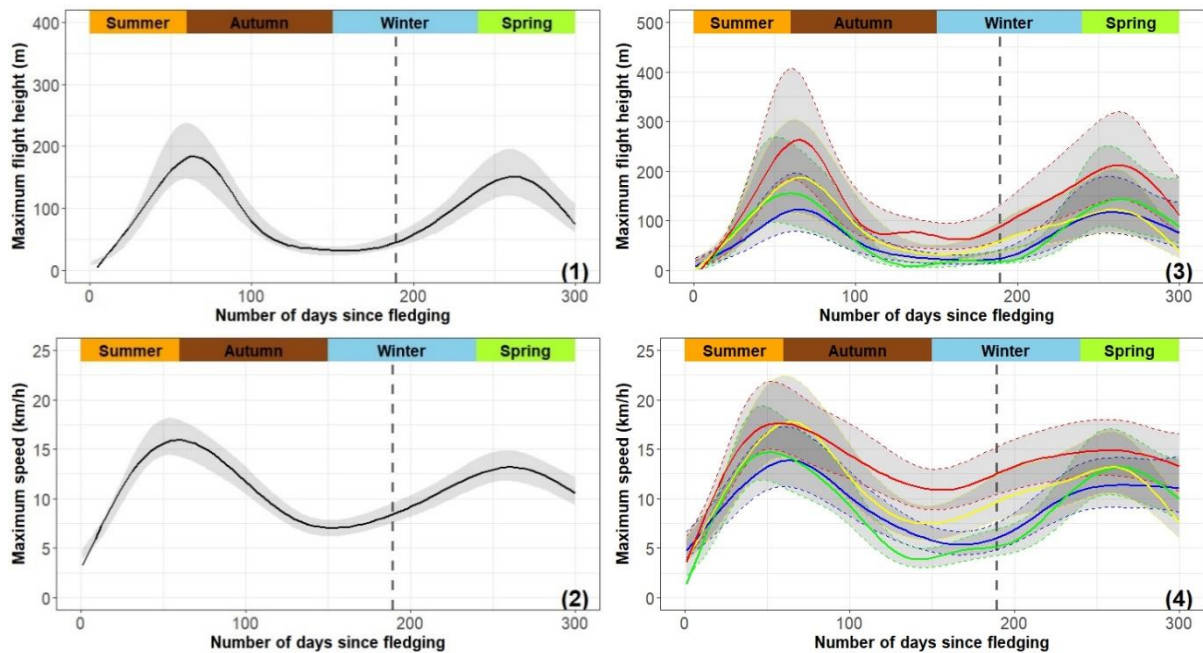
191333	Ornitela	OT-50	Châteauneuf-de-Bordette	2019	Female	Drôme	140	Early
CRFR02	Ecotone	Saker-H	Montauban-sur-Ouvèze	2019	Female	Drôme	214	Late
191332	Ornitela	OT-50	Saoû	2019	Female	Drôme	135	Early
191334	Ornitela	OT-50	Bellecombe	2019	Male	Drôme	246	Late
191337	Ornitela	OT-50	Chalançon	2019	Male	Drôme	223	Late
191331	Ornitela	OT-50	Sainte-Croix	2019	Male	Drôme	238	Late
191336	Ornitela	OT-50	Glandage	2019	Male	Drôme	395	Late
17193	Ornitela	OT-50	Rivière-du-Tarn	2020	Male	Massif Central	191	Late
201520	Ornitela	OT-50	Luzençon	2020	Female	Massif Central	138	Early
191326	Ornitela	OT-50	Luzençon	2020	Female	Massif Central	94	Early
201519	Ornitela	OT-50	Trèves	2020	Male	Massif Central	120	Early
17187	Ornitela	OT-25	Trèves	2020	Male	Massif Central	111	Early
180774	Ornitela	OT-30	Trèves	2020	Female	Massif Central	210	Late
191328	Ornitela	OT-50	Vallée-Borgne	2020	Female	Massif Central	106	Early
5399	E-obs	BirdSolar-57	Aumelas	2020	Female	Massif Central	169	Early
201518	Ornitela	OT-50	Sumène	2020	Female	Massif Central	140	Early
191334	Ornitela	OT-50	Meyrueis	2020	Male	Massif Central	291	Late
191429	Ornitela	OT-50	Monétier	2020	Female	Hautes-Alpes	45	Early
191425	Ornitela	OT-50	Les-Ayes	2020	Female	Hautes-Alpes	204	Late
191426	Ornitela	OT-50	Vars	2020	Female	Hautes-Alpes	190	Late
191424	Ornitela	OT-50	Les-Orres	2020	Female	Hautes-Alpes	223	Late
191430	Ornitela	OT-50	Boscodon-Morgon	2020	Male	Hautes-Alpes	256	Late
191428	Ornitela	OT-50	Tramouillon	2020	Male	Hautes-Alpes	189	Early
182280	Ornitela	OT-50	Clocher	2020	Male	Hautes-Alpes	213	Late
191427	Ornitela	OT-50	Chabrières	2020	Male	Hautes-Alpes	115	Early
182275	Ornitela	OT-50	Autane	2020	Female	Hautes-Alpes	98	Early
181355	Ornitela	OT-50	Autane	2020	Male	Hautes-Alpes	76	Early
191346	Ornitela	OT-50	Truinas	2020	Female	Drôme	107	Early
CORV23	Ecotone	Saker-H	Plaisians	2020	Male	Drôme	170	Early
GOEA21	Ecotone	Saker-H	Plaisians	2020	Male	Drôme	157	Early
191335	Ornitela	OT-50	Saoû-Est	2020	Male	Drôme	138	Early

Supporting information 4 – Results of the correlation between PFDP duration (number of days since departure from the nest) and departure from the nest (number of days since 1st January).



Supporting information 5 – Results with speed $< 1.0 \text{ km.h}^{-1}$ as threshold value to consider that a bird was not flying, and for proxies “Maximum flight height” and “Maximum speed”.

The predictions of the generalized additive mixed models (GAMMs) for two proxies analyzed according to the time since departure from the nest. Left (1) & (2): the first ‘smoothed day’ model. Right (3) & (4): the ‘sex_type’ model, which integrated the ‘sex and type of independence’ (in interaction with the day effect). The vertical dashed line marks Day 189. The red curves represent males with late independence, the yellow curves the males with early independence, the green curves the females with late independence, and the blue curves the females with early independence. The shaded areas represent the 95% confidence intervals.



Supporting information 6 – Results obtained by the two separated ‘sex’ model and ‘independence’ model according to the seven proxies used to characterize flight skills.

Figure S6.1 – The predictions of the ‘sex’ models (with a smooth term for time since departure and an interaction with sex) for the seven proxies. The vertical dashed line marks Day 189. The grey curves represent males, the black curves females. The shaded areas represent the 95% confidence intervals.

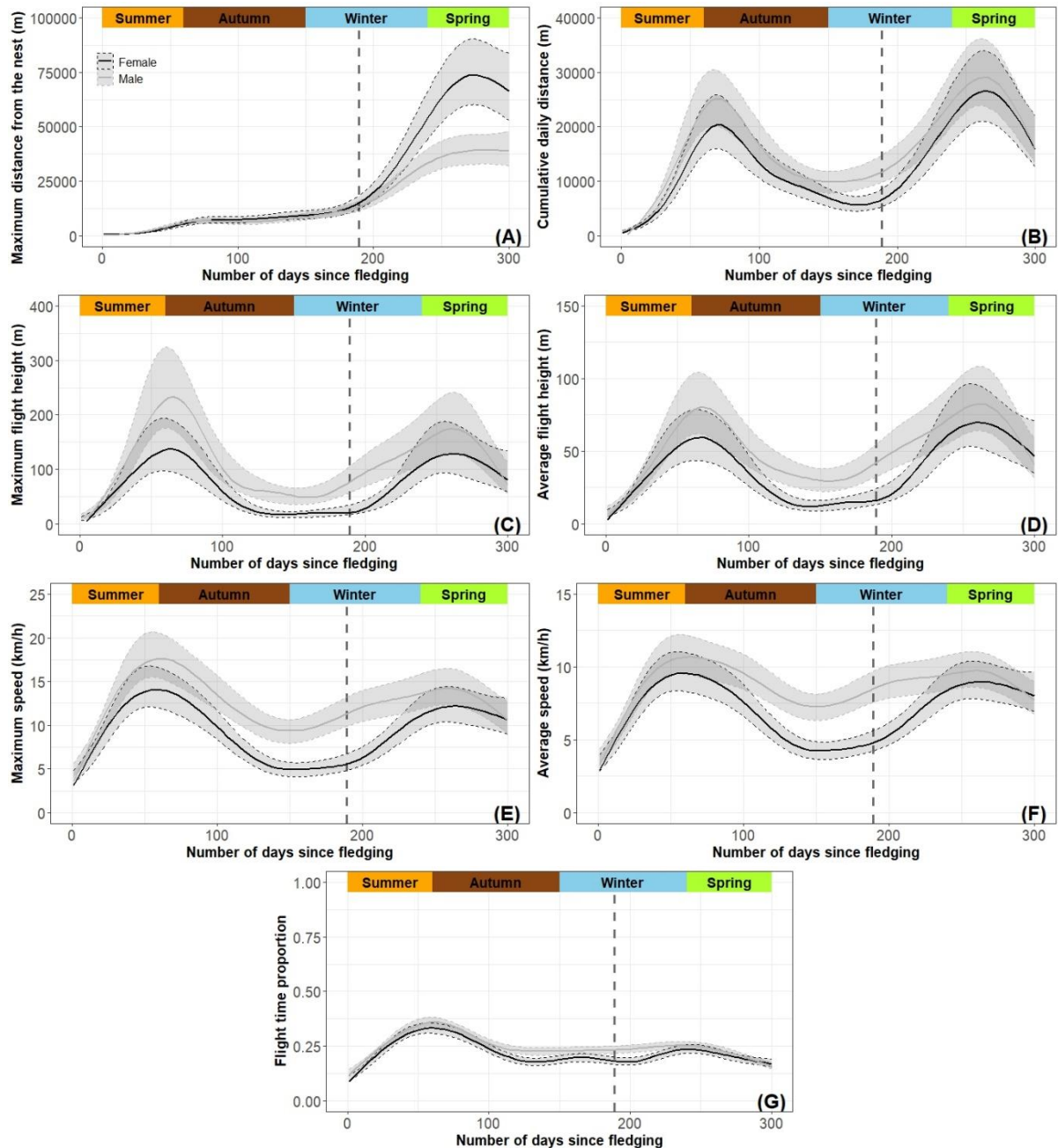
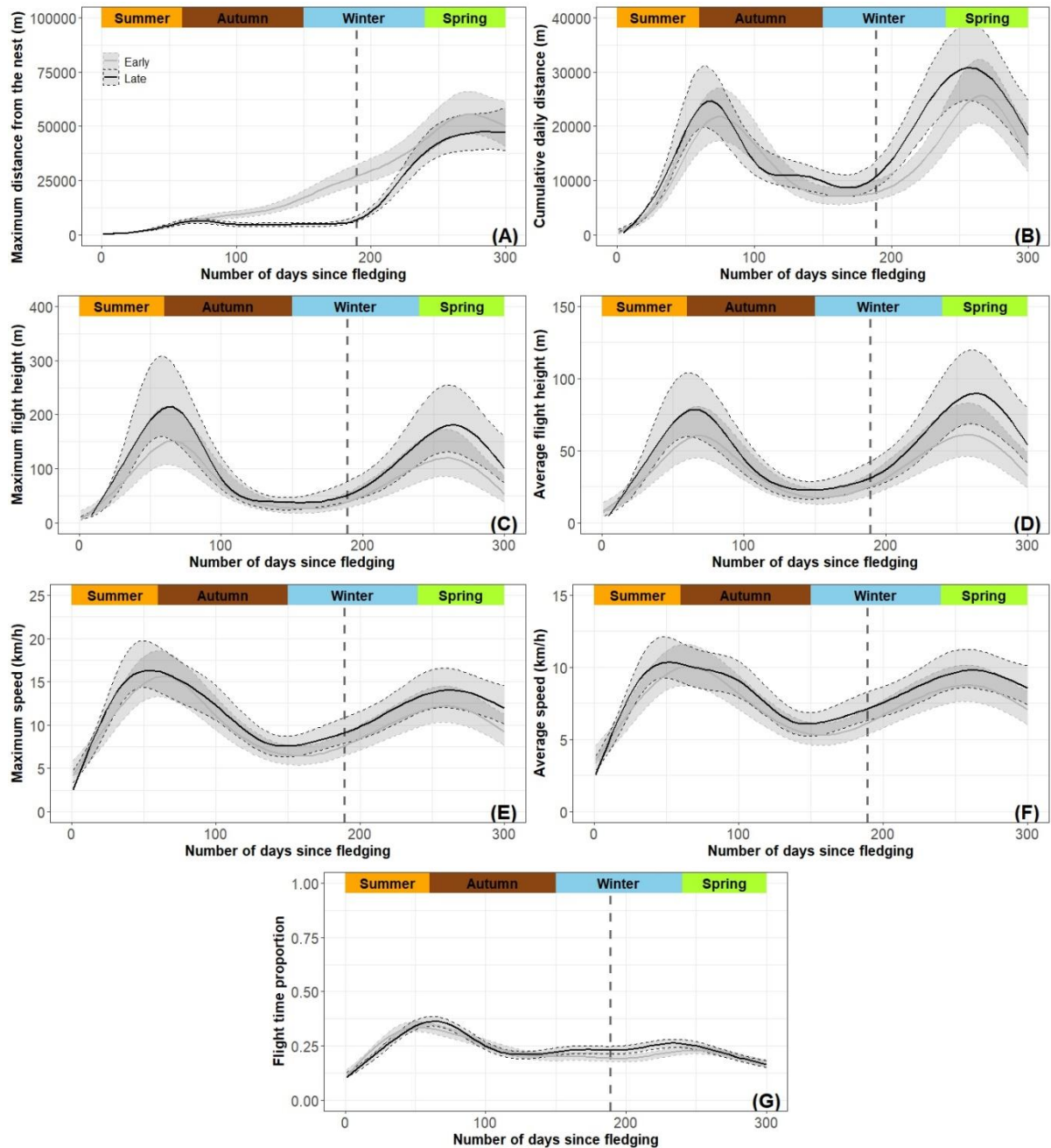


Figure S6.2 – The predictions of the ‘independence’ models (with a smooth term for time since departure and an interaction with type of independence) for the seven proxies. The vertical dashed line marks Day 189. The grey curves represent early independences, the black curves late independences. The shaded areas represent the 95% confidence intervals.



Supporting information 7 – Results with speed < 3.6 km.h⁻¹ as threshold value to consider that a bird was not flying, compared to 1.0 km.h⁻¹.

Table S7.1 – Percentage of explained variance obtained by the four generalized additive mixed models (GAMMs) according to the seven proxies used to characterize flight skills. Table above shows results with the speed threshold < 3.6 km.h⁻¹ and table below shows the results with the speed threshold < 1.0 km.h⁻¹.

The 'smoothed day' model fit a spline smooth term for day of year with 'individual' as a random effect. The 'sex' model also included a categorical predictor for 'sex' (male / female) and an interaction with the smooth term for day of year. The 'independence' model also included a categorical predictor for 'type of independence' (early / late) and an interaction with the smooth term for day of year. The 'sex_type' model finally included a categorical predictor for 'sex_type' that is a combination of both 'sex' and 'type of independence' (early males / late males / early females / late females) and an interaction with the smooth term for day of year. The explained variance with the largest percentage per variable is shown in bold.

Speed threshold < 3.6 km.h ⁻¹							
Proxies / Models	Maximum distance from the nest	Cumulative daily distance	Maximum flight height	Average flight height	Maximum speed	Average speed	Flight time proportion
Smoothed day	48.2 %	17.3 %	9.9 %	8.6 %	9.0 %	7.1 %	1.7 %
Sex	48.9 %	18.0 %	11.9 %	10.0 %	7.1 %	10.8 %	2.4 %
Independence	52.2 %	17.7 %	10.4 %	9.0 %	9.4 %	7.4 %	2.1 %
Sex_Type	53.3 %	19.5 %	12.8 %	11.0 %	14.4 %	12.1 %	2.9 %

Speed threshold < 1.0 km.h ⁻¹							
Proxies / Models	Maximum distance from the nest	Cumulative daily distance	Maximum flight height	Average flight height	Maximum speed	Average speed	Flight time proportion
Smoothed day	48.2 %	17.3 %	9.9 %	8.6 %	9.3 %	7.8 %	1.7 %
Sex	48.9 %	18.0 %	11.9 %	10.0 %	7.8 %	10.7 %	2.4 %
Independence	52.2 %	17.7 %	10.4 %	9.0 %	9.7 %	8.3 %	2.1 %
Sex_Type	53.3 %	19.5 %	12.8 %	11.0 %	14.0 %	11.8 %	2.9 %

Figure S7.1 – The predictions of the generalized additive mixed models (GAMMs) for five proxies analyzed according to the time since departure from the nest. Left (A) to (E): the first ‘smoothed day’ model, with the speed threshold $< 1.0 \text{ km.h}^{-1}$. Right (F) to (J): the first ‘smoothed day’ model, with the speed threshold $< 3.6 \text{ km.h}^{-1}$. The vertical dashed line marks Day 189. The shaded areas represent the 95% confidence intervals.

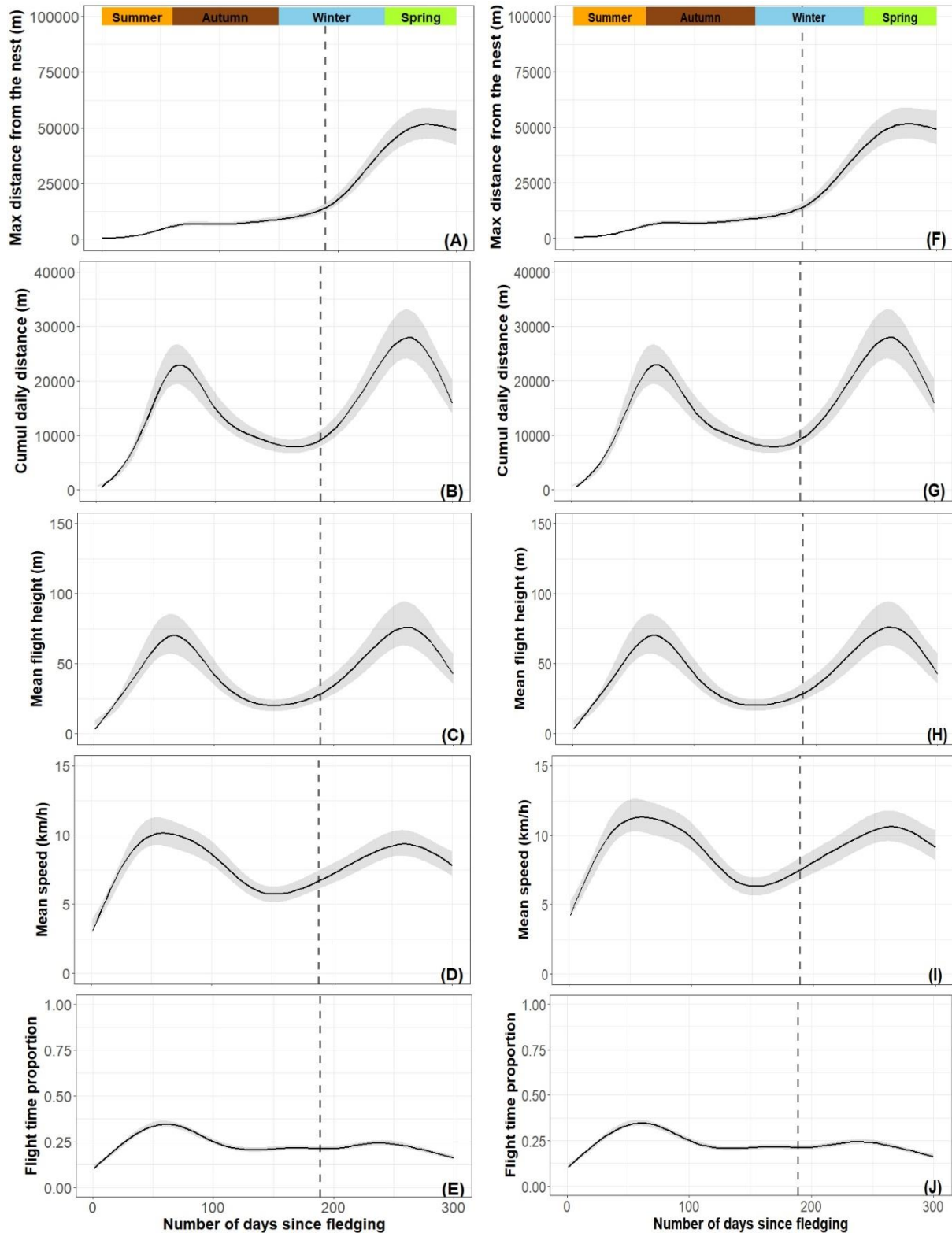
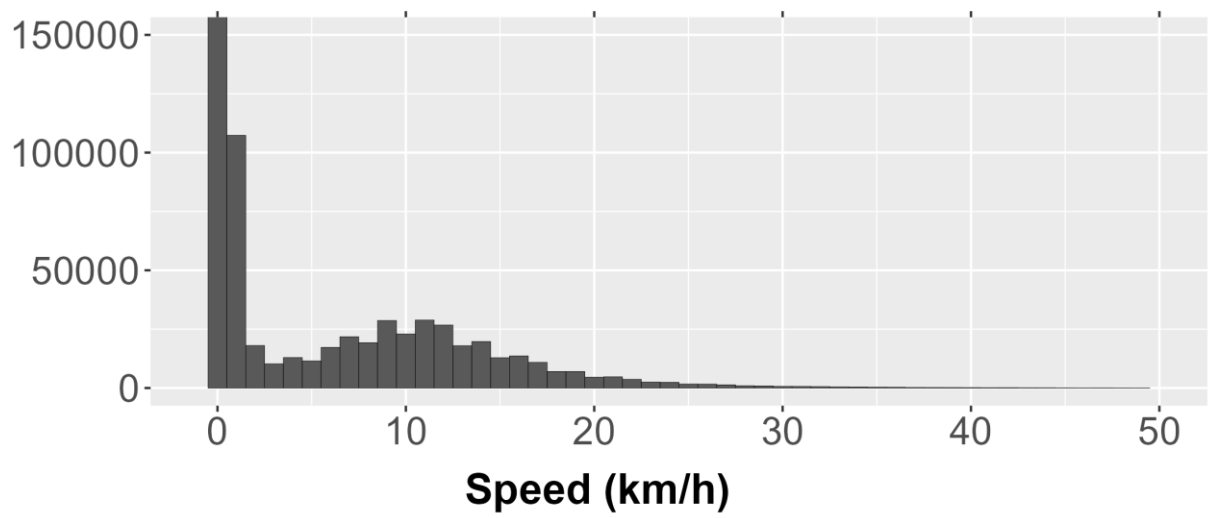


Figure S7.2 – Speed distribution before any speed threshold.

Supporting information 8 – Photographs showing juvenile golden eagles from the study feeding on carrion with an adult, likely one of their parents. These are different individuals in images A, B and C.

Photographs taken by Christian Itty - Association BECOT using camera traps.



Annexe 3 - Chapitre 2

SUPPORTING INFORMATION – S1

Using juvenile movements as a proxy for adult habitat and space use in long-lived territorial species: a case study on the golden eagle

Arzhela Hemery¹, Olivier Duriez¹, Christian Itty², Pierre-Yves Henry³ & Aurélien Besnard¹

1. CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Montpellier, France
2. Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint-Gervais sur Mare, France
3. Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France & Mécanismes Adaptatifs et Évolution (MECADEV), UMR 7179 MNHN-CNRS, Brunoy, France

Supporting information S1 - Table 1:

Tracking details for each of the 35 dyads.

ID pair	Adult ID tag	Adult tag manufacturer	Adult tag model	Adult tracking period	Juvenile ID tag	Juvenile tag manufacturer	Juvenile tag model	Juvenile cohort (year)
H1_2016	TY5338	Ecotone	Skua-H	Oct. 2015 – Apr. 2019	TY5345	Ecotone	Skua-H	2016
H6_2016	TY4553	Ecotone	Skua-H	Feb. 2014 – Feb. 2017	TY5346	Ecotone	Skua-H	2016
H4_2016	TY5286	Ecotone	Skua-H	Feb. 2015 – May 2022	TY5343	Ecotone	Skua-H	2016
G2_2016	TY6295	Ornitela	OT-50	July 2018 – Dec. 2019 + Jan. 2022 – Feb. 2023	TY5344	Ecotone	Saker-H	2016
A6_2016	BZ0149	Ornitela	OT-50	Jan. 2022 – Feb. 2023	TY5349	Microwave	BirdSolar-70	2016
A2_2017	TY6287	Ornitela	OT-50	Jan. 2018 – July 2022	TY6285	Ornitela	OT-50	2017
H10_2017	TY6282	E-obs	BirdSolar-57	Aug. 2019 – Aug. 2020	TY6279	Ornitela	OT-50	2017
H11_2018	TY5067	Ornitela	OT-50	Jan. 2019 – July 2021	BZ0002	Ornitela	OT-50	2018
HA17_2018	BZ0053	Ornitela	OT-50	Mar. 2019 – Mar. 2021	BZ0050	Ornitela	OT-50	2018
H4_2018	TY5286	Ecotone	Skua-H	Feb. 2015 – May 2022	BZ0003	Ecotone	Skua-H	2018
G2_2018	TY6295	Ornitela	OT-50	July 2018 – Dec. 2019 + Jan. 2022 – Feb. 2023	TY6294	Ecotone	Skua-H	2018
G3_2018	TY6277	Ecotone	Skua-H	Nov. 2016 – July 2021	BZ0005	Ornitela	OT-50	2018
H11_2019	TY5067	Ornitela	OT-50	Jan. 2019 – July 2021	BZ0076	Ornitela	OT-50	2019
G2_2019	TY6295	Ornitela	OT-50	July 2018 – Dec. 2019 + Jan. 2022 – Feb. 2023	BZ0015	Ornitela	OT-50	2019
HA12_2019	BZ0097	Ornitela	OT-50	Jan. 2021 – Feb. 2023	BZ0057	Ornitela	OT-50	2019
HA11_2019	BZ0073	Ornitela	OT-50	Dec. 2018 – June 2022	BZ0069	Ornitela	OT-50	2019
G4_2019	TY6278	Ecotone	Skua-H	Jan. 2017 – Feb. 2023	BZ0007	Ecotone	Skua-H	2019
H4_2019	TY5286	Ecotone	Skua-H	Feb. 2015 – May 2022	TY6297	Ecotone	Skua-H	2019
H10_2019	TY6282	E-obs	BirdSolar-57	Aug. 2019 – Aug. 2020	BZ0009	Ornitela	OT-50	2019
HA17_2020	BZ0053	Ornitela	OT-50	Mar. 2019 – Mar. 2021	BZ0099	Ornitela	OT-50	2020
HA13_2020	BZ0060	Ornitela	OT-50	Mar. 2020 – Feb. 2023	BZ0062	Ornitela	OT-50	2020
A6_2020_1	BZ0149	Ornitela	OT-50	Jan. 2022 – Feb. 2023	BZ0090	Ornitela	OT-50	2020
A6_2020_2	BZ0149	Ornitela	OT-50	Jan. 2022 – Feb. 2023	BZ0091	Ornitela	OT-50	2020
HA1_2020	BZ0098	Ornitela	OT-50	Nov. 2020 – Feb. 2023	BZ0100	Ornitela	OT-50	2020
A4_2020	BZ0148	Ornitela	OT-50	Feb. 2022 – Feb. 2023	BZ0088	Ornitela	OT-50	2020
H7_2020	TY6286	Ornitela	OT-50	Nov. 2017 – Feb. 2023	BZ0079	Ornitela	OT-50	2020
HA9_2020	BZ0061	Ornitela	OT-50	Mar. 2020 – Feb. 2023	BZ0101	Ornitela	OT-50	2020
D15_2020	BZ0095	Ornitela	OT-50	Dec. 2021 – Feb 2023	BZ0041	Ornitela	OT-50	2020
H10_2020	TY6282	E-obs	BirdSolar-57	Aug. 2019 – Aug. 2020	BZ0080	E-obs	BirdSolar-57	2020
H6_2021	TY4553	Ornitela	OT-50	Dec. 2019 – Feb. 2023	BZ0094	Ornitela	OT-50	2021
A6_2021	BZ0149	Ornitela	OT-50	Jan. 2022 – Feb. 2023	BZ0143	Ornitela	OT-50	2021
A2_2021	TY6287	Ornitela	OT-50	Jan. 2018 – July 2022	BZ0146	Ornitela	OT-50	2021
G2_2022	TY6295	Ornitela	OT-50	July 2018 – Dec. 2019 + Jan. 2022 – Feb. 2023	BZ0139	Ornitela	OT-50	2022
HA15_2022	BZ0072	Ornitela	OT-50	Jan. 2019 – Feb. 2023	BZ0170	Ornitela	OT-50	2022
H10_2022	TY6282	E-obs	BirdSolar-57	Aug. 2019 – Aug. 2020	BZ0155	Ornitela	OT-50	2022

Supporting information S1 - Table 2:

Details of the composition of each of the 35 dyads. There was no collinearity between variables 'Juvenile sex', 'Juvenile type of independence' and 'Region'. Sex / Region: $\chi^2=0.01$, $p=0.92$; Sex / Independence: $\chi^2=0.01$, $p=0.91$; Region / Independence: $\chi^2=0.07$, $p=0.78$.

ID pair	Adult ID tag	Adult sex	Adult age at GPS equipment	Juvenile ID tag	Juvenile sex	Juvenile type of independence	Region	Territory
G4_2019	TY6278	Male	6 years	BZ0007	Male	Early	Massif Central	G4
H11_2018	TY5067	Male	7 years	BZ0002	Female	Early	Massif Central	H11
H11_2019	TY5067	Male	7 years	BZ0076	Male	Early	Massif Central	H11
H10_2017	TY6282	Female	>6 years	TY6279	Female	Early	Massif Central	H10
H10_2019	TY6282	Female	>6 years	BZ0009	Male	Late	Massif Central	H10
H10_2020	TY6282	Female	>6 years	BZ0080	Female	Early	Massif Central	H10
H10_2022	TY6282	Female	>6 years	BZ0155	Male	Late	Massif Central	H10
G2_2016	TY6295	Male	>6 years	TY5344	Female	Early	Massif Central	G2
G2_2018	TY6295	Male	>6 years	TY6294	Female	Late	Massif Central	G2
G2_2019	TY6295	Male	>6 years	BZ0015	Male	Late	Massif Central	G2
G2_2022	TY6295	Male	>6 years	BZ0139	Male	Early	Massif Central	G2
HA17_2018	BZ0053	Male	>6 years	BZ0050	Male	Early	Alps	HA17
HA17_2020	BZ0053	Male	>6 years	BZ0099	Male	Early	Alps	HA17
HA13_2020	BZ0060	Female	>6 years	BZ0062	Male	Late	Alps	HA13
HA12_2019	BZ0097	Female	>6 years	BZ0057	Female	Late	Alps	HA12
H1_2016	TY5338	Male	>6 years	TY5345	Male	Early	Massif Central	H1
H6_2016	TY4553	Male	>6 years	TY5346	Male	Late	Massif Central	H6
H6_2021	TY4553	Male	>6 years	BZ0094	Female	Early	Massif Central	H6
HA11_2019	BZ0073	Male	>6 years	BZ0069	Female	Early	Alps	HA11
G3_2018	TY6277	Male	>6 years	BZ0005	Female	Early	Massif Central	G3
HA1_2020	BZ0098	Male	>6 years	BZ0100	Female	Early	Alps	HA1
HA15_2022	BZ0072	Female	>6 years	BZ0170	Male	Early	Alps	HA15
A4_2020	BZ0148	Female	>6 years	BZ0088	Male	Late	Massif Central	A4
H4_2016	TY5286	Male	>6 years	TY5343	Female	Early	Massif Central	H4
H4_2018	TY5286	Male	>6 years	BZ0003	Male	Early	Massif Central	H4
H4_2019	TY5286	Male	>6 years	TY6297	Female	Early	Massif Central	H4
A2_2017	TY6287	Female	>6 years	TY6285	Male	Early	Massif Central	A2
A2_2021	TY6287	Female	>6 years	BZ0146	Female	Early	Massif Central	A2
A6_2016	BZ0149	Male	>6 years	TY5349	Female	Late	Massif Central	A6
A6_2020_1	BZ0149	Male	>6 years	BZ0090	Female	Early	Massif Central	A6
A6_2020_2	BZ0149	Male	>6 years	BZ0091	Female	Early	Massif Central	A6
A6_2021	BZ0149	Male	>6 years	BZ0143	Male	Late	Massif Central	A6
H7_2020	TY6286	Female	>6 years	BZ0079	Female	Early	Massif Central	H7
HA9_2020	BZ0061	Male	>6 years	BZ0101	Male	Early	Alps	HA9
D15_2020	BZ0095	Female	>6 years	BZ0041	Female	Early	Alps	D15

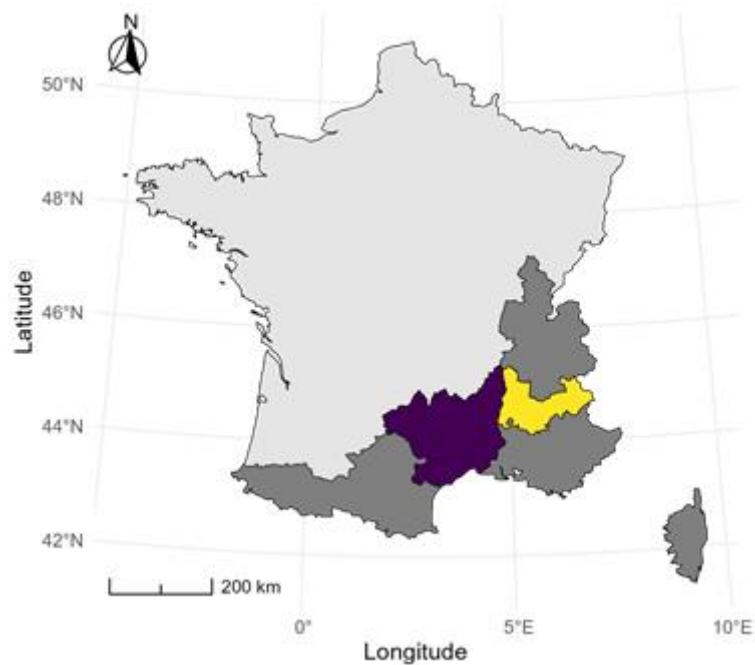
Supporting information S1 - Table 3:

Environmental data used in the construction of the Manly distance.

Category	Name	Codes	Description	Source
Land-cover	Open areas	13, 18	Meadows and grasslands	OSO (Theia-land)
	Urban areas	1, 2, 3, 4	Urban areas and roads	
	Rocky areas	20, 21, 22	Rocky areas and glaciers	
	Wetlands	23	Rivers, lakes and wetlands	
	Forests	16, 17, 19	Coniferous and deciduous trees	
	Crop lands	5 to 12, 14, 15	Crops, vineyards and orchards	
Topography	Rugged terrain	-	VRM > 0.05	BDALT1 (IGN)
	Hilly terrain	-	VRM between 0.01 and 0.05	
	Flat terrain	-	VRM < 0.01	

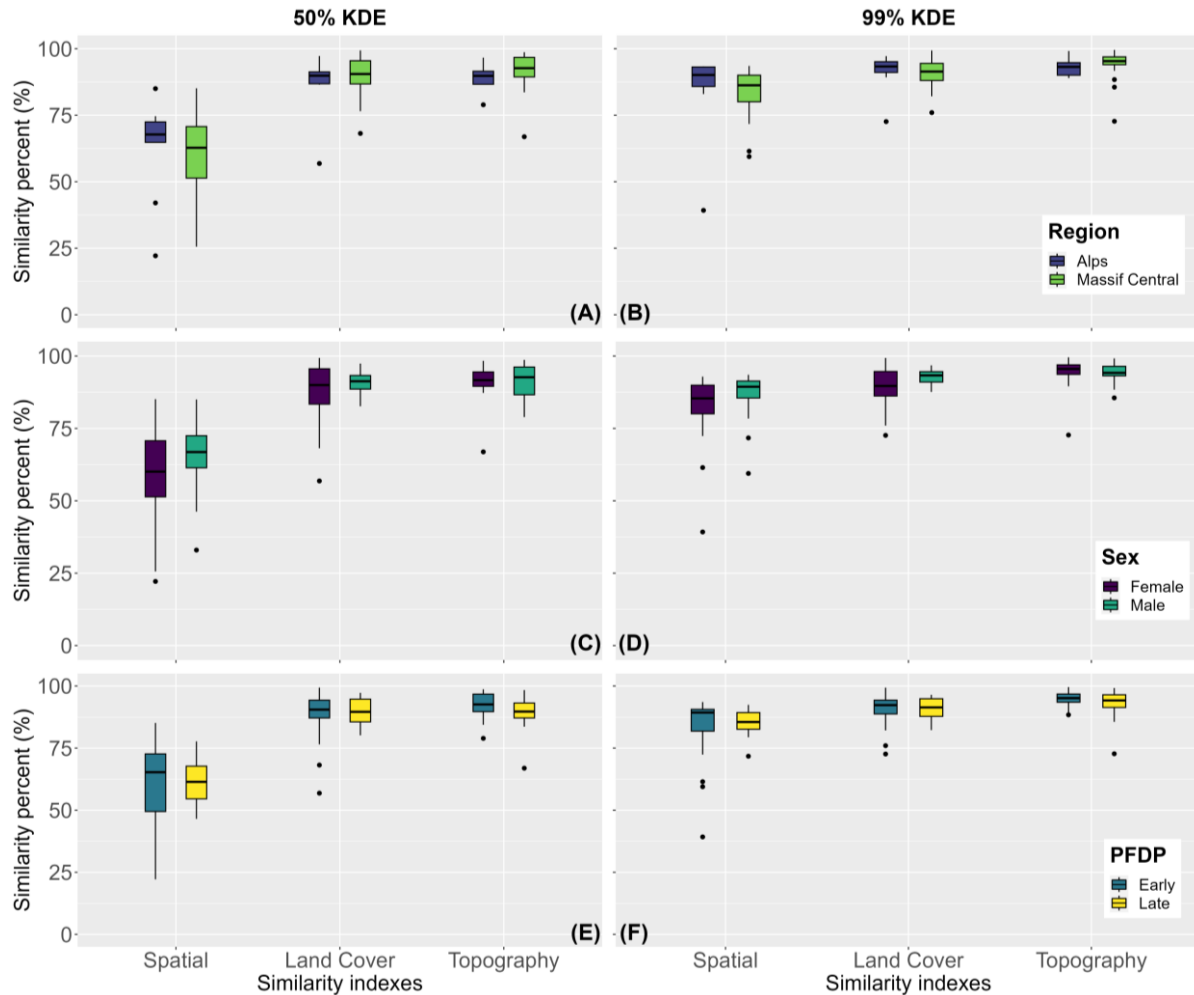
Supporting information S1 - Figure 1:

Map of the study areas in France, showing the golden eagle distribution area in dark grey and the two study sites (the Massif Central in dark blue and the Alps in yellow).



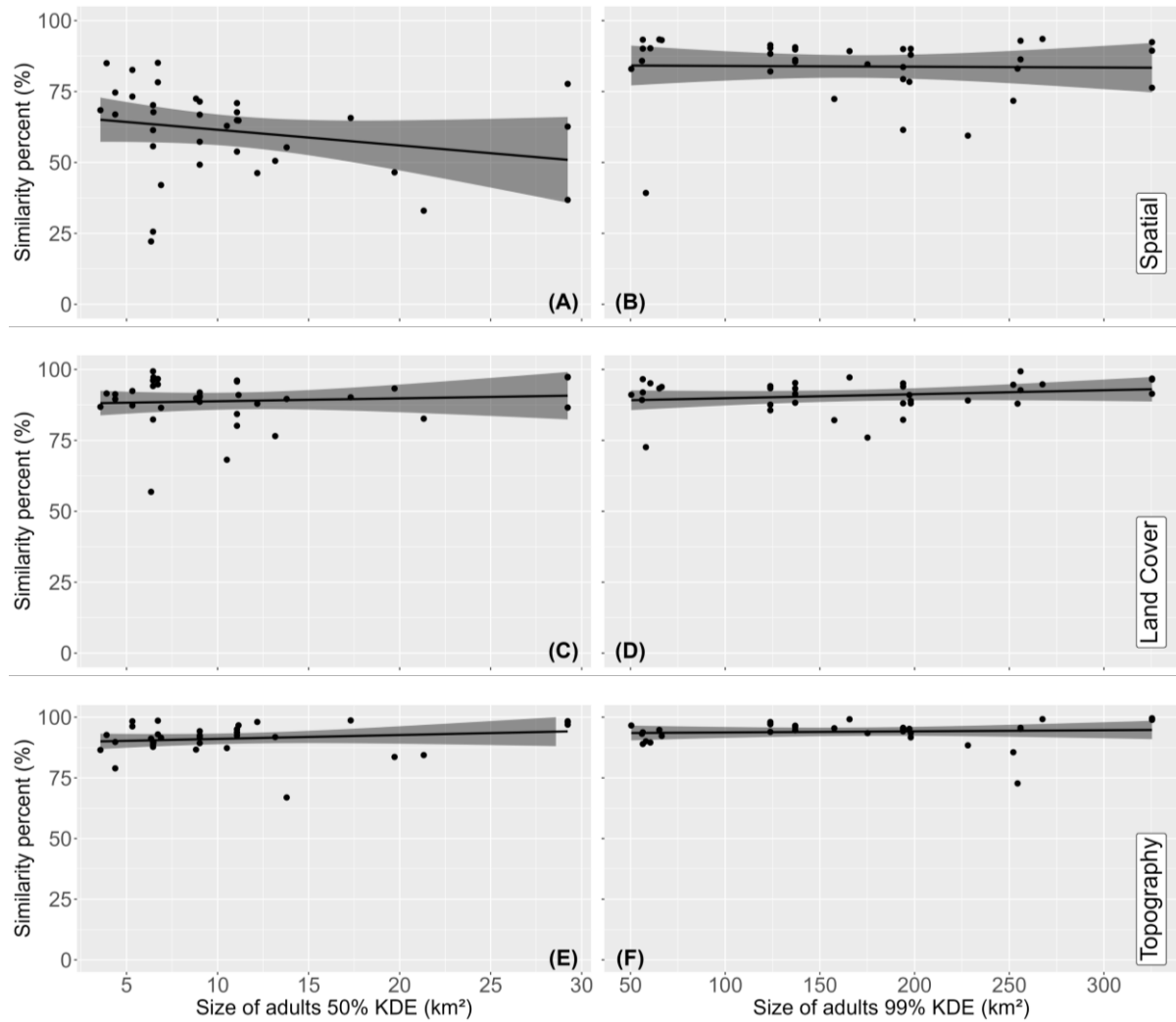
Supporting information S1 - Figure 2:

Distribution of the three similarity indices (spatial index, land-cover index, topography index) for the complete period, according to the region (A and B), the sex of the juvenile (C and D) and the PFDP duration (E and F). Results of the 50% KDE are in the left panel, and those of the 99% KDE are in the right panel.



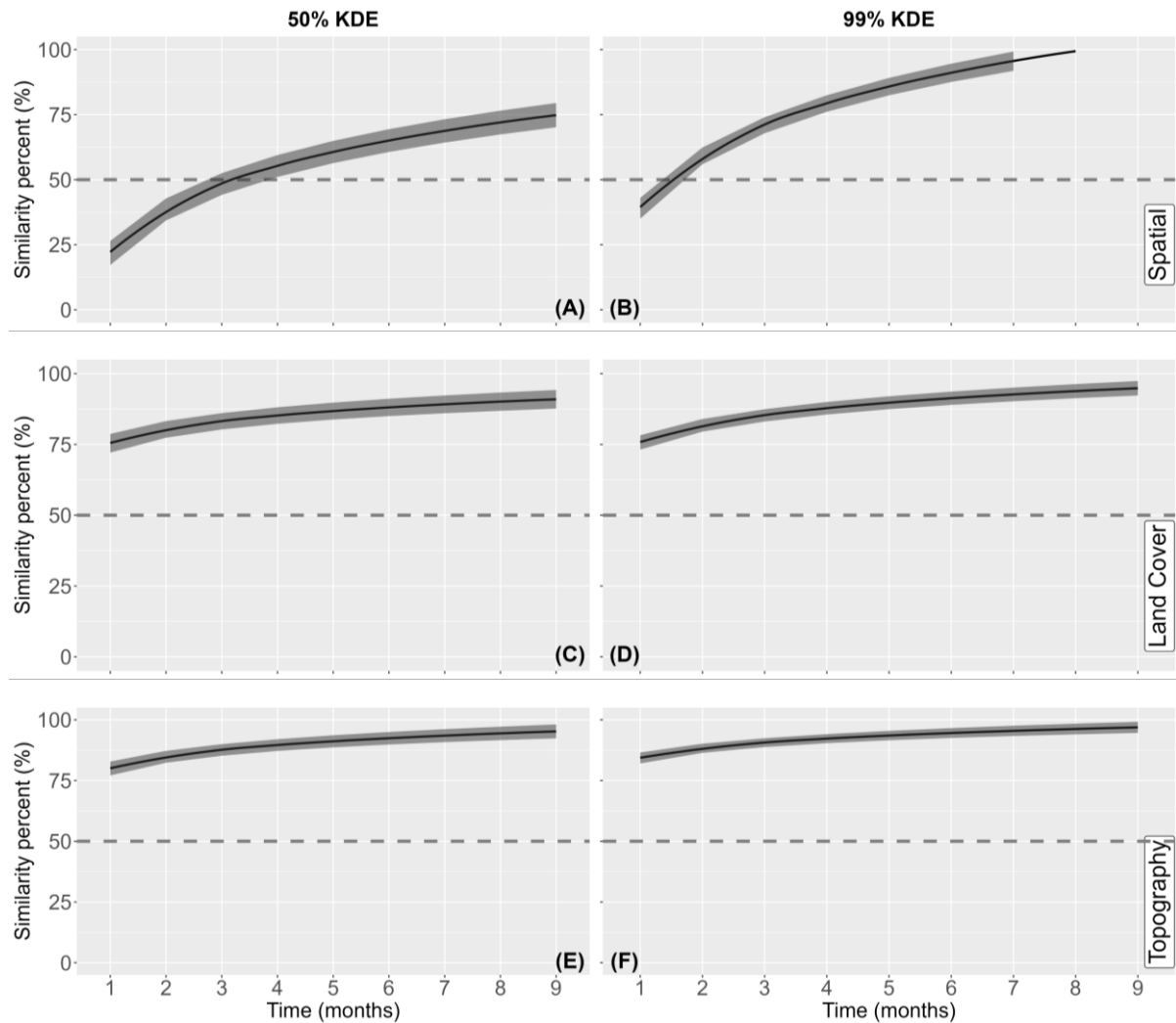
Supporting information S1 - Figure 3:

Smoothed regression lines and 95% confidence intervals of the three similarity indices for the complete period, according to the size of adult home-ranges: spatial index (A and B), land-cover index (C and D) and topography index (E and F). Results of the 50% KDE are in the left panel, and those of the 99% KDE are in the right panel.



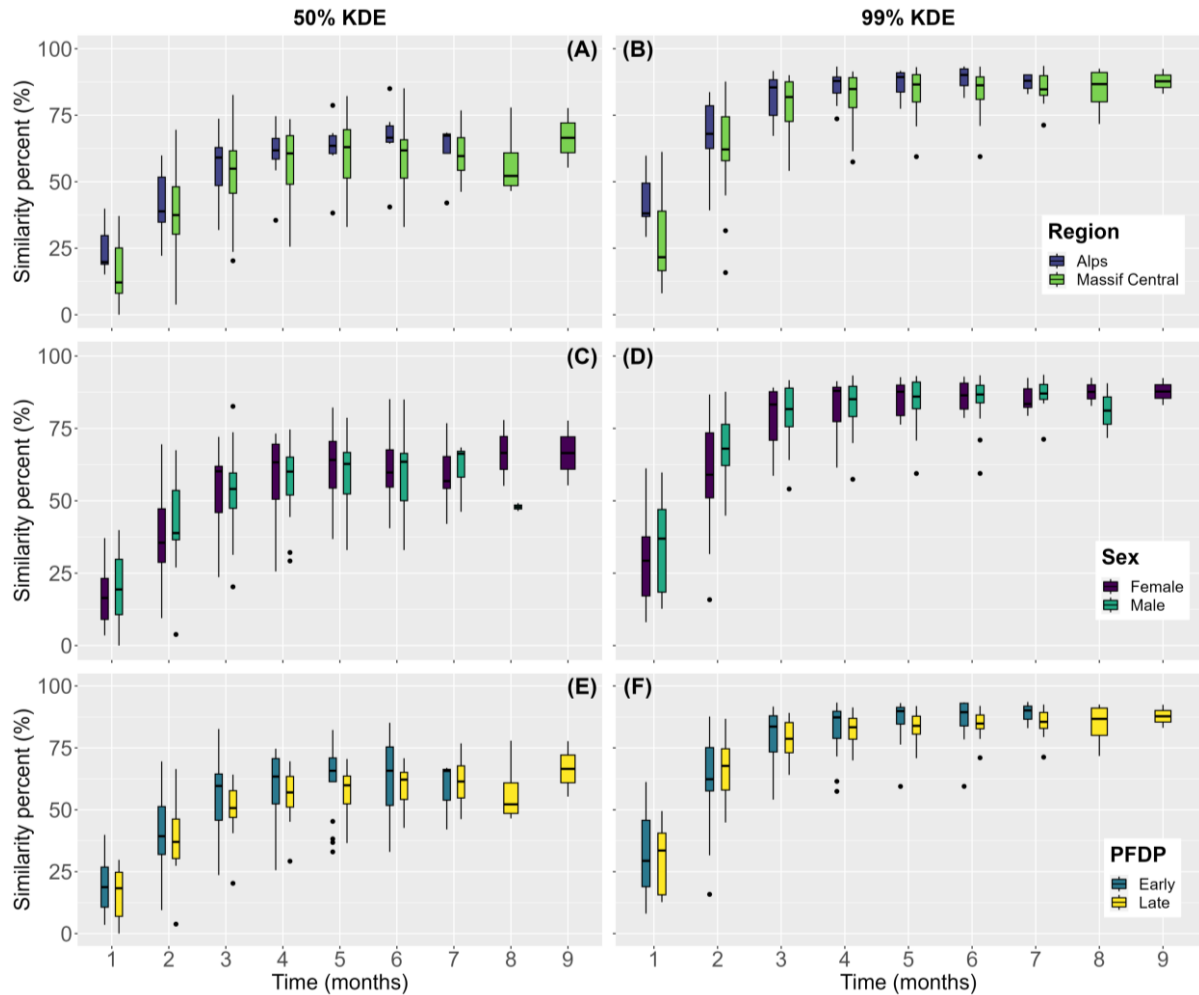
Supporting information S1 - Figure 4:

Predictions from the best linear mixed-effects models for each similarity index and 95% confidence intervals over the gradual expansion. Spatial index (A and B), land-cover index (C and D) and topography index (E and F). Results of the 50% KDE are in the left panel, and those of the 99% KDE are in the right panel. The horizontal dotted line shows the threshold of non-independence between juveniles and adults: a value above this threshold means 'similarity' whereas a value under this threshold means 'dissimilarity'.



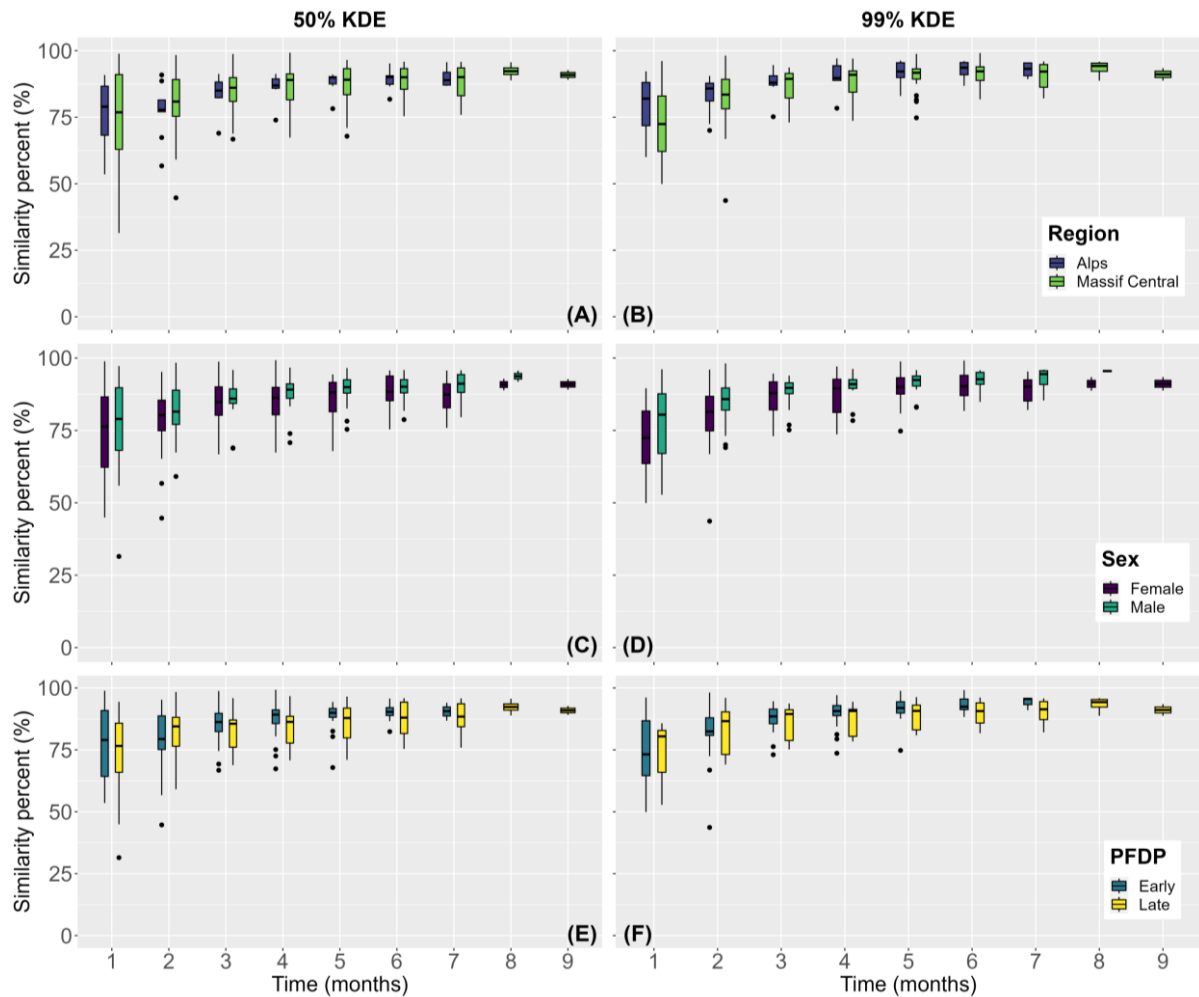
Supporting information S1 - Figure 5:

Distribution of the **spatial index** for the gradual expansion, according to the region (A and B), to the sex of the juvenile (C and D) and the PFDP duration (E and F). Results of the 50% KDE are in the left panel, and those of the 99% KDE are in the right panel.



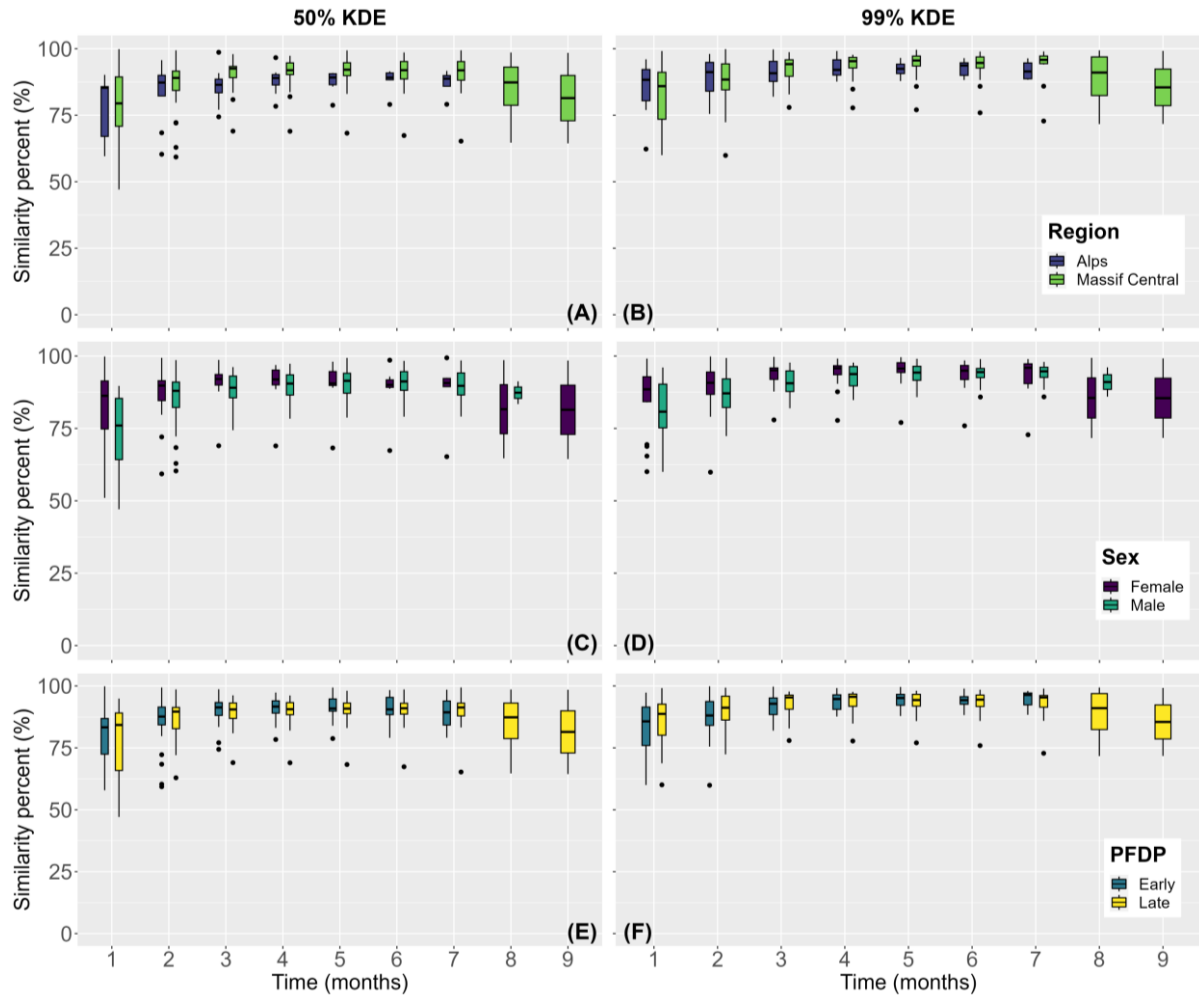
Supporting information S1 - Figure 6:

Distribution of the **land-cover index** for the gradual expansion, according to the region (A and B), to the sex of the juvenile (C and D) and the PFDP duration (E and F). Results of the 50% KDE are in the left panel, and those of the 99% KDE are in the right panel.



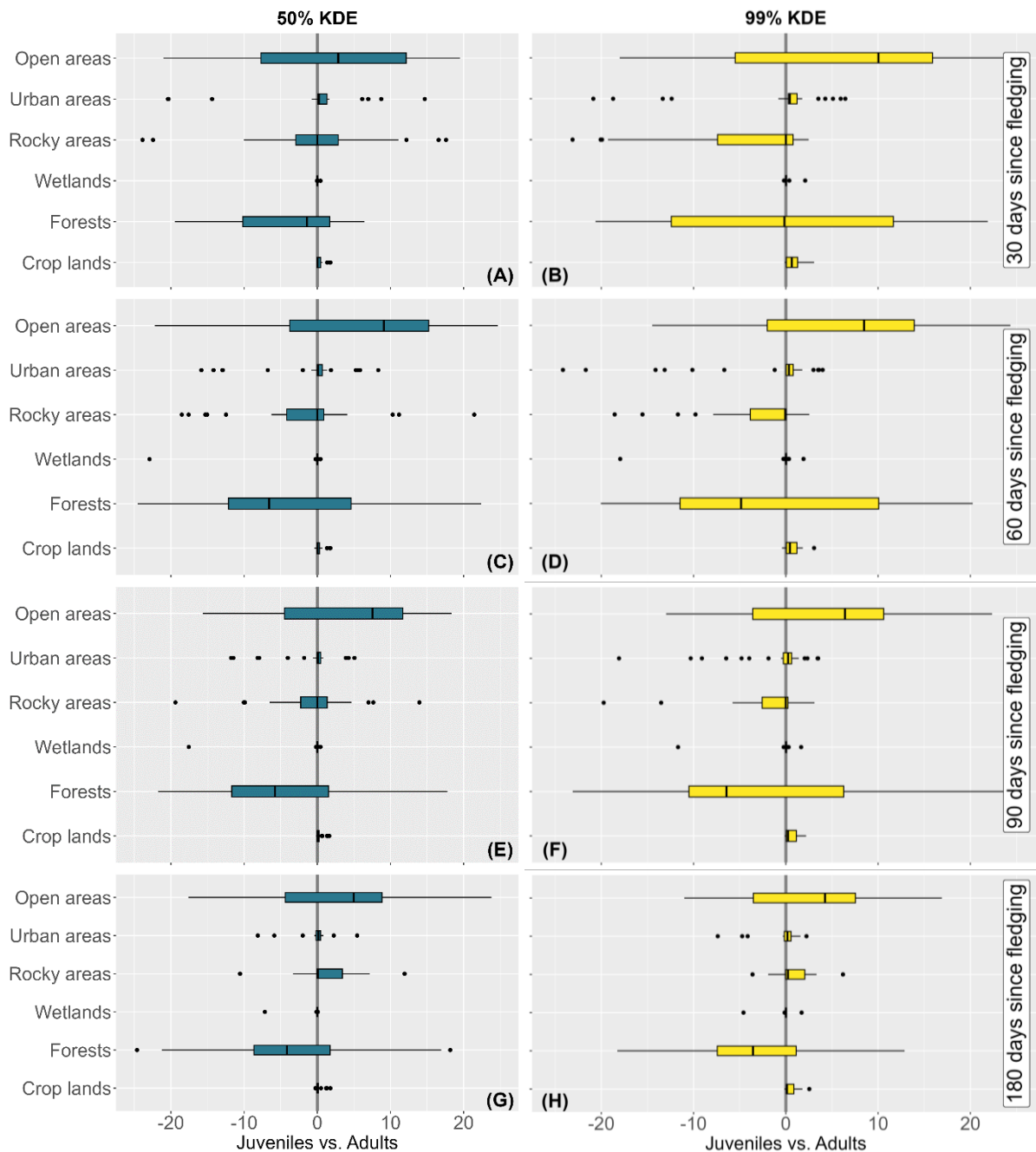
Supporting information S1 - Figure 7:

Distribution of the **topography index** for the gradual expansion, according to the region (A and B), to the sex of the juvenile (C and D) and the PFDP duration (E and F). Results of the 50% KDE are in the left panel, and those of the 99% KDE are in the right panel.



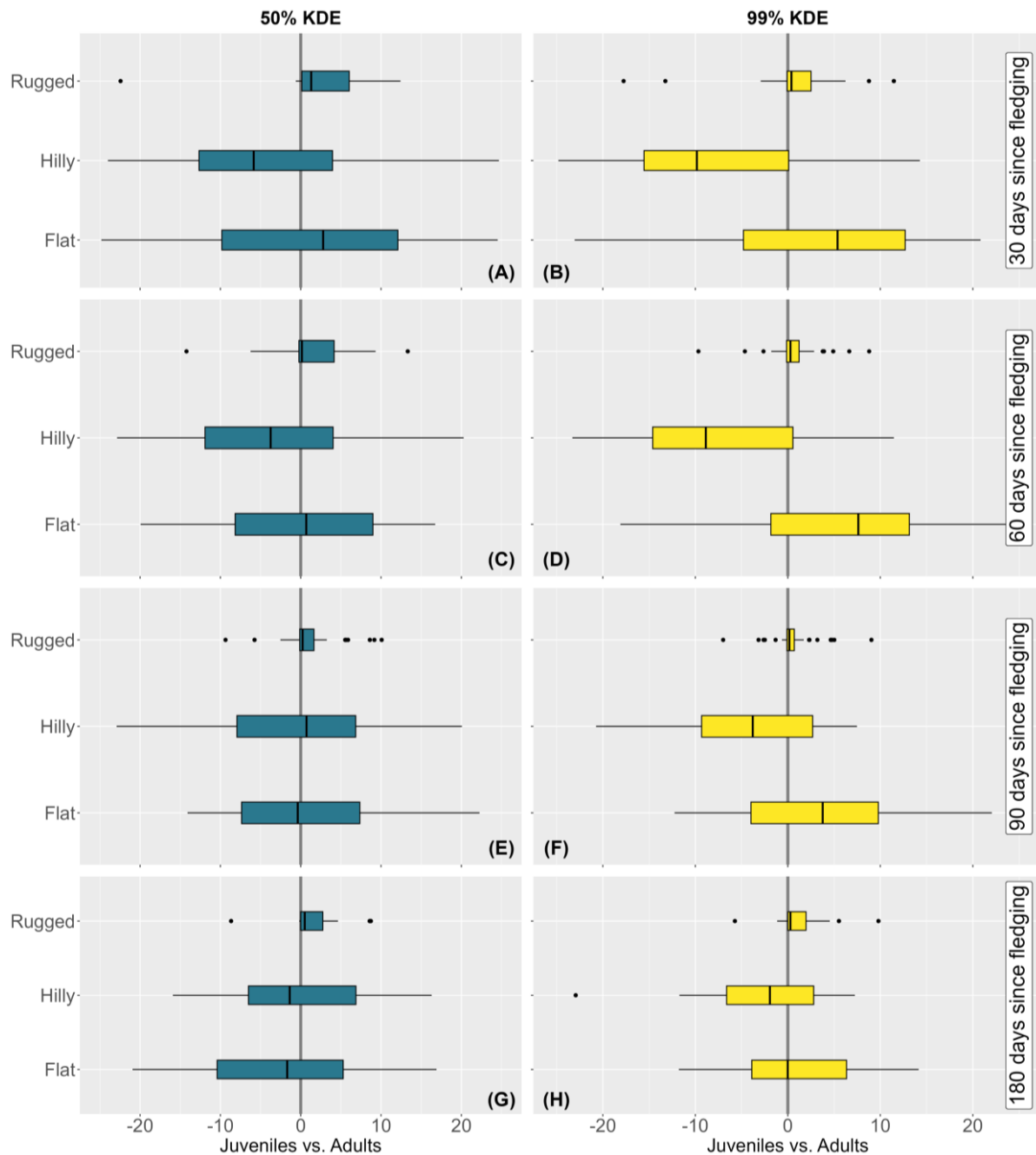
Supporting information S1 - Figure 8:

Differences in habitat use between juveniles and adults in terms of land-cover for the gradual expansion. Results of the 50% KDE are in the left panel (in blue), and those of the 99% KDE are in the right panel (in yellow). The first row (A and B) corresponds to the first step of the gradual expansion, i.e. the first 30 days after fledging. The second row (C and D) corresponds to the second step, i.e. 60 days after fledging. The third row (E and F) corresponds to the third step, i.e. 90 days after fledging. And the last row (G and H) corresponds to the sixth step, i.e. 180 days after fledging. On each graph, the X-axis represents the differences in habitat use between adults and juveniles, which were calculated for each habitat class as the difference between a juvenile and the corresponding adult in the ratio of an individual's locations per habitat to the individual's total locations. The vertical grey line shows a lack of difference in habitat use between juveniles and adults. Positive values indicate a habitat used more by adults than juveniles, and negative values indicate the reverse.



Supporting information S1 - Figure 9:

Differences in habitat use between juveniles and adults in terms of topography for the gradual expansion. Results of the 50% KDE are in the left panel (in blue), and those of the 99% KDE are in the right panel (in yellow). The first row (A and B) corresponds to the first step of the gradual expansion, i.e. the first 30 days after fledging. The second row (C and D) corresponds to the second step, i.e. 60 days after fledging. The third row (E and F) corresponds to the third step, i.e. 90 days after fledging. And the last row (G and H) corresponds to the sixth step, i.e. 180 days after fledging. On each graph, the X-axis represents the differences in habitat use between adults and juveniles, which were calculated for each habitat class as the difference between a juvenile and the corresponding adult in the ratio of an individual's locations per habitat to the individual's total locations. The vertical grey line shows a lack of difference in habitat use between juveniles and adults. Positive values indicate a habitat used more by adults than juveniles, and negative values indicate the reverse.



Annexe 4 - Chapitre 2

SUPPORTING INFORMATION – S2

Using juvenile movements as a proxy for adult habitat and space use in long-lived territorial species: a case study on the golden eagle

Arzhela Hemery¹, Olivier Duriez¹, Christian Itty², Pierre-Yves Henry³ & Aurélien Besnard¹

1. CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Montpellier, France
2. Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint-Gervais sur Mare, France
3. Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France & Mécanismes Adaptatifs et Évolution (MECADEV), UMR 7179 MNHN-CNRS, Brunoy, France

INTRODUCTION

During their post-fledging dependence period (PFDP), juvenile golden eagles sometimes perform long-range excursions out of their natal home-range (Weston et al. 2013). The characteristics of these excursions vary between individuals in terms of length, duration or frequency (Hemery and Itty *unpub. data*). As the goal of our approach was to find a method to approximate the home-range of adults by tracking only juveniles during the PFDP, we had to discard these long-range excursions from the dataset. However, in future uses of our approach, the adult home-range will be unknown. The method to infer long-range excursions of juveniles must then be independent of knowledge of the boundaries of the adult home-range.

As this method (hereafter referred to as the ‘unknown adult home-range’ method) is completely naive about the actual adult home-range, it should lead to lower values of juvenile-to-adult similarities than the method detailed in the main text (hereafter referred to as the ‘known adult home-range’ method). The values of similarity obtained with the ‘unknown adult home-range’ method would be those to be expected in studies that have no adult tracking data, and completely substitute adult tracking by juvenile tracking.

MATERIALS AND METHODS

Kernel density estimators (KDEs) were calculated for each juvenile based on the entire tracking-data collected between fledging and departure from their natal home-range, i.e. including long-range excursions out of their natal home-range. We calculated the levels of KDE between the 50% and the 99% KDE at 1% interval, and calculated their size. We then relied on the distribution of the size of KDEs: the more numerous and longer the excursions, the higher the size of the KDE, with an exponential increase.

To keep the local movements and to exclude most long-range excursions, we looked for a threshold in the levels of KDE, above which the size rapidly increased (steeper slope coefficient). It was not possible to use the KDE method with the same isopleth for all juveniles, as a standardized method, because the characteristics of these excursions varied widely between individuals and the size of the adult home-ranges also vary. Setting the same threshold for all juveniles was then not conceivable because for some of them many local movements within their natal home-range would have been excluded whereas for some others many long-range excursions would have been retained.

We fitted a piecewise regression per juvenile with the ‘segmented’ R-package (Muggeo 2008), in order to estimate the breakpoint in the KDEs levels that best separated moderated size KDEs, assumed to characterize local movements within the natal home-range, from exponentially increasing KDEs, *a priori* resulting from the increasing inclusion of long-range excursions. We then discarded all data beyond these individual breakpoints from the juvenile datasets. Finally, we calculated the three indices (spatial, land-cover and topography) for the complete period and the gradual expansion with those final datasets.

RESULTS

The individual thresholds obtained varied between the 89% KDE and the 97% KDE, with a median at 95% KDE (mean at 94% KDE) (Supporting information S2 - Fig.1).

These individual breakpoints yielded quite similar results for similarity indices calculated with the 'known adult home-range' method and the 'unknown adult home-range' method (Supporting information S2 - Fig.2 & 3; see main text for comparison).

CONCLUSION

Slight differences between both methods were due to the fact that for some individuals, the 'unknown adult home-range' method failed to correctly discriminate local movements from long-range excursions. Indeed, visual inspections showed that this method worked quite well but not perfectly because for some individuals local movements were excluded and some long-range excursions were kept.

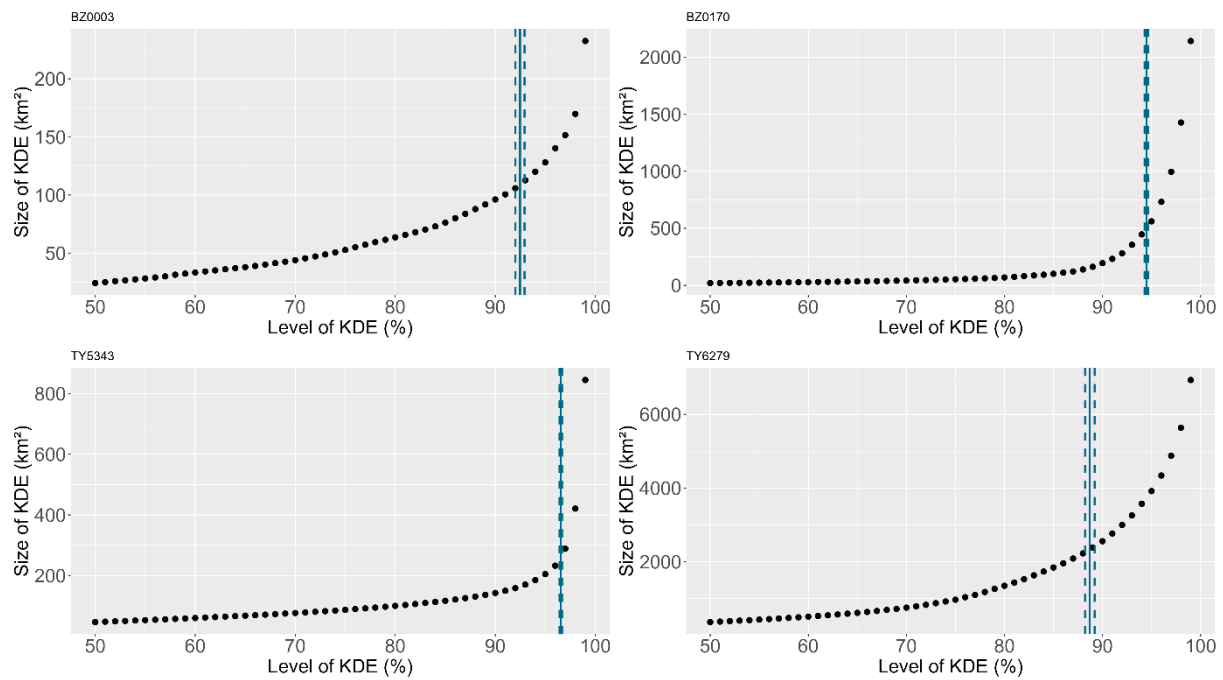
In the absence of a more appropriate method for separating local movements within the home-range from long-range excursions in a way that is both automatic and reliable, we suggest to use the 'unknown adult home-range' method to keep predominantly local movements from juveniles on home-ranges where no adult has been tracked.

REFERENCES

- Muggeo, V.M.R. (2008) Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R News* 8/1, 20–25.
- Weston, E.D., Whitfield, D.P., Travis, J.M.J. and Lambin, X. (2018) The contribution of flight capability to the post-fledging dependence period of golden eagles. – *J. Avian Biol.* 49: 1–11.

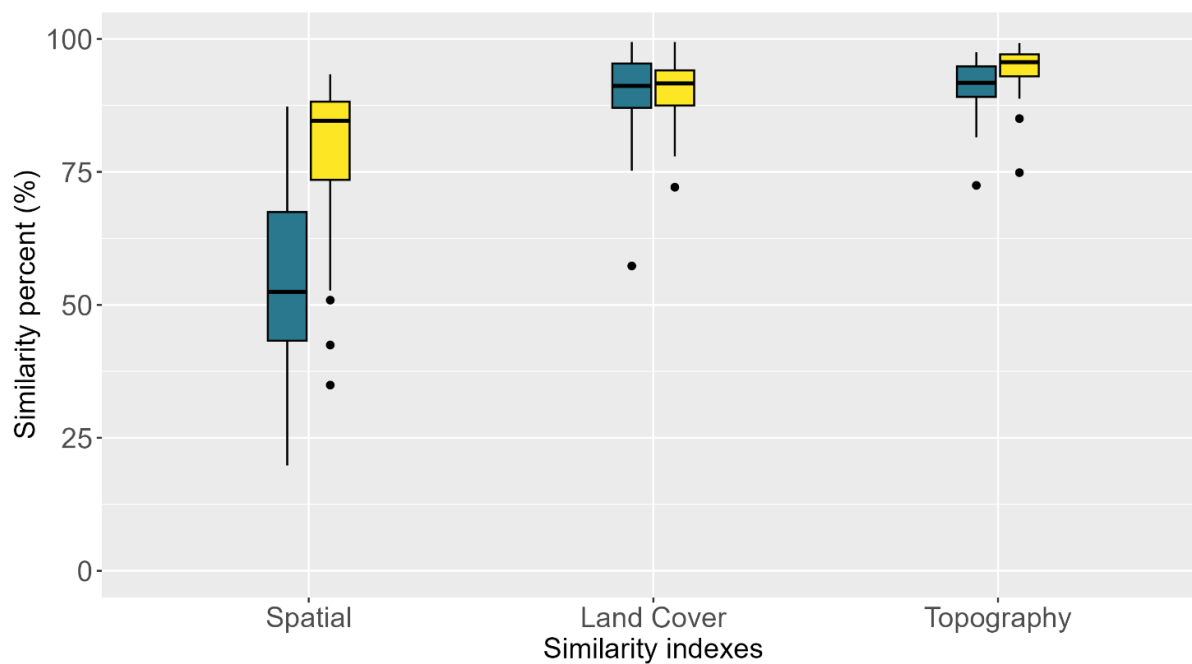
Supporting information S2 - Figure 1:

Four examples of individual's plots showing the increase of the size of a juvenile's Kernel Density Estimators (KDEs) depending on the level of KDE, between 50% and 99% KDE, calculated with their whole dataset. The vertical blue solid line shows the level of KDE calculated by the piecewise regression as the breakpoint (the dotted lines corresponding to the standard-error associated with this breakpoint). The levels of KDE on the right of the blue line are considered to include long-range excursions in their estimation, and those on the left are considered to include predominantly local movements within the natal home-range. This was used to define juveniles' home-ranges and called the 'unknown adult home-range' method.



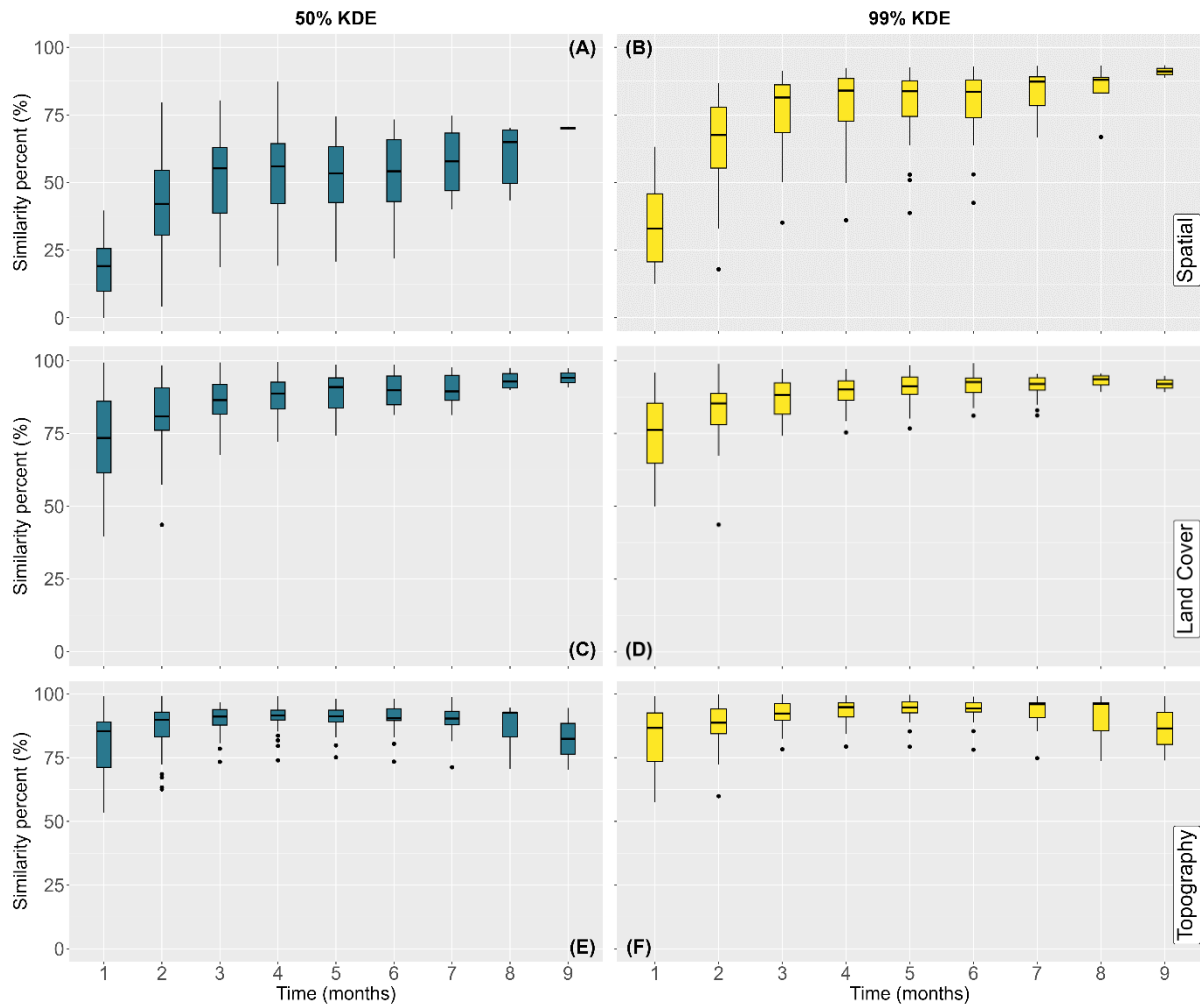
Supporting information S2 - Figure 2:

Distribution of the three similarity indices (spatial index, land-cover index, topography index) in home-ranges of adult and juvenile golden eagles for the complete period and both 50% (blue) and 99% (yellow) kernel density estimators (KDEs), based on the 'unknown adult home-range' method to define juveniles' home-ranges.



Supporting information S2 - Figure 3:

Distribution of the three indices for the gradual expansion analysis: spatial index (A and B), land-cover index (C and D) and topography index (E and F), for the 50% KDE (left panel, blue), and the 99% KDE (right panel, yellow), based on the 'unknown adult home-range' method to define juveniles' home-ranges.



Annexe 5 - Chapitre 3

SUPPORTING INFORMATION - S1

Orographic and thermal updrafts reconstructions

Arzhela Hemery¹, Olivier Duriez¹, Nicolas Courbin¹, Jacinthe Paradis¹, Capucine Grignard¹, Christian Itty², Pierre-Yves Henry³ & Aurélien Besnard¹

1. CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Montpellier, France
2. Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint-Gervais sur Mare, France
3. Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France & Mécanismes Adaptatifs et Évolution (MECADEV), UMR 7179 MNHN-CNRS, Brunoy, France

INTRODUCTION

Airspace is a dynamic habitat, driven by many different airflows at different scales (Diehl 2013). Species living in airspace must be able to navigate within this dynamic medium with minimum risk (Shepard et al. 2016). Soaring birds show a diversity of types of flight, results of adaptations to this dynamic habitat that allow them to optimize flight under various aerological conditions through gliding, thermal soaring and linear soaring (Harel et al. 2016). These three types of flight enable them to travel at low cost, as individuals take advantage of airflows to fly without flapping, hence greatly decreasing energy costs compared to flapping flight (Videler 2005). They can thus cover long distances or gain altitude while saving energy compared with the same displacement in flapping flight (Spaar 1997, Shamoun-Baranes et al. 2003, 2016). Thermal soaring is driven by thermal updrafts, which are triggered by a difference in air temperature between two surfaces (e.g. a meadow in the middle of a forest), and are therefore the result of an interaction between solar insulation on the ground and land-use (Martens 2021). Linear soaring is driven by orographic updrafts, which are created when the wind meets a relief: a wind facing the slope will rise and create an updraft (Martens 2021). As orographic updrafts develop relatively close to the ground, soaring birds will tend to fly at low altitude when using them (Katzner et al. 2012, Scacco et al. 2022). Conversely, birds soaring in a thermal can fly several hundred (and even thousand) meters above the ground because thermal updrafts can reach several thousand meters high (Harel et al. 2016, Scacco et al. 2019).

When studying the aerial habitat selection of soaring birds, it is necessary to include in the analyses the variables that characterize updrafts. However, such variables are rarely directly available, and generally not at a sufficiently precise spatial resolution to make their use relevant for habitat selection analyses. As orographic updrafts are created when the wind meets a relief, this variable can be reconstructed using wind data and topography data. Likewise, thermal updrafts are created by a difference in air temperature between two different surfaces and can be reconstructed with data that describe how the air heats up. Several authors have already reconstructed these variables for their study areas using mathematical equations, and have demonstrated their efficiency in predicting thermal and orographic updrafts (Brandes and Ombalski 2004, Bohrer et al. 2012, Tikkanen et al. 2018, Eisaguirre et al. 2019, Hanssen et al. 2020, Sandhu et al. 2022, Scacco et al. 2022). Here we explain how we reconstructed both thermal and orographic updrafts variables using the similar equations, adapted to the data covering France entirely with a fine spatial resolution of 250x250 m.

MATERIALS AND METHODS

Orographic updrafts

As orographic updrafts are created when the wind meets a relief, we need wind data and topography data to reconstruct them. The orographic updraft velocity, w_0 , is calculated using following equations (1) and (2), and is given in $m.s^{-1}$ (Brandes and Ombalski 2004, Bohrer et al. 2012):

$$(1) C_{\alpha} = \sin(\theta) \times \cos(\alpha - \beta)$$

$$(2) w_0 = v \times C_{\alpha}$$

where θ is the inclination angle of the slope (in radians), β is the orientation angle of the slope with respect to north (in radians and clockwise), and α is the angle between the wind origin vector and north. This angle is measured clockwise (an easterly wind corresponds to an angle of $\pi/2$). C_{α} is the lift coefficient. v is the wind speed, in $m.s^{-1}$. When $\alpha = \beta$ (the wind faces the slope), w_0 is positive and only

dependent on wind speed and slope inclination. On the contrary, when $\alpha = -\beta$ (the wind goes down the slope), w_0 is negative.

Wind data were extracted from the Météo-France AROME model (<https://portail-api.meteofrance.fr/web/fr/api/AROME>) at 10 m above ground level, with a 2.5x2.5 km resolution rescaled at 250x250 m. Wind data were available in hourly time steps (06:00 UTC to 18:00 UTC), every day for five years (from 2017-01-01 to 2021-12-31), resulting in 23 699 hours of data.

For the inclination and the orientation of the slope, we used the digital elevation model DEM with a 25x25 m resolution rescaled at a 250x250 m resolution (BDALTI from France's National Geographic Institute IGN <https://geoservices.ign.fr>).

Thermal updrafts

As thermal updrafts are triggered by a difference in air temperature between two different surfaces, we used data that describe how the air heats up. The thermal updrafts are predicted using the convective velocity scale, or Deardorff velocity, w^* , which is calculated following equation (3), and is given in m.s^{-1} (Deardorff 1970, Stull 1988, Bohrer et al. 2012).

$$(3) \quad w^* = \left[\frac{g \times z \times w\theta_v}{\theta_v} \right]^{1/3}$$

where g is the gravity ($= 9.81 \text{ m.s}^{-2}$), z is the boundary layer height (in meters), $w\theta_v$ is the buoyancy flux (in m.K.s^{-1}) and θ_v is the virtual potential temperature (in Kelvin). The contribution of the water vapor being negligible in w^* , when not calculated above the sea, w^* can be approximated using equation (3') (Bohrer et al. 2012, Treep et al. 2016, Nourani et al. 2021).

$$(3') \quad w^* \approx \left[\frac{g \times z \times \left(\frac{H}{\rho \times c_p} \right)}{T} \right]^{1/3}$$

where H is the surface sensible heat flux (in W.m^{-2}), T is the temperature at 50m above ground level (in Kelvin), ρ is the atmospheric density ($= 1.225 \text{ kg.m}^{-3}$) and c_p is the heat capacity ($= 1005 \text{ J.K.kg}^{-1}$). When H is negative, w^* results in negative thermal updrafts, which occur when the surface is cooling the atmosphere (for example at night, on snow-covered areas or after rain falls) (Bohrer et al. 2012).

All the parameters H , T and z were extracted from the Météo-France AROME model, with a 2.5x2.5 km resolution. At the latitudes of continental France ($42-51^\circ \text{ N}$), thermal updrafts have an average diameter of 1000 m at their top, an average height of 1000 to 2000 m at the best time of the day, and the distance between two thermal updrafts is around 2.5 times their height (Aupetit 2020, Martens 2021). Such a spatial resolution is then consistent with the spatial configuration of thermal updrafts. Data were available in hourly time steps (06:00 UTC to 18:00 UTC), every day for five years (from 2018-01-01 to 2022-12-31), resulting in 23 738 hours of data.

Birds minimal sink speeds

When a bird glides, he loses altitude unless he encounters an updraft that allows him to maintain or gain altitude (Pennycuik 2008, Lovette and Fitzpatrick 2016). Using aerodynamic theory, we calculated bird sink speed, i.e. his negative vertical velocity (the loss of altitude per unit of time). If a bird encounters an updraft whose vertical (upwards) speed is greater than his sink (downward) speed,

it will be able to gain altitude. Conversely, if the vertical speed of the updraft encountered is lower than his sink speed, it will be unable to take advantage of the updraft and will sink all the faster the greater the difference between his sink speed and the vertical speed of the updraft (Pennycuick 2008, Lovette and Fitzpatrick 2016). The sink speed depends on the bird's morphology, such as his weight, wingspan, etc. (Pennycuick 2008). We used the 'Flight' software from Pennycuick (2008) to calculate the minimum sink speed of 26 bird species, then classified into three categories according to their values (Supporting information S1 - Table 1). According to these values, we defined four thresholds of updraft velocities for these 26 different species: 0.2 m.s^{-1} for small birds like swallows, 0.4 m.s^{-1} for small raptors and swifts, 0.6 m.s^{-1} for medium sized raptors like kites, and 0.8 m.s^{-1} for large raptors and storks.

Reconstruction process

The aim was to spatially highlight the potential of each geographical sector to generate thermal and/or orographic updrafts, in order to consider these environmental variables in our model of collision risk with aerial infrastructures. For this purpose, we calculated the frequency of data above the four thresholds in order to quantify the potential of time available in an updraft for a bird. As these infrastructures are permanently present, once built, the temporal resolution we were interested in was then not hourly or daily, but annual to reflect the average potential of each area.

With five years of hourly data, the calculations of w_0 and w^* were too time-consuming for the whole France with a $250 \times 250 \text{ m}$ or even $2.5 \times 2.5 \text{ km}$ resolution. In order to reduce computing time, we took five small areas of $2.5 \times 2.5 \text{ km}$ in different parts of France, calculated on each of them both updraft velocities with all the hours, and then the frequency of data above the four thresholds of updraft velocities (0.2 m.s^{-1} , 0.4 m.s^{-1} , 0.6 m.s^{-1} , 0.8 m.s^{-1}). After that, we selected randomly and without replacement several batches of 1000 hours to calculate both updraft velocities on the same small areas and we estimated how many hours were needed to obtain a stable value for each frequency of data above the four thresholds. We have therefore chosen the multiple of 1000 hours (hereafter "X") which gave the value closest to that obtained with all the hours, the same X value for all the small areas.

We then sampled randomly these X hours in the whole dataset and calculated both w_0 and w^* for the whole of France and all these X hours. Finally, we calculated the frequency of data above the four thresholds, among these X hours and for the whole of France.

RESULTS

To reconstruct orographic updrafts, we found that 3000 hours were needed to get stable values, and 4000 hours for the thermal updrafts (Supporting information S1 - Figure 1). We then obtained five maps for the orographics (Supporting information S1 - Figure 2) and five other maps for the thermals (Supporting information S1 - Figure 3): one for each threshold and one for negative values. Negative values of thermals were inversely strongly correlated with positive values ($r = -0.73$ with w^* above 0.8 m.s^{-1}) unlike the orographics for which negative values were not correlated with positive values ($r = -0.24$ with w_0 above 0.8 m.s^{-1} ; $r = -0.37$ with w_0 above 0.2 m.s^{-1}) (Supporting information S1 - Figure 4).

REFERENCES

- Aupetit, H. 2020. Les visiteurs du ciel - Guide de l'air pour l'homme volant. – Flying Pages Europe.
- Bohrer, G., Brandes, D., Mandel, J. T., Bildstein, K. L., Miller, T. A., Lanzone, M., Katzner, T., Maisonneuve, C. and Tremblay, J. A. 2012. Estimating updraft velocity components over large spatial scales: Contrasting migration strategies of golden eagles and turkey vultures. – *Ecology Letters* 15: 96–103.
- Brandes, D. and Ombalski, D. W. 2004. Modeling raptor migration pathways using a fluid-flow analogy. – *Journal of Raptor Research* 38: 195–207.
- Deardorff, J. W. 1970. Convective velocity and temperature scales for the unstable planetary boundary layer and for Rayleigh convection. – *Journal of the Atmospheric Sciences* 27: 1211–1213.
- Diehl, R. H. 2013. The airspace is habitat. – *Trends in Ecology & Evolution* 28: 377–379.
- Eisaguirre, J. M., Auger-Méthé, M., Barger, C. P., Lewis, S. B., Booms, T. L. and Breed, G. A. 2019. Dynamic-parameter movement models reveal drivers of migratory pace in a soaring bird. – *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 1–14.
- Hanssen, F., May, R. and Nygård, T. 2020. High-resolution modeling of uplift landscapes can inform micro-siting of wind turbines for soaring raptors. – *Environmental Management*
- Harel, R., Horvitz, N. and Nathan, R. 2016. Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. – *Scientific Reports* 6: 1–8.
- Katzner, T. E., Brandes, D., Miller, T., Lanzone, M., Maisonneuve, C., Tremblay, J. A., Mulvihill, R. and Merovich, G. T. 2012. Topography drives migratory flight altitude of golden eagles: Implications for on-shore wind energy development. – *Journal of Applied Ecology* 49: 1178–1186.
- Lovette, I. J. and Fitzpatrick, J. W. Eds. 2016. *Handbook of bird biology* - The Cornell Lab of Ornithology. – Wiley.
- Martens, B. 2021. Thermal flyng - for paraglider and hang glider pilots. – Flying Pages Europe.
- Nourani, E., Bohrer, G., Becciu, P., Bierregaard, R. O., Duriez, O., Figuerola, J., Gangoso, L., Giokas, S., Higuchi, H., Kassara, C., Kulikova, O., Lecomte, N., Monti, F., Pokrovsky, I., Sforzi, A., Therrien, J. F., Tsiopelas, N., Vansteelant, W. M. G., Viana, D. S., Yamaguchi, N. M., Wikelski, M. and Safi, K. 2021. The interplay of wind and uplift facilitates over-water flight in facultative soaring birds. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Pennycuik, C. B. T.-T. E. S. 2008. *Modelling the flying bird*. (Elsevier, Ed.). – Academic Press.
- Sandhu, R., Tripp, C., Quon, E., Thedin, R., Lawson, M., Brandes, D., Farmer, C. J., Miller, T. A., Draxl, C., Doubrava, P., Williams, L., Duerr, A. E., Braham, M. A. and Katzner, T. 2022. Stochastic agent-based model for predicting turbine-scale raptor movements during updraft-subsidized directional flights. – *Ecological Modelling*.
- Scacco, M., Flack, A., Duriez, O., Wikelski, M. and Safi, K. 2019. Static landscape features predict uplift locations for soaring birds across Europe. – *Royal Society Open Science*.
- Scacco, M., Arrondo, E., Donazar, J. A., Flack, A., Sanchez-Zapata, J. A., Duriez, O., Wikelski, M. and Safi, K. 2022. The species-specificity of energy landscapes for soaring birds, and its consequences for transferring suitability models across species. – *Landscape Ecology* 1–14.
- Shamoun-Baranes, J., Leshem, Y., Yom-Tov, Y. and Liechti, O. 2003. Differential use of thermal convection by soaring birds over central Israel. – *The Condor* 105: 208–218.
- Shamoun-Baranes, J., Bouten, W., Van Loon, E. E., Meijer, C. and Camphuysen, C. J. 2016. Flap or soar? How a flight generalist responds to its aerial environment. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B*.
- Shepard, E. L. C., Ross, A. N. and Portugal, S. J. 2016. Moving in a moving medium: New perspectives on flight. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Spaar, R. 1997. Flight strategies of migrating raptors; a comparative study of interspecific variation in flight characteristics. – *Ibis* 139: 523–535.
- Stull, R. B. 1988. *An introduction to boundary layer meteorology*. – Kluwer Academic.

- Tikkanen, H., Rytönen, S., Karlin, O. P., Ollila, T., Pakanen, V. M., Tuohimaa, H. and Orell, M. 2018. Modelling golden eagle habitat selection and flight activity in their home ranges for safer wind farm planning. – *Environmental Impact Assessment Review* 71: 120–131.
- Treep, J., Bohrer, G., Shamoun-Baranes, J., Duriez, O., De Moraes Frasson, R. P. and Bouten, W. 2016. Using high-resolution GPS tracking data of bird flight for meteorological observations. – *Bulletin of the American Meteorological Society* 97: 951–961.
- Videler, J. J. 2005. *Avian flight*. – Oxford University Press.

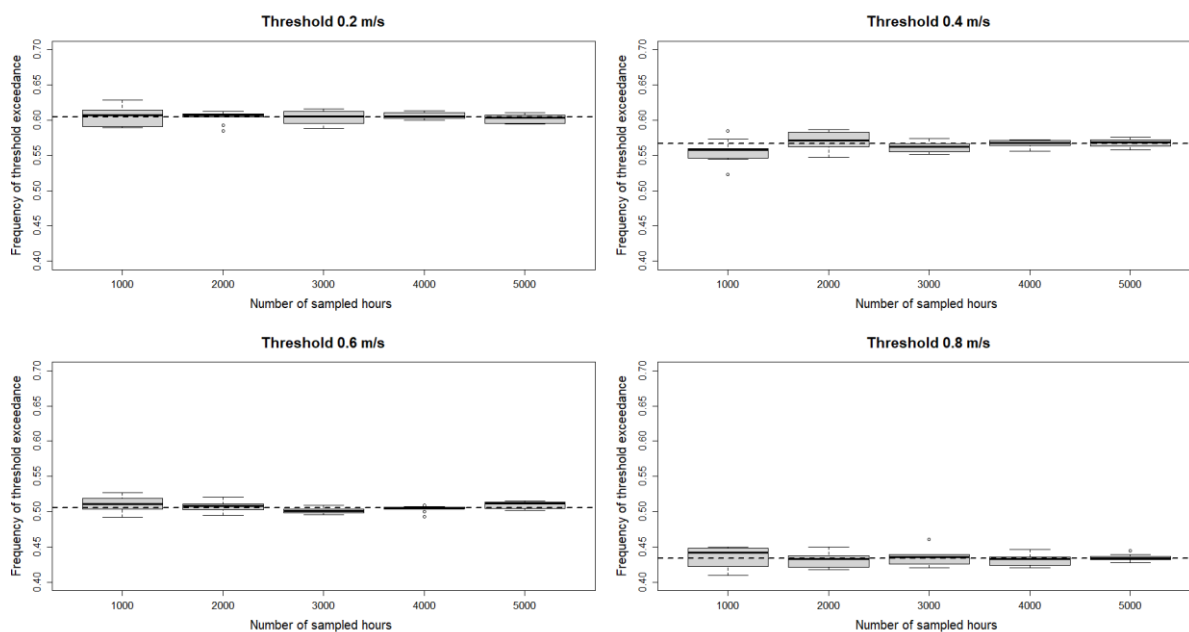
Supporting information S1 - Table 1:

Minimum sink speed calculated for 26 bird species, using the '*Flight*' software, and classified into three categories according to their value.

Categories	Species	Minimal sink rate (in m.s ⁻¹)
Threshold at 0.4 m.s ⁻¹	<i>Circus pygargus</i>	0,31
	<i>Apus melba</i>	0,35
	<i>Falco naumanni</i>	0,38
	<i>Larus argentatus</i>	0,39
Threshold at 0.6 m.s ⁻¹	<i>Milvus milvus</i>	0,41
	<i>Circaetus gallicus</i>	0,43
	<i>Circus aeruginosus</i>	0,49
	<i>Pernis apivorus</i>	0,49
	<i>Hieraaetus pennatus</i>	0,50
	<i>Pandion haliaetus</i>	0,53
	<i>Accipiter nisus</i>	0,54
	<i>Neophron percnopterus</i>	0,54
	<i>Falco peregrinus</i>	0,56
	<i>Corvus corax</i>	0,57
	<i>Aquila fasciata</i>	0,58
	<i>Buteo buteo</i>	0,59
	<i>Accipiter gentilis</i>	0,59
	<i>Ciconia Ciconia</i>	0,63
	<i>Haliaeetus albicilla</i>	0,63
Threshold at 0.8 m.s ⁻¹	<i>Bubo bubo</i>	0,69
	<i>Grus grus</i>	0,69
	<i>Aquila chrysaetos</i>	0,73
	<i>Aegypius monachus</i>	0,75
	<i>Gyps fulvus</i>	0,75
	<i>Ciconia nigra</i>	0,78
	<i>Gyps rueppellii</i>	0,78

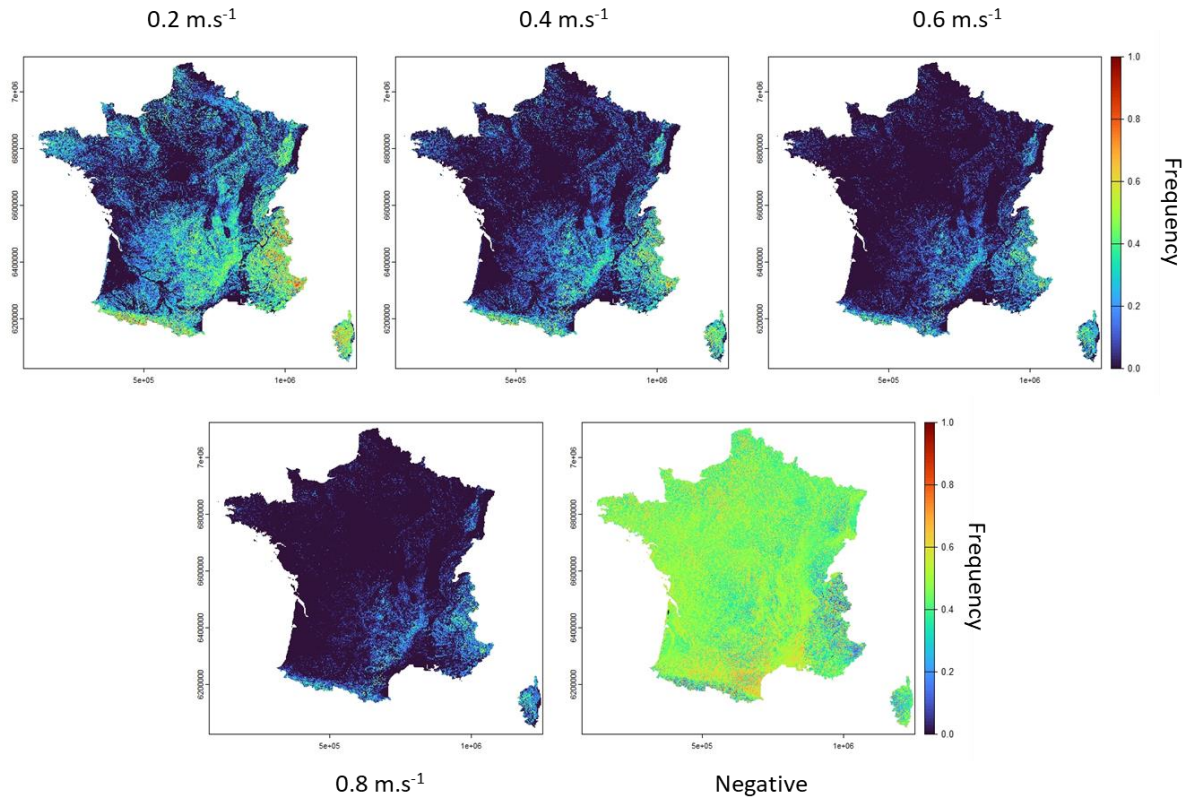
Supporting information S1 - Figure 1:

Distribution of frequencies of exceedance of the four thresholds by w^* for 10 repetitions of X random sampled hours, for a small area of 250x250 m, X being 1000, 2000, 3000, 4000 or 5000 hours. The dotted line represents the average w^* over the same area for all 23 738 hours.



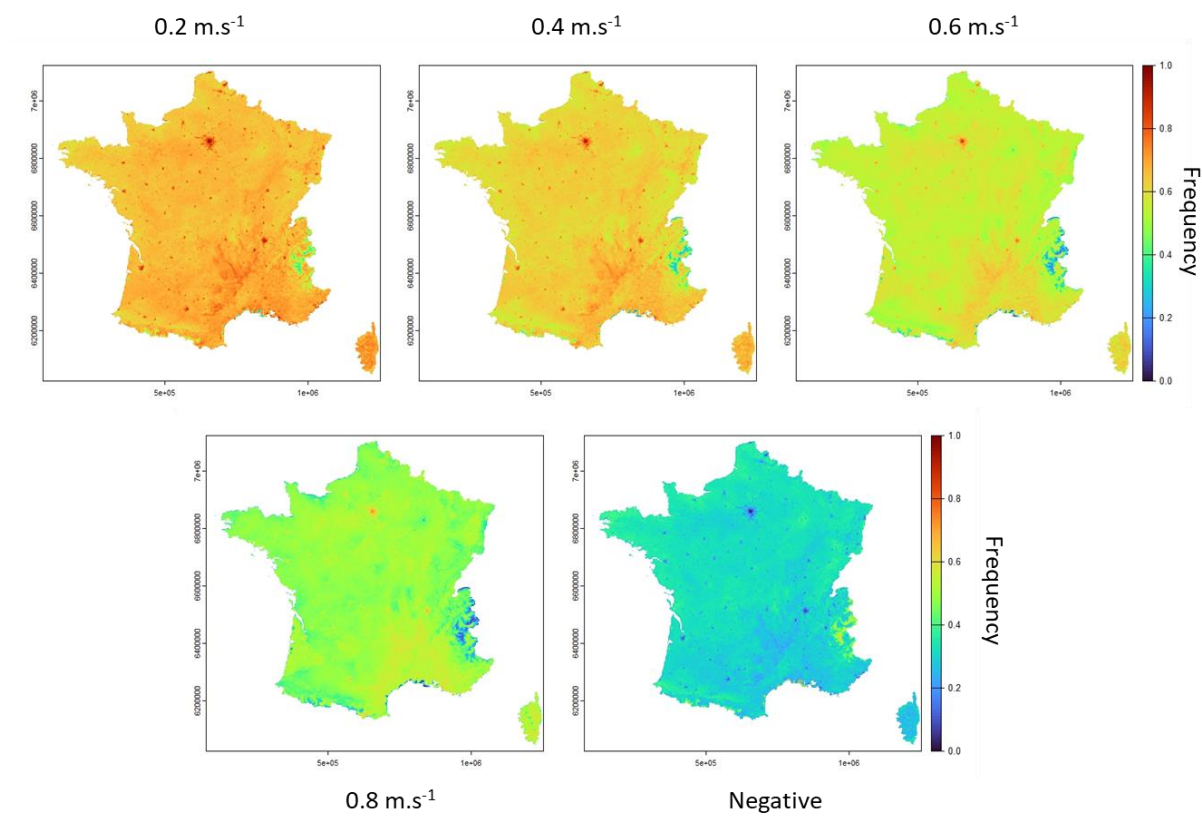
Supporting information S1 - Figure 2:

Maps of the frequency of orographic updrafts obtained for the four positive thresholds and the negative values.



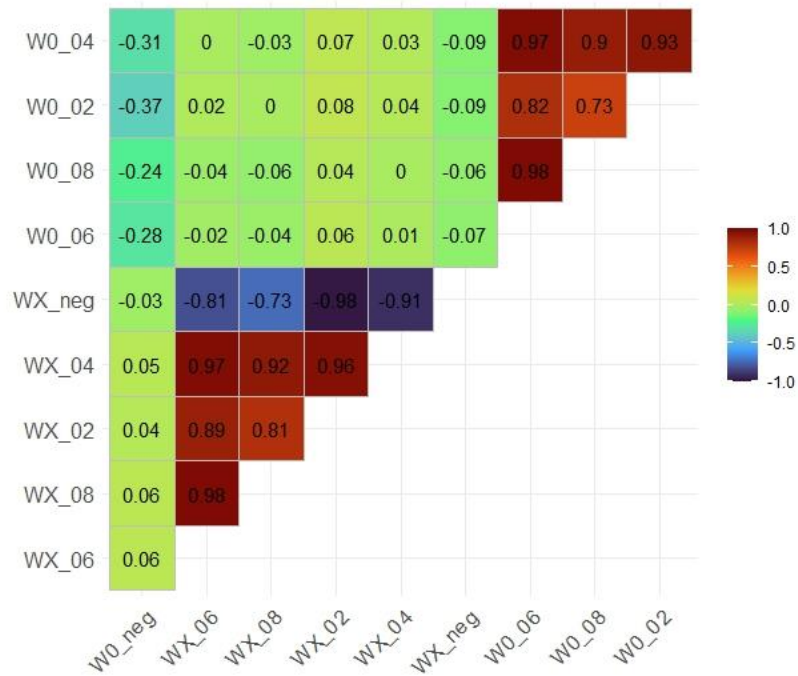
Supporting information S1 - Figure 3:

Maps of the frequency of thermal updrafts obtained for the four positive thresholds and the negative values.



Supporting information S1 - Figure 4:

Graph of the correlations between the ten rasters of orographic ('W0') and thermal ('WX') updrafts, for the four positive thresholds ('02', '04', '06', and '08') and the negative values ('neg').



Annexe 6 - Chapitre 3

SUPPORTING INFORMATION - S2

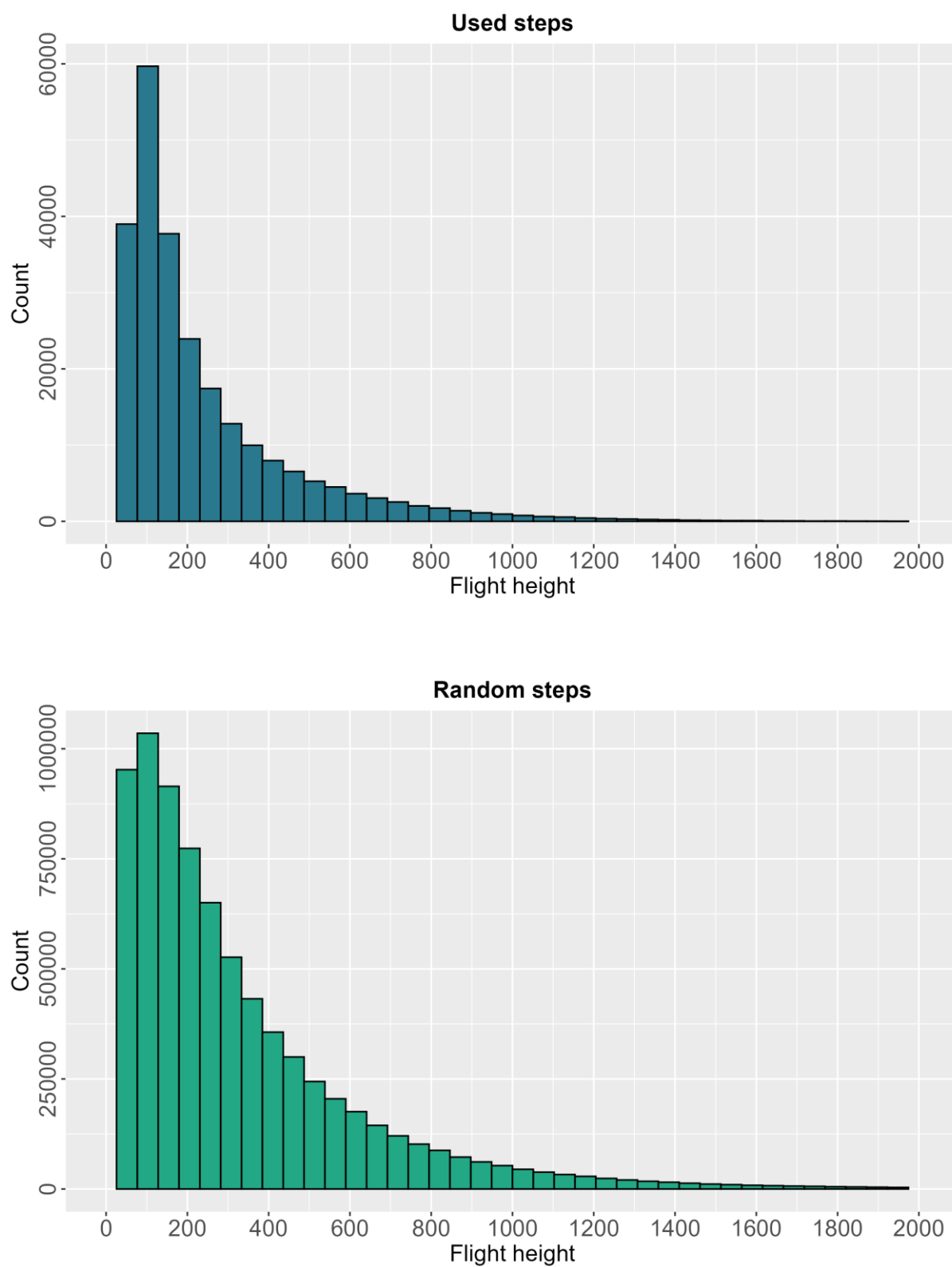
Additional figures

Arzhela Hemery¹, Olivier Duriez¹, Nicolas Courbin¹, Jacinthe Paradis¹, Capucine Grignard¹, Christian Itty², Pierre-Yves Henry³ & Aurélien Besnard¹

1. CEFE, Univ Montpellier, CNRS, EPHE-PSL University, IRD, Montpellier, France
2. Association BECOT (Banding and Research for Bird Conservation), 39 rue de Castres, Saint-Gervais sur Mare, France
3. Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 MNHN-CNRS-Sorbonne Université, Paris, France & Mécanismes Adaptatifs et Évolution (MECADEV), UMR 7179 MNHN-CNRS, Brunoy, France

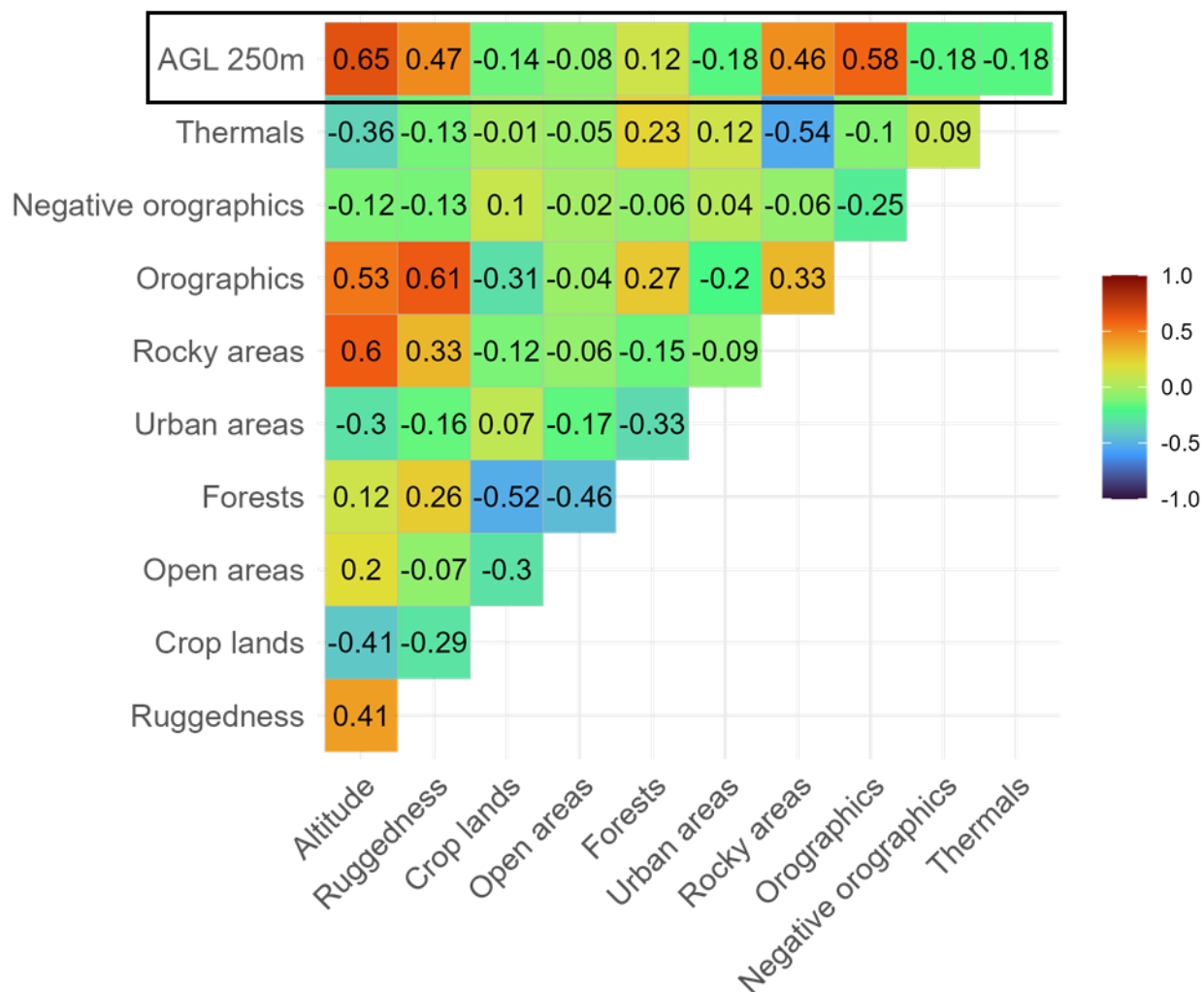
Supporting information S2 - Figure 1:

Distribution of flight height for used steps (above, in blue) and random steps (below, in green).



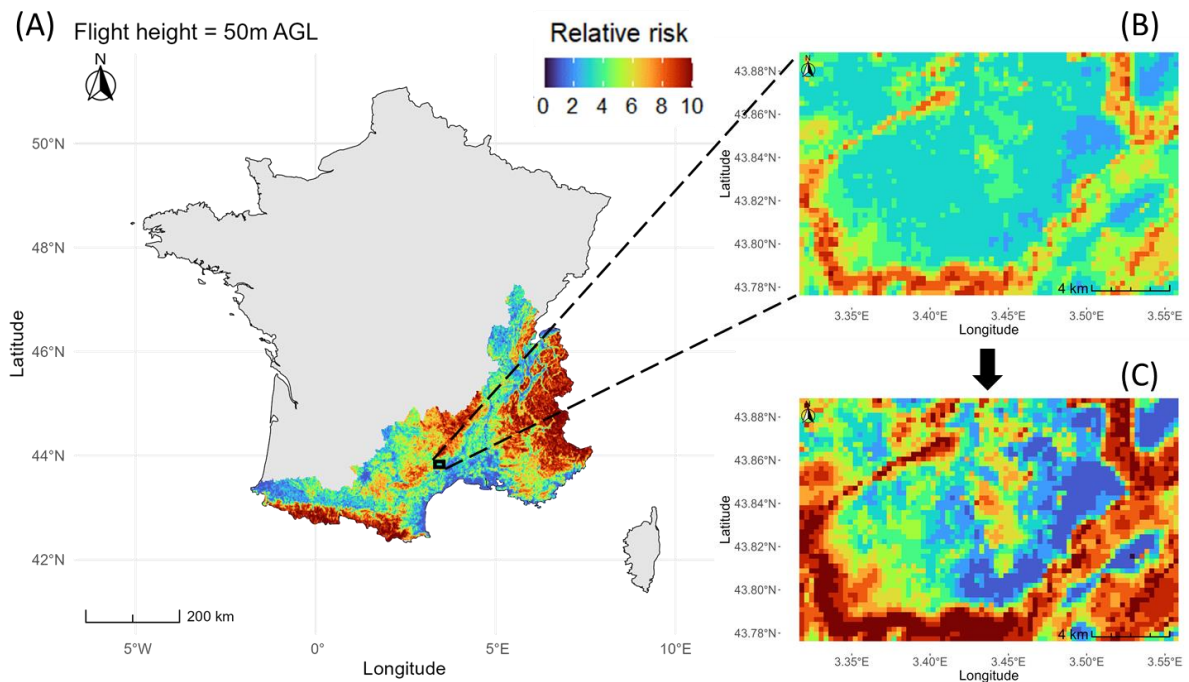
Supporting information S2 - Figure 2:

Graph of the correlations between the predictions for AGL = 250m and the environmental parameters included in the iSSF.



Supporting information S2 - Figure 3:

Prediction map generated for flight heights below or equal to 50m AGL on the study area (A), with a zoom in a small and contrasted area (B & C). The colored gradient is based on the 10% quantiles of the values in the study area, i.e. we reclassified the relative risk to better visualize it: the lowest 10% correspond to areas where the probability is lowest, and the highest 10% to areas where it is highest. The numbers on the colored bar correspond to the 10% quantiles. The small area in (B) is a zoom with the same colored gradient as the study area, showing some areas where the relative risk is lower than in others. For the same small area in (C), the colored gradient has been recalculated only on the extent of this area, showing a more pronounced contrast, allowing a better visualization of areas with lowest relative risk and then a micro-sitting for future aerial infrastructures.



Annexe 7

A method to optimize the selection of habitats in golden eagles' territories included in iSSF

Remarque : cette annexe avait été initialement écrite pour faire partie des annexes de l'article scientifique présent dans le chapitre 3, mais en a été retirée pour la dernière version de cet article.

INTRODUCTION

The golden eagles used in the analyses were tagged for different reasons but not for habitat selection analysis. The decision to capture individuals was based on accessibility and logistics constraints. Consequently, birds have mostly been captured in territories close to each other, with a high probability of similarities in terms of habitats. For time-consuming analyses, such as iSSF in three dimensions, not all individuals can be integrated in the analyses, to reduce calculation times, and thus a question arises about which individuals to select and based on what criteria. We must find a trade-off between a minimum number of individuals to integrate and a sufficient quality and diversity of data to provide robust analyses. To ensure that the territories included in the analysis represent a balance between the different landscape contexts in which golden eagles have been monitored, we used a method which maximized the diversity of habitats in territories. This ensures a selection of habitats unbiased by local specificities, and optimizes the choice of individuals included in the analyses.

To do this, we first pooled data from territories according to their habitat composition using a clustering method. Then, the habitat selection analysis was carried out with one territory from each cluster, then adding a second territory from each cluster, until the last remaining territory had been included. This has enabled us to check how many territories were required for the analysis before the results may stabilize.

MATERIALS AND METHODS

We used the tracking data of the 80 territorial individuals whose selection is explained in the 'Bird tagging and GPS data filtering' section of the main text. In order to have a quick and reproducible method which did not required to know the exact boundaries of each territory, for each territory we calculated the centroid of the GPS locations and drew a buffer with a 5 km radius around this centroid (5 km being the average radius of a golden eagle territory in France (Hemery & Itty, *unpub data*). We then extracted the values of habitat variables (altitude, slope, etc. Supporting information S3 - Table 1) within each buffer and calculated metrics such as mean, minimum and maximum for each variable (Supporting information S3 - Table 1).

We then estimated a principal component analysis (PCA) and a clustering procedure with the 'Ward.D2' method on the results of the PCA with the R-package *ade4* (Dray and Dufour 2007). We drew a dendrogram with the R-package *dendextend* (Galili 2015) to visualize the clustering results. Finally, we split the dendrogram to get 10 different clusters. According to these results, we formed groups by taking one territory per cluster, with adults first before juveniles, and giving priority to territories with the longest tracking duration.

We then calculated habitat selection estimates of the main text population model in a progressive way by calculating them for the first group, then the two first groups, and so on, in order to assess with how many groups the estimates would stabilize.

RESULTS

The first axis of the PCA explained 46.9% of the total variance of the dataset, 13.3% for the second axis and 9.6% for the third axis (Supporting information S3 - Figure 1). Territories were well distributed across the entire factorial plane made by axes 1 and 2, and several can be visually clustered together (Supporting information S3 - Figure 2). The first axis opposed the territories covered by large urban

areas and associated with high values of thermal updrafts and negative orographic updrafts, to territories with large rocky areas and associated with high values of topographic variables and orographic updrafts (Supporting information S3 - Figure 3). The second axis opposed forest areas to open areas (Supporting information S3 - Figure 3).

Clusters which are visually distinct on the dendrogram (Supporting information S3 - Figure 4), were also spatially distinct on the first factorial plane (Supporting information S3 - Figure 5).

Taking one territory in each cluster resulted in 16 different groups (Supporting information S3 - Table 2), to include them one after the other in the iSSF of the main text. The habitat selection estimates of the population model stabilized after 6 to 8 groups (48 to 59 individuals), depending on the parameters (Supporting information S3 - Figures 6 to 9). This corresponds to the phase when the number of individuals per new group added fell to 3 or 4, and therefore to a low diversity of new territories included in the analysis. With 48 to 59 individuals, the territory variability in terms of habitat composition is then achieved.

CONCLUSION

With this method, we were able to highlight that several territories were similar in terms of habitat composition. This method also highlighted the fact that there was a diversity within the territories of our golden eagles' population. Based on this, we were able to determine the minimum number of different territories required to obtain stable iSSF results.

REFERENCES

- Dray, S. and Dufour, A.-B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. – *Journal of Statistical Software* 22: 1–20.
- Galili, T. 2015. dendextend: an R package for visualizing, adjusting, and comparing trees of hierarchical clustering. – *Bioinformatics* 31: 3718–3720.

Supporting information S3 - Table 1:

List of habitat variables included in the PCA: only the mean for VRM and land-use variables; mean, maximum and minimum for altitude, slope, orographics and thermals.

Variable description	Name	Mean (« _mean »)	Maximum (« _max »)	Minimum (« _min »)
Altitude (in meters)	mnt250	X	X	X
Slope (in radians)	slop250	X	X	X
Vector ruggedness measure	vrn250	X		
Proportions of urban areas	ZOU250	X		
Proportions of crop lands	ZOC250	X		
Proportions of forests	ZOF250	X		
Proportions of open areas	ZOV250	X		
Proportions of rocky areas	ZOM250	X		
Proportions of wetlands	ZOH250	X		
Frequency of orographic updrafts above 0.8 m.s ⁻¹ threshold	W0_08	X	X	X
Frequency of orographic updrafts with negative values	W0_neg	X	X	X
Frequency of thermal updrafts above 0.8m.s ⁻¹ threshold	WX_08	X	X	X

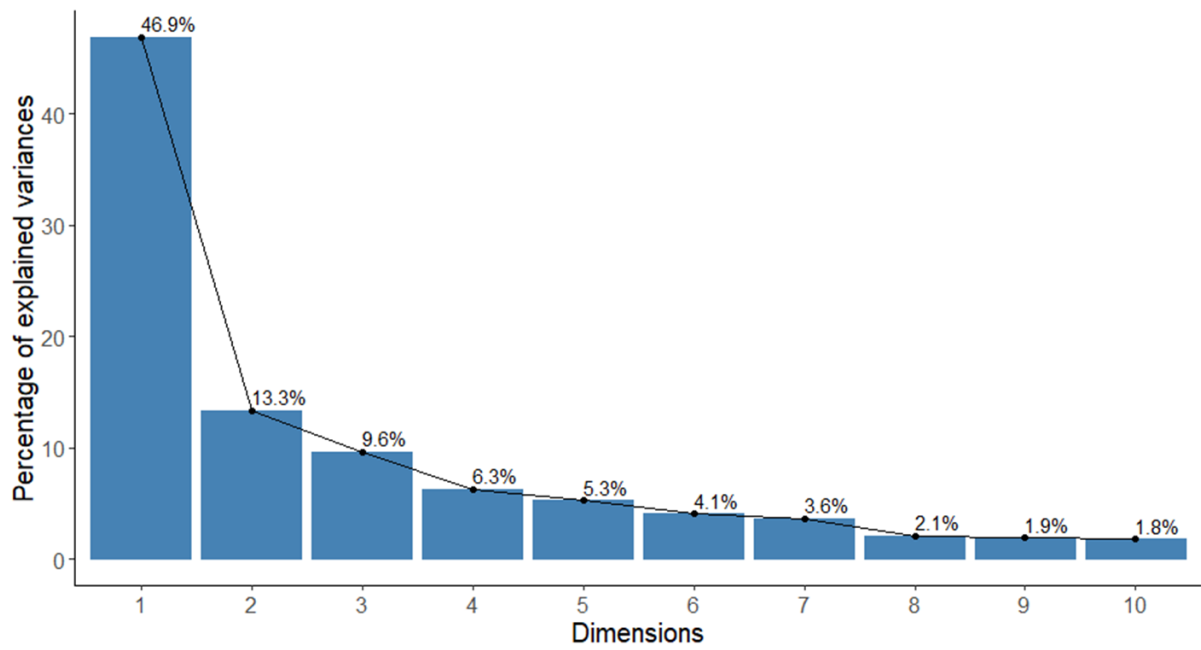
Supporting information S3 - Table 2:

Group composition based on clustering results, taking one territory in each cluster, with adults first before juveniles (in italics), and giving priority to territories with the longest tracking duration.

Group	Territories	Adults	Juveniles	Total
1	Sumene, Mont Guillaume, St Paul des Fonts, Clocher, Reyssas, Murasson, Niort de Sault, Truinas, <i>Glandage, Canteduc</i>	8	2	10
2	Tramouillon, Monetier, Escandorgue, Argelliers, Blandas, Vallee Francaise, <i>Rabioux, Ombleze, Mirabeau</i>	6	3	9
3	Meolans, Couleau, Cernon, Vialas, Millau, <i>Maures, Savoillan, Les Orres, Lamanon</i>	5	4	9
4	Guillestre, Chabrieres, Luzencon, Espinouse, <i>Ispagnac, Bellecombe, Reallon, Esterel</i>	4	4	8
5	Montbrison, Riviere sur Tarn, Arvieux Guil, <i>Barnas, Vebron, Ste Croix</i>	3	3	6
6	Roche de Rame, Chaillol, <i>Vallee Borgne, Madieres, Villeseque Corbieres, Vesc</i>	2	4	6
7	Grand Ferrand, <i>Les Ayes, Altier, Barjac, Aumelas, Saou</i>	1	5	6
8	<i>Briancon, Coiron, Montselgues, Ancelle, Avance</i>	0	5	5
9	<i>La Malene, Boscodon, Aigoual, Gorges du Loup</i>	0	4	4
10	<i>Meyrueis, Treves, Vars, Cornillon</i>	0	4	4
11	<i>Les Vignes, Cassagnas, Chalancon</i>	0	3	3
12	<i>Fondamente, Genestelle-Escrinet, Rochefort Samson</i>	0	3	3
13	<i>Balduc, Lourmarin, Mezenc</i>	0	3	3
14	<i>Andon, La Canourgue</i>	0	2	2
15	<i>Chateauneuf</i>	0	1	1
16	<i>Saou Est</i>	0	1	1

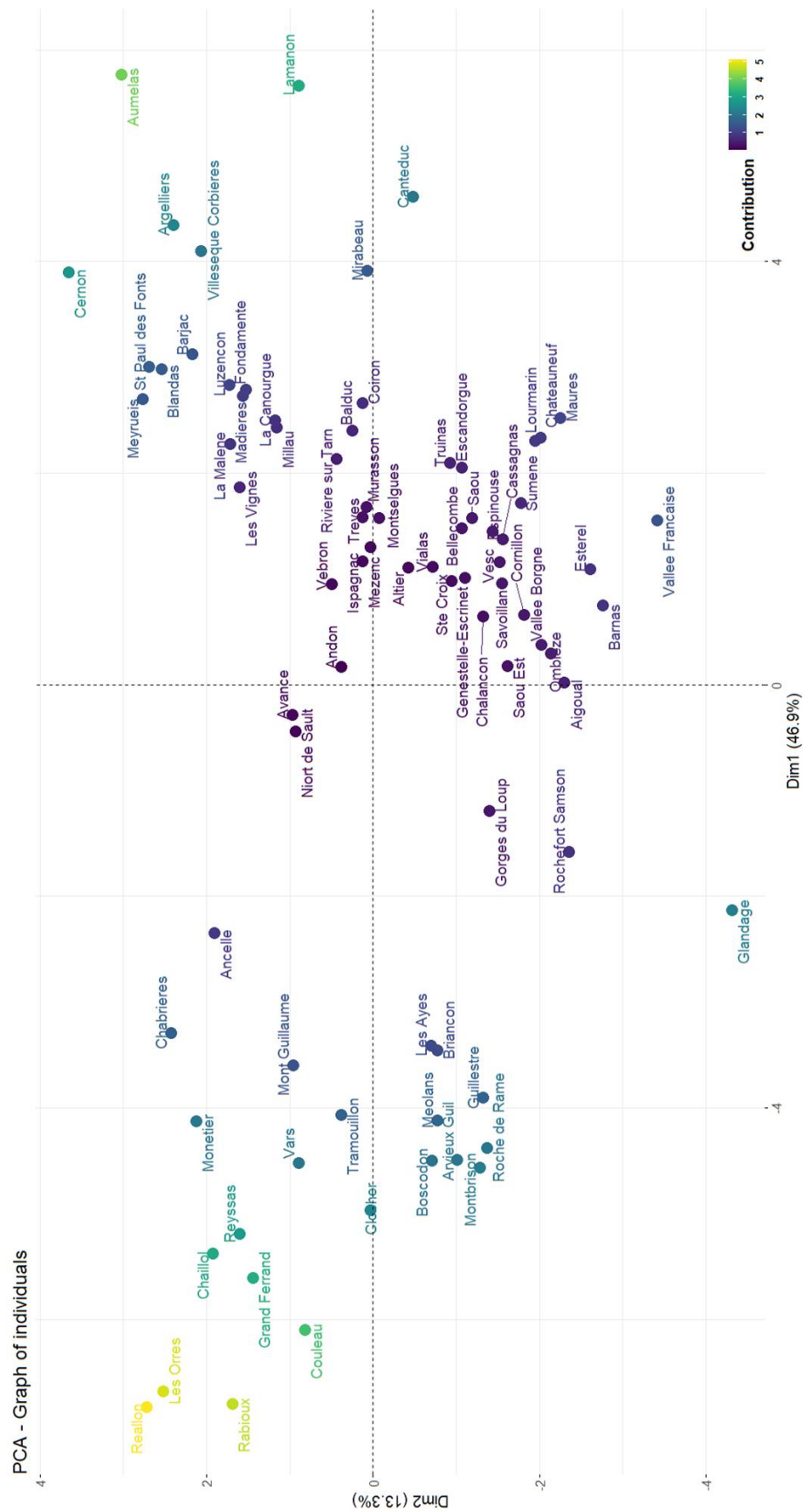
Supporting information S3 - Figure 1:

Histogram of the variance explained by the 10 dimensions of the PCA, expressed in percentage of the total variance.

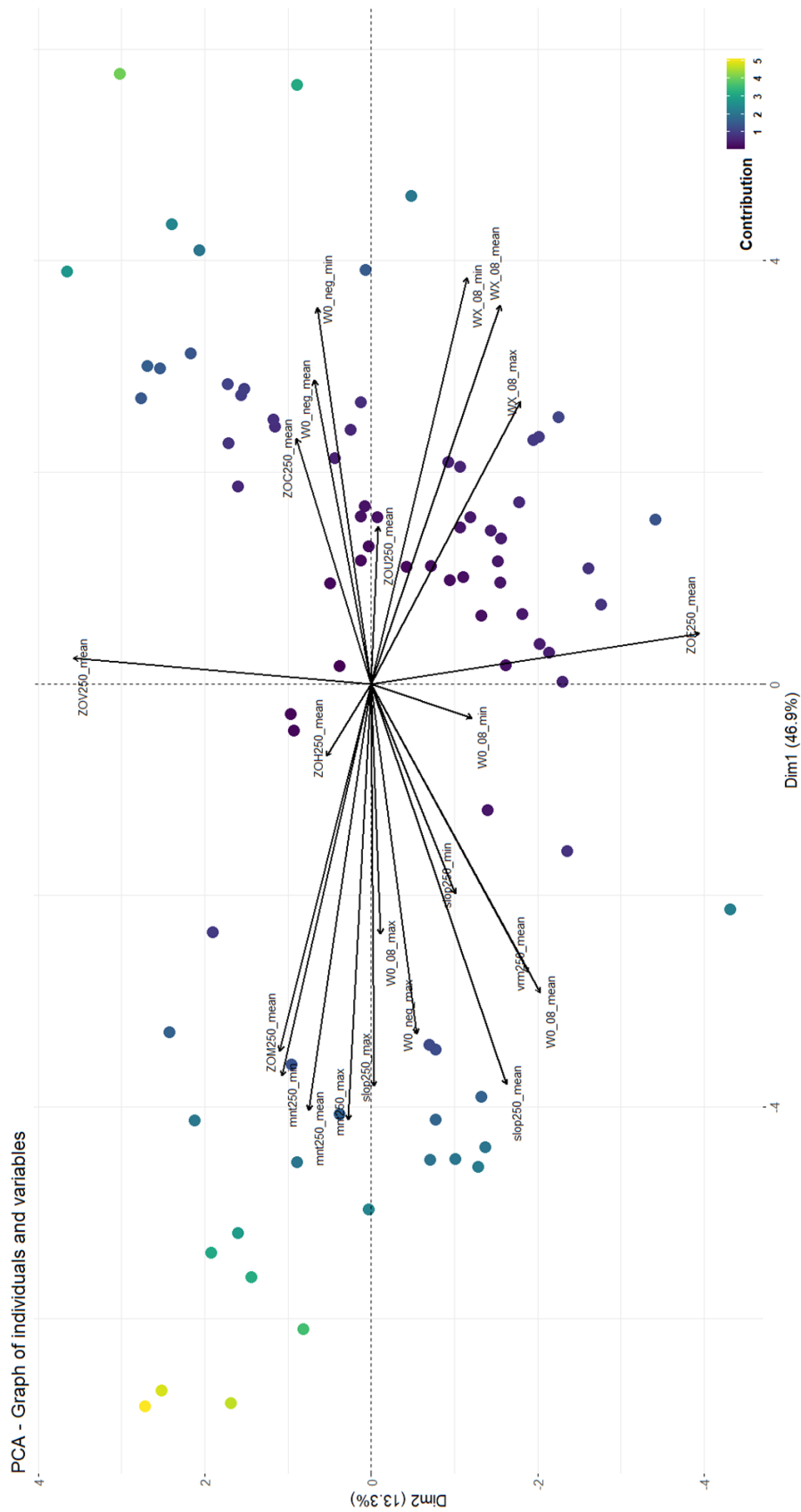


Supporting information S3 - Figure 2:

Distribution of individuals along axes 1 and 2 of the PCA.

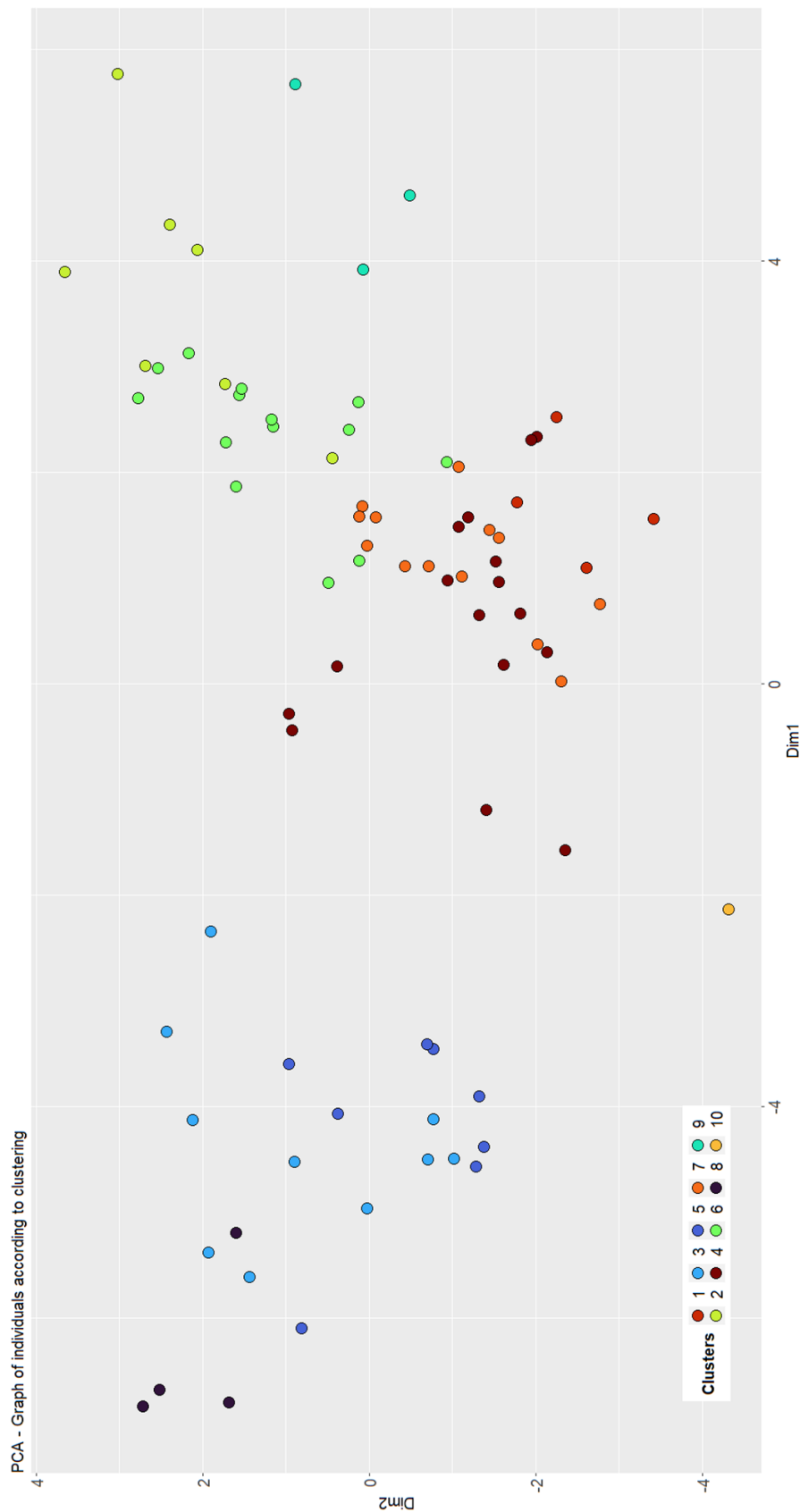


Distribution of individuals and variables on axes 1 and 2 of the PCA. See Supporting information S3 - Table 1 for the details of the variables.



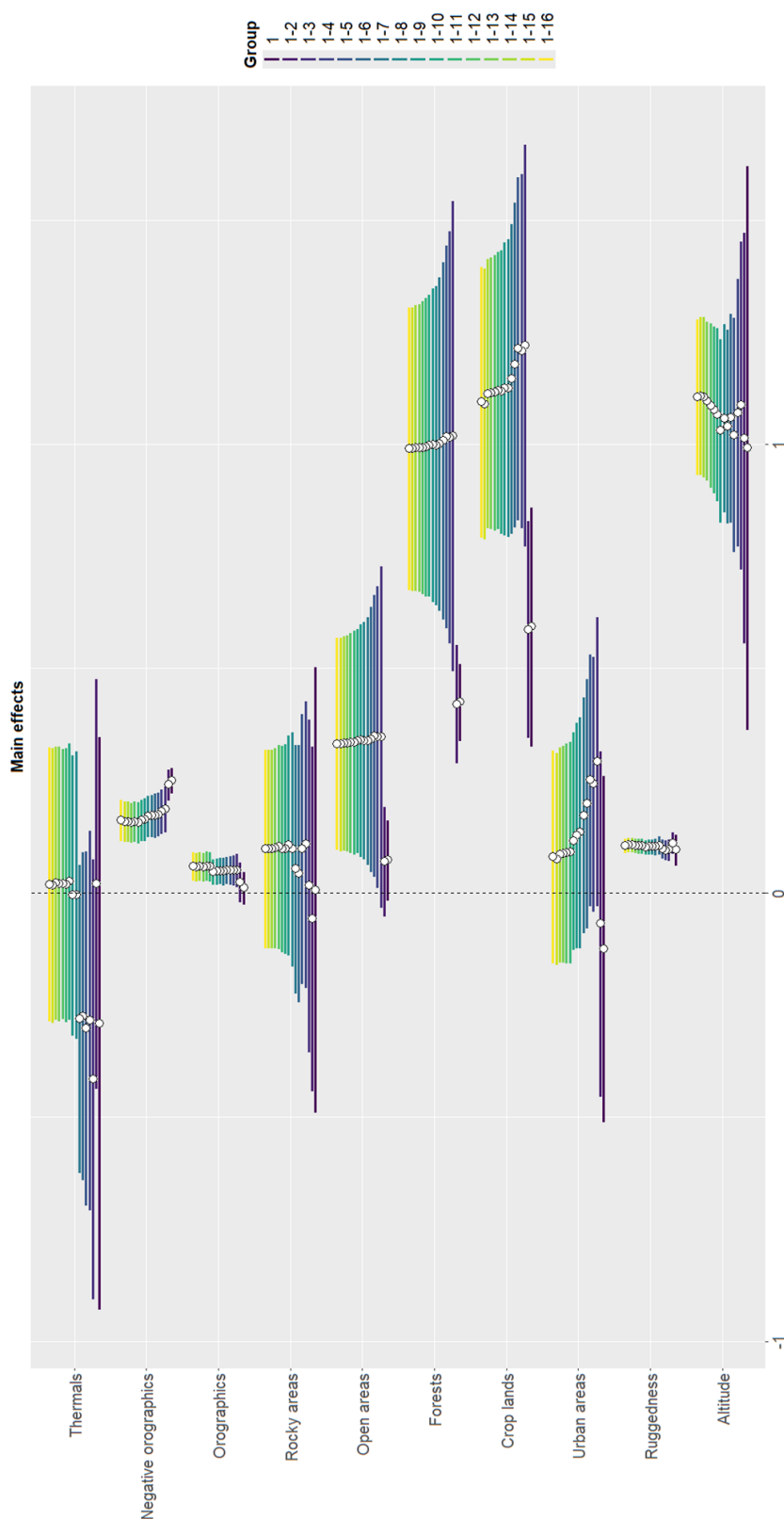
Supporting information S3 - Figure 5:

Distribution of individuals along axes 1 and 2 of the PCA, with colors according to the clustering and dendrogram on Supporting information S3 - Figure 4.



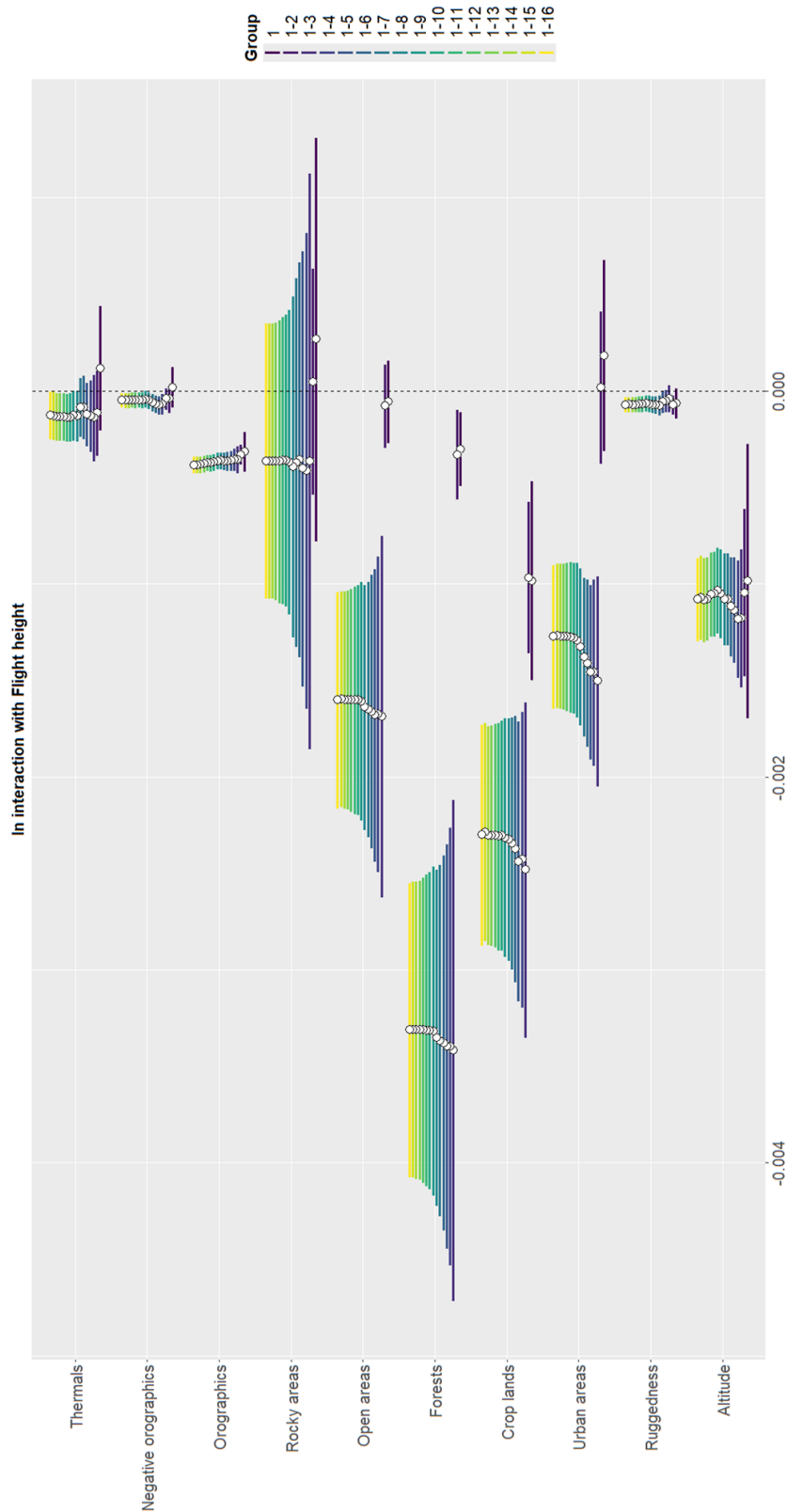
Supporting information S3 - Figure 6:

Estimates of the population model (white points), for main effects of habitat variables, and their confidence intervals (colored lines), calculated in a progressive way by adding each group of Supporting information S3 - Table 2 to the previous one (i.e. "Group 1-5" on this figure corresponds to individuals from groups 1 to 5 in Table 2).



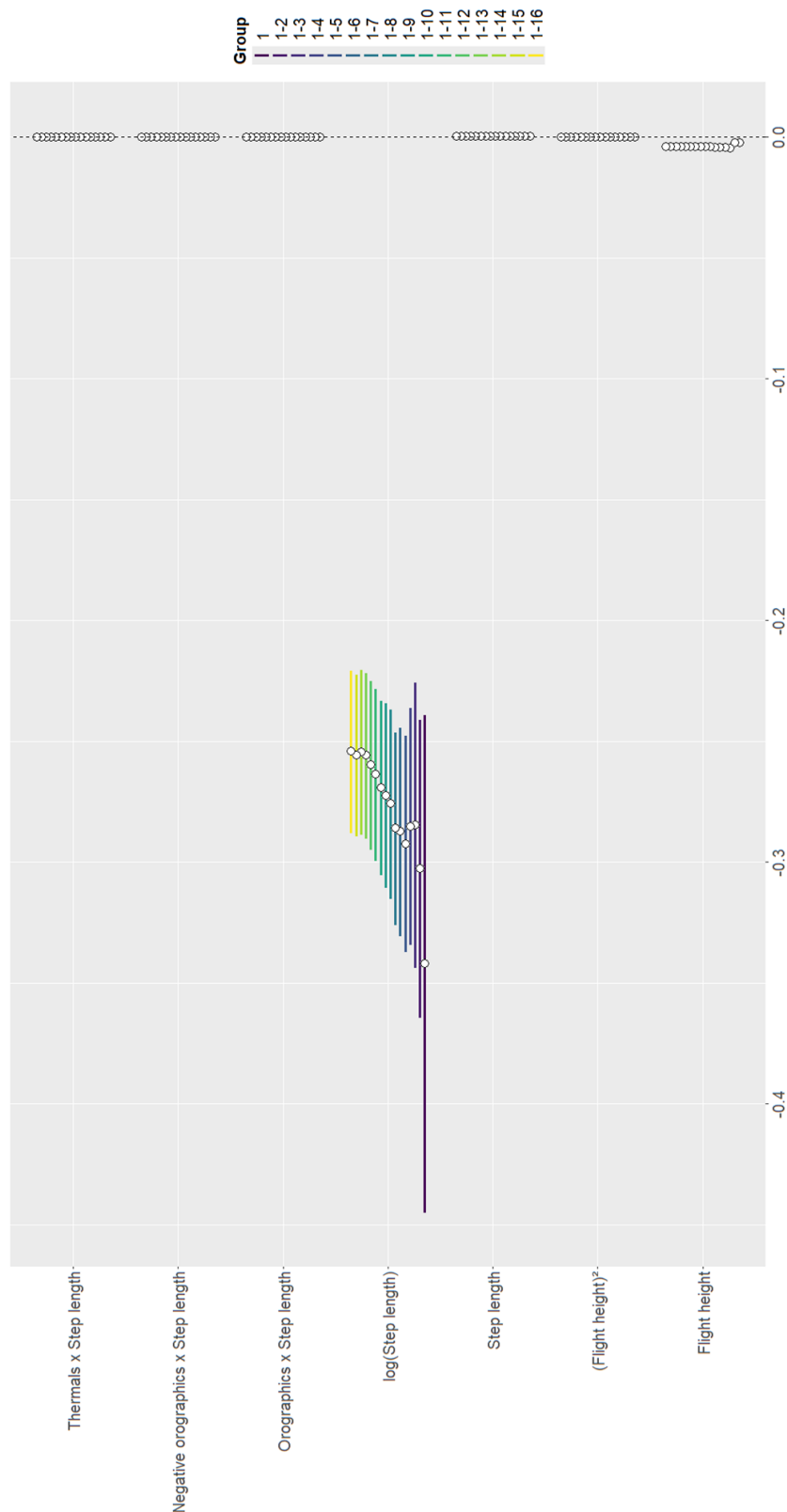
Supporting information S3 - Figure 7:

Estimates of the population model (white points), for habitat variables in interaction with flight height, and their confidence intervals (colored lines), calculated in a progressive way by adding each group of Supporting information S3 - Table 2 to the previous one (i.e. "Group 1-5" on this figure corresponds to individuals from groups 1 to 5 in Table 2).



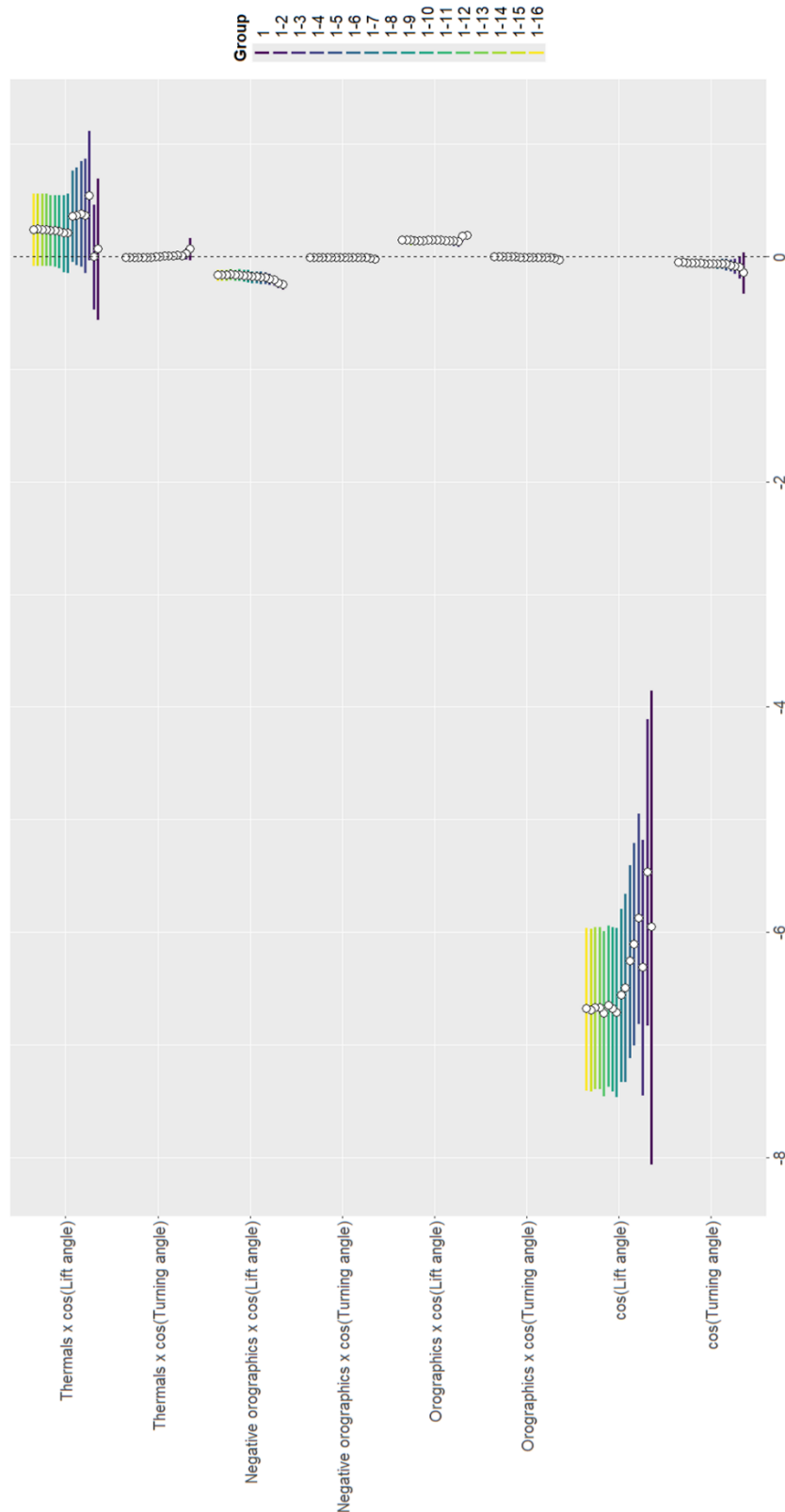
Supporting information S3 - Figure 8:

Estimates of the population model (white points), for half of the movement parameters, and their confidence intervals (colored lines), calculated in a progressive way by adding each group of Supporting information S3 - Table 2 to the previous one (i.e. "Group 1-5" on this figure corresponds to individuals from groups 1 to 5 in Table 2).



Supporting information S3 - Figure 9:

Estimates of the population model (white points), for the second half of the movement parameters, and their confidence intervals (colored lines), calculated in a progressive way by adding each group of Supporting information S3 - Table 2 to the previous one (i.e. "Group 1-5" on this figure corresponds to individuals from groups 1 to 5 in Table 2).



Annexe 8

A non-invasive genetic approach for estimating the apparent survival rate of a long-lived territorial raptor: a case study on the golden eagle *Aquila chrysaetos*

Sébastien Waterlot, Christian Itty, Arzhela Hemery, Yoann Bunz,
Cécile Kaerle, Guillaume Queney & Aurélien Besnard

A non-invasive genetic approach for estimating the apparent survival rate of a long-lived territorial raptor: a case study on the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*

SÉBASTIEN WATERLOT,^{*1,2}  CHRISTIAN ITTY,³ ARZHELA HEMERY,² YOANN BUNZ,⁴ CÉCILE KAERLE,⁵  GUILLAUME QUENEY⁵ & AURÉLIEN BESNARD² 

¹University of Montpellier, Montpellier, France

²CEFE, CNRS, IRD, University of Montpellier, Montpellier, France

³BECOT Association, Saint-Gervais-sur-Mare, France

⁴Ecrins National Park, Gap, France

⁵Antagene – Animal Genomics Laboratory, La Tour de Salvagny, France

For long-lived species, adult survival is the parameter that theoretically has the strongest impact on population dynamics; this makes its estimate crucial for conservation management. The use of non-invasive genetic approaches coupled with capture–recapture methods is being used increasingly to estimate adult survival. Despite being regularly employed in mammals, it has been little-used in birds and notably in long-lived territorial species. This study aimed to determine if feathers obtained from eagle nests could be used to estimate the adult apparent survival rate and the costs associated with such an approach. Feather samples ($n = 180$) were collected in nests ($n = 78$) and directly from individual Golden Eagles ($n = 36$) *Aquila chrysaetos* in France and were genotyped using 17 microsatellite markers. The genotyping error rates obtained were low, with 3% amplification failures, 3.1% dropouts and 1.7% false alleles. The genetic variability of the markers was high, with a probability of identity between siblings of 6.8×10^{-6} , allowing reliable individual identification. Of the feathers collected in nests, 90% were from breeding females; this allowed apparent survival to be estimated for adult females at a reasonable cost. The genotyping of three feathers collected from a nest ensured individual identification of the breeding female with near certainty. Our simulations showed that monitoring of at least 20 pairs over 5 years, or 10 pairs over 10 years is necessary to detect a 10% absolute decrease in adult apparent survival. Estimating the adult survival rate of long-lived birds using feathers collected in nests is possible. A substantial budget, albeit one that is likely to be lower than that for a common capture–recapture survey, would be needed to obtain precise survival estimates.

Keywords: capture–recapture, conservation genetics, genetic tag, monitoring, shed feathers.

Population monitoring is typically based on estimating abundance and its variation over time (Williams *et al.* 2002). However, abundance is not always the most appropriate metric for defining conservation measures. Demographic parameters

such as fecundity or survival are far more informative. It is these demographic mechanisms, not the abundance which results, that are directly affected by environmental factors (Caswell 2006). The study of demographic parameters allows for the identification of those with the greatest impact on population dynamics and contributes to designing more relevant conservation measures (Beissinger & McCullough 2002). For example, most large

*Corresponding author.

Email: sebastien.waterlot@gmail.com

TWITTER: SbastienWaterl1

raptor species have long lifespans and late sexual maturity (Newton *et al.* 2016). Their population dynamics are highly sensitive to variations in adult survival and less sensitive to small variations in fecundity (Saether & Bakke 2000). Implementing conservation measures targeting adult survival is therefore likely to have a greater impact.

However, estimating demographic parameters, notably survival rate, can be challenging as it requires tracking individuals over time. For many species, this is only possible by capturing and tagging them (Shiroye *et al.* 1993, Salewski *et al.* 2007). Statistical 'capture–recapture' methods have been developed since the 1960s to analyse data collected on marked individuals. These methods allow for estimation of the survival probability of individuals given that not all marked individuals are detected (e.g. Cormack–Jolly–Seber model; Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965, Lebreton *et al.* 1992).

Setting up capture–recapture monitoring for elusive species is a complex task. When there are no external features that make individual identification possible (Hernández-Matías *et al.* 2011, Rich *et al.* 2014), the use of marking or banding is usually necessary. However, this requires capturing individuals and reading the bands/marks, which is difficult and time-consuming for many elusive species (Marucco *et al.* 2010, Rodgers & Janečka 2012). In addition, capture–recapture methods often disturb target species as they involve catching and handling individuals (e.g. Hiebert Burch *et al.* 2000). This can be ethically problematic, especially for endangered species. These difficulties have often resulted in small sample sizes for such species, in turn leading to an increased risk of obtaining inaccurate estimates of demographic parameters (e.g. Marucco *et al.* 2010).

Given these limitations, genetic methods provide interesting alternatives. Advances in molecular genetics allow for the identification of individuals from samples collected non-invasively—without the need to capture individuals (Kohn *et al.* 1999). Molecular markers can be used to identify individuals and then capture–mark–recapture (CMR) models can be applied to these data (Lukacs & Burnham 2005, Rodgers & Janečka 2012). For example, these methods are widely used to monitor populations of large carnivores using their hair or faeces collected from the environment (Marucco *et al.* 2010, Caniglia *et al.* 2011).

Although these molecular methods are promising, they also have limitations. The genetic

material used for such studies is generally derived from samples collected in the environment. Material for genetic analyses collected in the environment has potentially been exposed to unfavourable DNA preservation conditions such as wide fluctuations in temperature (Broquet *et al.* 2007), resulting in the DNA being of low quality and quantity. This can result in poor PCR-amplification rates, contamination with foreign DNA and high genotyping error rates (Taberlet *et al.* 1999, Waits & Leberg 2000).

Despite this limitation, non-invasive genetic approaches are now widely used to study the demography of mammals. However, such methods are much less used for bird species despite studies using moulted feathers for genetic analysis having recovered sufficient DNA quality for individual identification (Horváth *et al.* 2005, Rudnick *et al.* 2005). In some studies on birds, non-invasive sampling methods have proven to be useful: for example, faeces and feathers of the Western Capercaillie *Tetrao urogallus* have been used to estimate population size, sex ratio, survival rate and dispersal (Rutkowski *et al.* 2018, Cayuela *et al.* 2021). Shed feathers have been used for individual identification of Northern Goshawks *Accipiter gentilis* based on natural phenotypic characteristics (Hoy *et al.* 2015), and genetic characterization of shed feathers from large raptors has occasionally been used to estimate population size (Rudnick *et al.* 2008, Kapetanakos 2014). Yet, the method's potential to estimate adult survival has rarely been tested on long-lived raptor species, even though it could be a valuable alternative to conventional methods (Newton *et al.* 2016). To the best of our knowledge, three studies have utilized this approach. Rudnick *et al.* (2005) collected and genetically analysed shed feathers in nests of the Eastern Imperial Eagle *Aquila heliaca* to detect individual replacement and then to estimate adult turnover rate as a proxy of survival rate. Vili *et al.* (2013) determined the turnover rate of breeding individuals of an Eastern Imperial Eagle population using the same method. Gil-Sánchez *et al.* (2021) collected naturally shed feathers in nests of Bonelli's Eagle *Aquila fasciata* at the end of the breeding season to estimate the adult turnover rate, and to compare it with the value obtained using direct observations with binoculars, telescopes and camera-trapping. However, none of these studies focused on the feasibility and cost-efficiency of such an approach or how to make it operable for conservation stakeholders. The

objective of our study was to attempt to fill this gap using a case study on the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. The Golden Eagle is a territorial and monogamous species; individuals breed in the same territory throughout their lives (Watson 2010). Thus, genotyping of feathers annually collected from nests can identify changes in individuals within a territory that are generally indicative of the mortality of the replaced individual (Rudnick *et al.* 2005, Vili *et al.* 2013), allowing the approach to be used to estimate adult turnover rate as a proxy of adult survival. As turnover rates are a combination of surviving and philopatry, we used the term 'apparent adult survival' in this paper (and see Discussion for a more in-depth analysis of this hypothesis). Specifically, our aim was to determine whether genetic monitoring was possible in this species, and to assess the level of field effort and associated cost needed to obtain a relevant level of statistical power in determining apparent survival probability variation in order to provide concrete recommendations for setting up such an approach in the field.

To investigate this approach on the Golden Eagle, we genotyped feathers collected in nests and on captured individuals with the following aims:

- 1 To estimate genotyping error rates in order to determine if reliable genotyping can be obtained from feathers collected in nests. If the DNA in this context is highly degraded, identification may not be systematically possible. However, other studies using moulted feathers for genetic analysis have found the DNA quality to be sufficiently good for individual identification (Horváth *et al.* 2005, Rudnick *et al.* 2005).
- 2 To estimate how many feathers need to be collected and genotyped to ensure identification of the breeding pair.
- 3 To characterize the genetic variability of the loci to determine which should be preferentially used in future protocols.
- 4 To simulate varying sampling protocols for determining the sampling effort and associated costs necessary to detect variation in adult apparent survival.

METHODS

Study species

The Golden Eagle is a large raptor that is widely distributed in the Northern Hemisphere. In the

19th and early 20th centuries, the species became extinct in most non-alpine regions of Europe as a consequence of human persecution (Kenntner *et al.* 2007). From the 1960s to the 1990s, protection of the species in several European countries reversed this decline. Nonetheless, despite a significant recovery, the Golden Eagle remains subject to anthropogenic threats such as collisions with aerial infrastructure (e.g. cables, wind turbines), poisoning (e.g. lead poisoning from hunting ammunition), poaching and disturbance during the breeding season (Pedrini & Sergio 2001, Kenntner *et al.* 2007). These pressures can result in increased mortality rates that may, in turn, affect population viability.

Sample collection

The study was carried out from 2012 to 2020 in the south of France on different Golden Eagle populations. Feathers were collected in nests and directly from chicks during banding/tagging with GPS equipment. Some adult individuals were also sampled during captures to tag them with GPS transmitter equipment. Two batches of feathers were genotyped. The first batch included 90 feathers collected during four consecutive years in four Golden Eagle territories of the Massif Central. Of these feathers, 19 were directly sampled from individuals (adults and chicks; see Table S1) and 71 were collected from nests. Nest feathers were collected in years when breeding was successful, but also in years when hatching or fledging failed (adult feathers can still be found in nests). The choice of these four territories was based on having: (i) several successive years of feather collection on the same territories most likely not to have had adult turnover (well-known and established pairs monitored by GPS and rings), (ii) samples from at least one of the adults and (iii) samples from several chicks. These criteria were set to maximize the chances of verifying the correct genetic identification of individuals. This selection of feathers was not aimed at estimating apparent survival as we selected too few territories (four). They were only selected to assess the reliability of the proposed genetic approach in identifying the breeders (see below).

In addition to this first analysis, a second batch of 90 feather samples collected from nests or directly from individual birds in five different French mountainous regions was performed:

Drôme ($n = 13$ in nests), Vanoise ($n = 1$ from bird; $n = 3$ in nests), Hautes-Alpes ($n = 9$ birds; $n = 13$ in nests), Massif Central ($n = 7$ from birds; $n = 33$ in nests) and Pyrenees ($n = 11$ in nests). This analysis aimed at estimating the allelic diversity of the different markers to calculate the probability of being able to assign identity to individuals with confidence. Low genetic differentiation has been highlighted between Golden Eagles from the Alps and the Pyrenees indicating a single population, enabling us to make use of a single value of probability of identity for the five regions (Nebel *et al.* 2015, 2019).

Genetic data

Each sample was prepared following a sterile process in a specific extraction room clean of DNA. For each feather sample, the tip of the feather was cut into pieces and transferred to a sterile labelled Eppendorf tube for DNA extraction. Sample tubes were surrounded by both negative extraction controls (blanks) and positive extraction controls consisting of samples previously analysed and validated, in terms of DNA quality and genotyping success on microsatellite markers. According to the manufacturer's instructions (Nucleospin 96 Tissue Kit; Macherey-Nagel, Düren, Germany), sample tubes, as well as positive and negative extraction controls, were lysed overnight at 56°C, after which DNA was purified, isolated and eluted using purification columns and vacuum filtration.

For each DNA sample, 17 microsatellite markers and one marker for sex identification (CHD1 modified from Lee *et al.* 2008) were amplified by two multiplex polymerase chain reactions (PCRs) (multiplex A (nine markers) and B (10 markers), and analysed with an automated sequencer on two lanes (one for each multiplex)). The sex identification marker (CHD1) was PCR-amplified as part of each multiplex reaction. We used the following 17 microsatellite loci: Aa02, Aa04, Aa11, Aa26, Aa27, Aa35, Aa39, Aa43, Aa49 (Martínez-Cruz *et al.* 2002), IEAAAG13, IEAAAG14, IEAAAG15, Hal10, Hal13 (Bourke & Dawson 2006), NVHfr142 (Bielikova *et al.* 2010), BV13 (Gautschi *et al.* 2000) and Hal09 (Hailer *et al.* 2005; Table S2). Each DNA sample was genotyped twice (multiple-tube approach; Taberlet *et al.* 1996).

The PCRs were prepared following a unidirectional workflow starting in a clean room with positive air pressure to prepare sensitive reagents

(enzymes and DNA primers) and continuing in a pre-PCR room to assemble DNA and reagents using filtered tips. Three negative controls (blanks) and three positive controls were included per PCR plate. The PCR amplifications then were performed in a dedicated post-PCR area in 96-well microplates in a 10- μ L volume containing 5 μ L Mastermix Taq Polymerase (Multiplex PCR Kit; Qiagen, Hilden, Germany), 0.66 μ L of a first pool of eight pairs of primers or 0.68 μ L of a second pool of nine pairs of primers at a concentration of 0.10–0.80 μ M depending on the multiplex, and a mean of 30 ng genomic DNA. Each pair of primers was coupled to a fluorescent dye (Table S2). The PCR thermal protocol consisted of 95°C for 15 min, followed by eight touchdown cycles of 94°C for 30 s, 62°C to 55°C for 90 s (decreasing 1°C per cycle) and 72°C for 60 s, and then followed by 35 cycles of 94°C for 30 s, 55°C for 90 s and 72°C for 60 s, ending with an extension of 60°C for 30 min.

The PCR products were resolved on a calibrated ABI PRISM 3130 XL capillary sequencer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA) under denaturing conditions (HiHi Formamide; Thermo Fisher Scientific) with an internal size marker (GeneScan™ 600 LIZ™; Thermo Fisher Scientific) prepared once and dispatched equally in all sample wells of each marker run. This size marker is optimized for fragments up to 600 bp and guarantees the same calibration for all samples. As all the samples were distributed on a unique plate containing all of the positive reference controls (individuals genotyped once previously), all positive controls were run twice on each marker to provide a means to estimate PCR amplification and capillary resolution repeatability. The electropherograms were analysed using GENEMAPPER 4.1 (Thermo Fisher Scientific) independently by two analysts to determine the allele sizes for each marker of each individual. When the genotypes determined by each analyst did not agree, the electropherograms were read again, reading errors were resolved and, in case of persistent disagreement, ambiguous results were considered as missing data. The genotype of each positive control was compared to its known reference to determine the repeatability of the analysis.

Estimation of the genotyping error rate

Each feather was genotyped twice to obtain two replicates. From these two genotyping replicates, a

consensus genotype was determined (genotype with the highest probability of being the true genotype; see Table S2) and a synthetic quality index (QI) was calculated following the method of Miquel *et al.* (2006). This indicator is used to easily assess the reliability of individual genotypes and is considered reliable when calculated with only two replicates if the genotyping error rate is low.

We thus also calculated the exact genotyping error rates. A multitube approach based on three to seven successive PCRs on the same samples is usually used to estimate the genotyping error rate (Taberlet *et al.* 1996). We relied on only two genotyping replicates per sample, yet several feathers were analysed from specific territories in the first batch of analysis which led to several genotyping of the same individuals (something that cannot usually be performed when genotyping mammals using hair or faeces sampling). These samples provided up to 15 times the genotype of some individuals from 15 different collected feathers (see Results). We then used these replicates, which we termed 'recapture replicates', to determine a consensus genotype (genotype with the highest probability of being the true genotype). We used the GIMLET v1.3.4 software (Valière 2002) to group genotypes belonging to the same individual. This software calculates the percentage of similarity between each genotype in the dataset. From the 17 microsatellite markers and the genotypes obtained on feathers collected from captured adults, 76 genotypes (84%) were easily assignable to an individual (QI > 0.7). The same software was used to determine the consensus genotype and to compare it to each replicate (both recapture and genotyping replicates), allowing for the estimation of genotyping error rates using the method proposed by Broquet and Petit (2004). We validated an allele for a given locus within the consensus genotype when it appeared at least four times in the replicates. This threshold was chosen based on visual analysis of the data; the same genotyping error never appeared four or more times for a given locus.

A chick shares 50% of its genotype with that of each of its parents. If PCR amplification success is low or if many genotyping errors are present, a genotype may have the same percentage similarity to a parent's genotype as to its chick's. This can make genotyping error rate calculations complex, because we may not be sure to which individual the genotype belongs. In this case, we assigned the

genotype to the adult resembling it, at the risk of slightly overestimating the error rate. We made this choice not only because it is rare to find chick feathers in nests (their feathers are just developing and are generally not lost, so mainly large feathers from adults were collected), but also because this approach is conservative in the sense that it tends to slightly overestimate the error rate (see Discussion).

Statistical analyses

Analysis of genetic variability

We assessed genetic variability using the second batch of genetic analyses (85 different genotypes) as well as the genotypes of the six adults (four females, two males) identified in the first batch of data (i.e. a total of 91 individuals). We used GENALEX (Peakall & Smouse 2012) to calculate the number of alleles per locus (N_a) as well as the frequency of each allele. The average fixation index (F_{IS}) was calculated to determine if there was any deviation from Hardy–Weinberg equilibrium (HWE). The number of loci deviating from HWE was checked using chi-square (χ^2) tests. Large deviations from HWE would not allow the use of the probability of identity formulas suggested by Woods *et al.* (1999). To calculate this index, we removed samples with a QI below 0.70, which corresponded to poor genotyping quality, because they are likely to have had a high dropout error rate and thus artificially increased the proportion of homozygous genotypes. We estimated observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosity, and we calculated the probability of identity of each locus to determine which loci were most relevant for identifying individuals. We calculated the probability of identity (PI) for each locus as well as for all loci (PI_{global}). As we collected feathers from nests, we could have collected feathers of chicks or adults. We thus also calculated the probability of identity between siblings (PI_{sibs}) in a situation where there may be both parents and offspring in the samples. This PI_{sibs} was the most conservative PI value to determine whether the variability of the available loci was sufficient for reliable identification of individuals (Woods *et al.* 1999). A threshold value of PI_{sibs} < 0.01 was sufficient, given that in the case of Golden Eagles, the number of offspring does not exceed three chicks per year (<3% risk of error; Watson 2010).

Number of feathers necessary for successful identification

One of our aims was to determine the number of feathers that needed to be genotyped per territory annually to have a probability of identifying the adults of the breeding pair of almost one (perfect detection). However, we mostly detected adult females in the samples collected from the nest in the first batch of samples (see [Results](#)). We therefore estimated the probability P_1 that a feather randomly drawn from the nest belongs to the breeding female using the results from the first batch of analysis. We then estimated the probability P_2 that the genotyping of one feather obtained a QI value superior to 0.80 corresponding to an almost certain identification of the female; a QI value of 0.80 is considered to correspond to reliable genotyping (Miquel *et al.* 2006, Gajdárová *et al.* 2023). The product of these two probabilities was used to determine the global probability (P_g) that a feather randomly drawn from the nest would allow with near certainty the identification of the adult female of the territory.

As the PCRs were performed using two multiplexes, we also conducted this analysis for the multiplex with the highest genetic variability. Using a single multiplex reduces the cost of genetic analysis, but also greatly reduces the number of loci genotyped. Genotyping errors are therefore more likely to lead to misidentification. As a result, we only used genotypes with a QI superior to 0.95 (almost perfect genotyping) in this second analysis to calculate the proportion of genotypes used for P_g .

Our objective was to have a 95% chance of obtaining the correct genotype of the breeding female at each nest sampling, to allow a high probability of detecting turnover of individuals from year to year. The number of feathers to be sampled and analysed to reach this threshold was determined as the smallest value of x calculated by the following equation:

$$x < \ln(0.05) / \ln(1 - P_{\text{final}})$$

Power analysis for apparent survival estimation

We conducted power tests to determine which sampling designs (number of territories to sample and time interval between successive samplings) were required to detect yearly apparent survival probability variation over time. To this end, we

simulated a virtual population to which we applied different sampling designs in R 4.1.2 (R Core Team 2021). Specifically, we simulated life histories of individuals (alive or dead in each year of the simulation) using random draws from a Bernoulli distribution. The life histories of 40 females (for 40 territories) were simulated over 30 years for four values of apparent survival probability: 0.85, 0.875, 0.90 and 0.925. These four values represented apparent survival decreases of 10%, 7.5%, 5% and 2.5% relative to a control value of 0.95 corresponding to adult Golden Eagle survival in a stable population (Crandall *et al.* 2019). We conducted these simulations on females only because very few male feathers were found in nests – too few to estimate their apparent survival within a reasonable budget (see [Results](#)). When an individual died, it was replaced in the year of its death by another individual in the same territory. The history of a new individual was then simulated from this year. This situation represented an area totally occupied by territorial pairs with a systematic turnover as a consequence of the large availability of floating individuals (individuals without fixed territories; Hunt 1998).

On these simulated life histories, we applied different sampling designs from five to 30 territories for 5–20 years. The simulated sampling designs were ‘fixed’ – the same territories were sampled each year. We also simulated ‘rotating’ designs in which sample territories were drawn randomly and without replacement each year (the results of these simulations are available in [Fig. S1](#)). The simulated data were then analysed using CMR models (Cormack–Jolly–Seber model; Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965) in RMARK to estimate the apparent survival probability of individuals (White & Burnham 1999, Laake 2013) with a probability of detection of 0.8 to mimic situations in which monitored eagle pairs occasionally skip reproduction and thus may be undetectable in some years. To do that, we used a Bernoulli trial with a probability of 0.8 for each territory and for each year. As our approach is based on the assumption that the adult is either detected or dead in cases where reproduction is successful, the exact same simulations were also conducted using a probability of detection of one for perfect detection (the results of these simulations are available in [Fig. S2](#)).

We conducted each simulation scenario 1000 times in order to assess the expected precision of

the apparent survival estimate and its power to detect a lower apparent survival probability compared to the reference value. For each scenario, we used the proportion of apparent survival estimates that did not include the reference value of 0.95 within its 95% confidence interval as the power of the tested scenario. With the usual time constraints in a conservation context, we opted for an α -level of 0.2 to favour statistical power, even though it might lead to a higher chance of type I error (Yoccoz 1991). Thus, if the proportion was greater or equal to 80%, then the statistical power was considered sufficiently good. We then coupled these simulations with an analysis of the costs associated with each sampling design (cost of field sampling and cost of genetic analysis) to evaluate their efficiency. The most efficient sampling plan is defined here as the one that detects the given survival variation with the smaller value of the product of the number of years of monitoring with the number of monitored territories. For example, a sampling design of 15 territories for 15 years has an efficiency value of $15 \times 15 = 225$ territory-years and a sampling design of 30 territories for 10 years has an efficiency value of 300 territory-years and is therefore less efficient as its costs (fieldwork, genetic analysis) are higher.

All R codes are provided in Data S1.

Cost estimates of the sampling designs

We estimated the financial and human cost (in field days, FD) of each sampling design for a national park in France as an example. Parameters that could lead to a variation in cost included: (i) the number of feathers to be genotyped per nest and per year, (ii) the number of multiplexes to be used and (iii) the number of territories to be monitored per year (depending on the sampling design chosen). Once these parameters were determined, the total cost was calculated using estimates of the genetic costs and estimates of the number of FD for monitoring of pairs and access to nests. For the extraction and genotyping (including personnel costs, consumables and equipment depreciation) of one feather, the cost is €60 to analyse both multiplexes or €40 to analyse a single multiplex. The number of FD required to detect an area occupied by a pair of eagles varies depending on the study area. For this analysis, data from Ecrins National Park (in southeastern France) as reported by Chambert *et al.* (2020) were utilized. They estimated that it takes 425 h, approximately

equivalent to 57 FD, to detect the breeding nests of 20 pairs of Golden Eagles. Accessing the nest (including approach walk and descent) to collect feathers typically requires around one field day for two rope access technicians (depending on the environment; two individuals are necessary for security reasons), totalling 2 FD.

RESULTS

Genotyping and error rate estimates

Of the 90 feathers genotyped from the first batch, 73 (81%) resulted in successful PCR amplifications of at least 15 of the 17 loci (88%). Four feathers (including three from captured individuals) provided unusable genotype with fewer than five successfully amplified loci. The mean QI value for the 180 samples in both batches was 0.90 (95% CI: 0.84; 0.96); 80% of the samples had a QI superior to 0.80.

In the 71 genotyped naturally shed feathers from this first batch, 62 resulted in successful amplifications of at least 15 of the 17 loci (87%). All of these genotyped naturally shed feathers provided some information with more than five successfully amplified loci. The average error rates were low, with 7% amplification failures per locus, 5.2% dropouts and 0.7% false alleles (details of error rates for each locus can be found in Table S3). Of these 71 feathers collected in nests, 64 were attributed to the female of the breeding pair (i.e. 90% of the samples collected). Of the seven remaining genotypes, five were probably chick genotypes (7%), one belonged to the breeding male and one genotype was not usable (insufficient loci were amplified). Breeding males were therefore rarely detected by this method and it would be difficult to estimate their apparent survival with this non-invasive approach. For the rest of the analysis, we focused on females only.

Number of feathers to collect from nests

As mentioned above, 90% of the samples collected and genotyped for the first batch of analysis belonged to the territorial female (P_1); 80% of the genotypes had a QI superior to 0.80 (P_2). Using all 17 loci, we obtained 72% of genotypes that were assignable to the breeding female with near certainty (P_g). If we considered only the loci of

multiplex A, 56% of the genotypes belonged to the breeding female and were genotyped without error (final P – multiplex A).

Using the probabilities estimated from our samples for the 17 loci (both multiplexes), it was necessary to genotype at least three feathers from each sampling of a nest in order to obtain a probability higher than 95% to identify the breeding female. For the eight loci of multiplex A only, it was necessary to genotype at least four feathers at each sampling of a nest. For all loci, the probabilities of identifying the breeding female with two, three and four feathers were 0.92, 0.98 and 0.99, respectively. For multiplex A only, they were 0.81, 0.91 and 0.96.

Population genetics of Golden Eagles in France

The allelic diversity of these 17 loci varied from three to 17 alleles with an average allelic diversity per locus of 7.6 alleles. The average effective allele number (N_e) was 3.1 alleles (range 1.3–7.4 alleles). The mean probability of identity (PI) by locus is 0.2 and the mean probability of identity between siblings by locus (PIsibs) is 0.5. According to these indicators, the genetic diversity of these loci seems rather high. The average expected and observed heterozygosity values were 0.59 (range

0.23–0.86) and 0.53 (range 0.21–0.77), respectively. The average F_{IS} fixation index was 0.055 (95% CI: 0.005–0.105) showing a slight average excess of homozygosity in our samples; four of the 17 microsatellite markers deviated slightly from HWE ($P < 0.05$, χ^2 test). Given the low value of the F_{IS} fixation index and the slight deviation from HWE, we kept these four loci for probability of identity calculations. Genetic variability appeared to be high, leading to a low total probability of identity (total PI) of 1.9×10^{-13} and a PIsibs of 6.8×10^{-6} . By genotyping these 17 loci there was almost zero probability that two genotypes without genotyping errors were identical by chance (Table 1).

For multiplex A (eight loci), PIsibs was equal to 2.1×10^{-3} , and for multiplex B (nine loci) PIsibs was equal to 4.6×10^{-3} . Multiplex A had the lowest probability of identity but, for both multiplexes, the variability was theoretically sufficient for reliable identification of individuals (PIsibs < 0.01).

Expected accuracy of apparent survival estimates by CMR simulations

With the fixed sampling design simulation, it was not possible to detect a 2.5% decline in apparent survival regardless of the sampling effort. To

Table 1. Values of genetic variability per locus: probability of identity (PI) corresponding to the probability that two genotypes were identical by chance; probability of identity between siblings (PIsibs) corresponding to the probability that two genotypes of the same offspring were identical by chance; cumulative probability of identity (PI and PIsibs cum); number of alleles (N_a); number of effective alleles (N_e); observed heterozygosity (H_o) and expected heterozygosity (H_e).

Locus	PI per locus	PI cum	PIsibs/locus	PIsibs cum	N_a	N_e	H_o	H_e
10-BV13	0.03	3.2E-02	0.33	3.3E-01	17	7.4	0.75	0.86
07-Aa39	0.04	1.4E-03	0.34	1.1E-01	12	6.1	0.77	0.84
09-Aa49	0.08	1.1E-04	0.38	4.2E-02	7	4.5	0.65	0.78
04-Aa26	0.10	1.1E-05	0.40	1.7E-02	10	4.0	0.73	0.75
02-Aa04	0.12	1.4E-06	0.43	7.3E-03	14	3.4	0.67	0.71
17-NVHfr142	0.15	2.0E-07	0.45	3.2E-03	8	3.1	0.49	0.68
12-Hal10	0.13	2.7E-08	0.44	1.4E-03	6	3.3	0.62	0.69
03-Aa11	0.16	4.3E-09	0.46	6.5E-04	7	3.0	0.59	0.66
06-Aa35	0.20	8.6E-10	0.48	3.1E-04	6	2.7	0.54	0.63
13-Hal13	0.18	1.5E-10	0.46	1.5E-04	9	2.9	0.56	0.66
05-Aa27	0.19	3.0E-11	0.49	7.1E-05	4	2.7	0.72	0.63
08-Aa43	0.32	9.4E-12	0.60	4.3E-05	6	1.8	0.36	0.46
01-Aa02	0.33	3.1E-12	0.61	2.6E-05	5	1.8	0.43	0.45
11-Hal09	0.39	1.2E-12	0.65	1.7E-05	7	1.7	0.29	0.40
16-IEAAAG15	0.45	5.3E-13	0.67	1.1E-05	4	1.6	0.34	0.38
15-IEAAAG14	0.58	3.1E-13	0.77	8.7E-06	4	1.3	0.25	0.25
14-IEAAAG13	0.62	1.9E-13	0.79	6.8E-06	3	1.3	0.21	0.23
Mean	0.2		0.5		7.6	3.1	0.53	0.59

detect a 5% decline in apparent survival, the most efficient sampling design would be to collect feathers from 20 territories annually for 15 years, or from 30 territories for 10 years. To detect a 7.5% decline in apparent survival, the most efficient sampling design would be to collect feathers from 15 territories for 10 years, or from 10 territories for 15 years. Finally, to detect a 10% decline in apparent survival, the most efficient sampling design would be to sample 10 territories for 10 years, or from five territories for 20 years (Fig. 1). Results of rotating sampling designs and fixed sampling design with a higher probability of detection ($P=1$) are presented in Figures S1 and S2 and require slightly less monitoring effort.

Cost estimates

Cost estimates were made for three genotyped feathers per year and per territory with the two multiplexes (€60 per sample). Only costs for fixed sampling designs were estimated because they were more efficient (see above).

To detect a 10% decrease in apparent survival, it would be possible to monitor 20 territories for 5 years, which would represent an annual cost of 97 FD and €3600 for the genetic analysis of the feathers. It would also be possible to monitor 10 territories for 10 years, which would represent an annual cost of 50 FD and €1800 for the genetic analysis of feathers (Table 2).

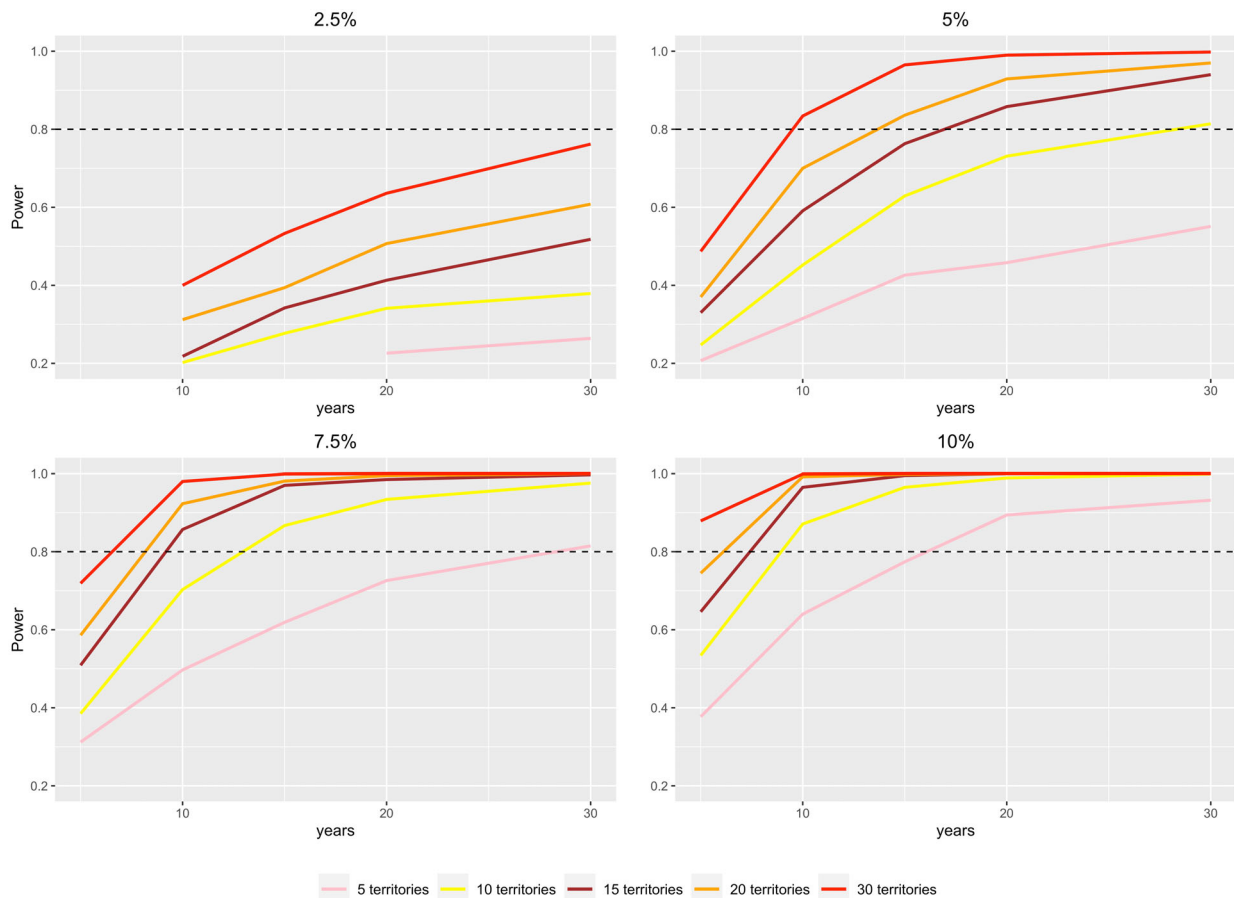


Figure 1. Results of capture-mark-recapture (CMR) simulations for fixed sampling designs (the same territories monitored each year). Simulations were performed for four values of an absolute decline in apparent survival probability: 10%, 7.5%, 5% and 2.5%. The statistical power is represented as a function of the number of years of effective sampling and the number of territories sampled: pink curve = five territories, yellow curve = 10 territories, brown curve = 15 territories, orange curve = 20 territories and red curve = 30 territories. The dotted black line (0.80) corresponds to the threshold value of statistical power at which we considered the protocol relevant.

Table 2. Financial and field costs in number of field days (FD) of different constant sampling designs (same territories monitored each year) and their ability to detect a greater or lesser decline in apparent survival.

Precision	Decline of 5%	Decline of 7.5%	Decline of 10%	Decline of 10%
Sampling design	15 territories – 15 years	15 territories – 10 years	20 territories – 5 years	10 territories – 10 years
Annual cost	74 FD – €2700	74 FD – €2700	97 FD – €3600	50 FD – €1800
Total cost	1110 FD – €44 500	740 FD – €27 000	485 FD – €18 000	500 FD – €18 000

DISCUSSION

We showed that the genotyping error rates obtained were very low while the genetic variability of the markers was high, thus allowing for reliable individual identification from genetic samples obtained from shed feathers in the Golden Eagle. However, most of the feathers collected in nests were from breeding females and therefore only female apparent survival could be estimated at a reasonable cost with the approach proposed here. Our simulations showed that monitoring of at least 10 pairs over 10 years is necessary to detect a 10% decrease in adult survival. Estimating the apparent adult survival rate of long-lived birds using feathers collected in nests is thus possible, but a substantial budget would be needed to obtain precise estimates.

Genetic variability

We had access to a larger number of loci compared to other studies using non-invasive genetic methods for individual identification; studies in which five to 10 loci were usually sufficient (Woods *et al.* 1999, Marucco *et al.* 2009). The total probability of identity (PI) of our 17 loci was very low, allowing for reliable identification. PIsibs of multiplex A was theoretically sufficient for reliable identification (<0.01) but remained quite close to the threshold value of 10^{-2} . Therefore, genotyping errors could lead to identification difficulties between related individuals. Even a few individual misidentifications can significantly influence estimation of survival rates and they should be avoided whenever possible (Mills *et al.* 2000, Waits & Leberg 2000). The additional cost of a multiplex is small compared to the cost of field-work for feather collection and DNA extraction. To monitor 10 territories, the annual cost represents €1800 for both multiplexes or €1200 for one multiplex, and 50 FD in either case. It therefore seems more prudent to keep both multiplexes for

genetic analysis to make individual identification as accurate as possible.

Genotyping, error rates and quality index (QI)

Most studies using non-invasive genetic analysis methods on large fauna have been conducted using faeces or hair. The use of feathers is less common, providing few points of comparison (but see Horváth *et al.* 2005, Rudnick *et al.* 2005). Broquet *et al.* (2007) calculated the mean values of error rates obtained for about 30 different studies using non-invasive genetic methods on various mammals. The average dropout and PCR amplification failure rates were respectively 11.3% and 14.3% for faeces, and 18.7% and 19.8% for hair. In comparison, the dropout and amplification failure rates obtained on the initial genotyping replicates of our study were (respectively) 5.2% and 7%, so these are rather low error values. The false allele rate is difficult to compare from one study to another because of the heterogeneity of the methods used to calculate it (Broquet & Petit 2004). The false allele rate of 0.7% obtained in our study is nevertheless a rather low error value compared to other studies. Therefore, it seems possible to conclude that the feathers collected from eagle nests allow for genotyping of sufficient quality to obtain individual identification.

The method used in our study – using different samples from the same nest to obtain recapture replicates of the same genotype – has not often been used (see Rudnick *et al.* 2005 for another example). This type of approach is not possible in the case of opportunistic collection of faeces in mammals. Another limitation of our method for estimating error rates was that some genotypes from degraded samples were difficult to assign to an individual (male, female or chick) and in these cases they were assigned by default to the genotype of the female of the pair resembling it, slightly increasing the error rates obtained. However, there were few situations

of poor quality in our samples (fewer than five of 90); moreover, this approach is conservative as it increases the number of feathers to be genotyped to reduce errors, which minimizes the risk of indicating that a turnover on a territory has occurred when it has not.

Genotyping error rates were consistent with the QI values obtained with two genotyping replicates per sample, confirming the reliability of this synthetic indicator. QI could thus be used by conservation stakeholders using the method proposed herein to easily evaluate the genotyping reliability of each sample.

The probability of collecting feathers from breeding females in nests was very high (90%). This result seems logical because the female of the pair spends considerably more time in the nest than the male during incubation and then in caring for the chicks (Collopy 1984), thus increasing the possibility of losing feathers in the nest. Vili *et al.* (2013), in their study of the Eastern Imperial Eagle, observed a similar bias of detection of females using the same approach and thus estimated female turnover only.

Because of the large difference in detection between the sexes, only the adult apparent survival of females could be estimated. Dozens of feathers would have to be genotyped to identify males, which would be too costly. This sex bias may not be problematic, as in the literature, no significant survival differential between adult males and females of large raptors has been reported (Newton *et al.* 2016). It thus seems plausible to equate adult female survival with overall adult survival. Similarly, detecting survival variation in females should *a priori* be generalizable to males. Another possibility might be to obtain male genotypes by collecting feathers under known Golden Eagle roosts as Rudnick *et al.* (2008) did with the Eastern Imperial Eagle.

Number of feathers to sample

The probability of identifying the breeding female of a territory from a feather collected in the nest was calculated from a limited number of samples and should be interpreted with caution. However, if in year t turnover is wrongly detected owing to genotyping errors, the assignment error should be corrected in year $t + 1$ (or even later) by redetecting the female that was present in year $t - 1$. Our results show that analysing three feathers per nest

is thus sufficient to unambiguously identify the breeding female. This corresponds to a cost of €180 per territory and per year (with the genetic analysis of two multiplexes), which seems reasonable. Conservation stakeholders would also have the option of regenotyping samples with a low QI (<0.80) in order to 'rescue' samples and more reliably identify the individual.

To increase the chances of genotyping adult feathers, large feathers (rectrices, remiges, coverts) were prioritized, as down feathers are more likely to belong to chicks. There is also a high risk of confusion with other raptor species (potential prey of the Golden Eagle) for down feathers, as opposed to large feathers. Fresh feathers from the surface of the nest should be prioritized to avoid collecting feathers from previous years. For more details on feather collection methodology, see the Data S1.

Expected accuracy of apparent survival estimates and associated costs

Because long-lived species are highly sensitive to variation in adult survival (Caswell 2006), it is important to be able to detect small changes in this demographic parameter. Indeed, even small variation in adult survival may have significant demographic consequences in these long-lived species (e.g. Gaillard & Yoccoz 2003, Hernández-Matías *et al.* 2013). Our results suggest that detecting these fine-scale variations is complicated owing to the relatively low statistical power obtained with this method. On the whole, it seems that no method can easily detect such small variations of survival in this species at a reasonable cost. For example, it was not possible to detect a 2.5% variation in apparent survival in the scenarios we tested. This means that it is only possible to detect fairly strong variation in the apparent survival rate – around 10% – unless significant resources are deployed. Therefore, sampling plans that detect less than 10% variation in apparent survival do not seem realistic to implement for conservation purposes. Nonetheless, detecting a 10% variation in adult survival still seems relevant, because variations of this magnitude following management measures have been observed in large raptors over less than 10 years (Chevallier *et al.* 2015, Lieury *et al.* 2015) and because anthropogenic threats such as collision with a power line or poisoning may generate high levels of adult mortalities.

The results discussed above rely on an 80% detection rate of the breeding female at the nest

because some eagle pairs do not breed in certain years and therefore do not incubate eggs in the nest (Steenhof *et al.* 1996, McIntyre & Schmidt 2012). It may still be possible to collect feathers for these pairs to increase detection rate, as eagles often reload a nest with material even when no laying occurs, yet the number of feathers would probably be much lower. In addition, the time window during which the nest in question can be detected in the field is shorter, because the adults do not remain for as long as when they rear chicks. In addition to feathers from the nests, it may be possible to search for adult feathers at known roosting sites regularly frequented by the pair to overcome this problem and compensate for the reduced detection rate. In any case, our simulations show that a better annual detection rate ($P = 100\%$) does not provide a better sampling design to detect a 10% variation in adult apparent survival (i.e. monitoring 10 territories for 10 years; see Fig. S2).

Given all these factors, the sampling plan that seems most feasible consists of monitoring 10 territories for 10 years in order to detect a 10% variation in adult apparent survival. To implement this, it is necessary to plan about 30 FD a year to detect the areas and about 20 FD to collect the feathers, for an annual total of 50 FD, and €1800 for the genetic analyses. These costs seem reasonable compared to those determined by Lieury *et al.* (2017) to estimate survival in a population with an approach that requires direct capture and ringing of birds (approximately 2000 FD for 10 years of monitoring). Alternative methods such as GPS tracking (Serratos *et al.* 2024) are also far more expensive as it may require a large field effort to capture adults (at least in our studied population) and the GPS may only function for few years. If the objective is to be able to detect a 5% decrease in apparent survival, a decrease that can already have strong impact on population viability for long-lived species, it would be necessary to monitor at least 20 pairs for 15 years or 30 pairs for 10 years. However, having to sample for 15 years before obtaining any information about a decline in survival does not seem relevant for conservation purposes, and the alternative of monitoring 30 pairs each year for 10 years may also be too demanding for conservation stakeholders. Regarding the choice of monitored territories, it is preferable to randomly select them to avoid over-selecting territories of good or poor quality, which could bias apparent survival estimates.

Relation between turnover and survival rate

Golden Eagles start breeding at 4–5 years old and are faithful to their mate for life. The species also shows a strong territory fidelity, and during non-breeding years the pair maintain their bond sometimes repairing nests or even building new ones (Brown & Amadon 1968). Replacement of a breeding adult in a territory may be the consequence of mortality, divorce or breeding dispersal (Booms *et al.* 2011, Vili *et al.* 2013, Kylmänen *et al.* 2023). However, divorce is very rare in large raptors (Watson 2010). Some cases of compulsory divorce have been observed in Barn Owls *Tyto alba* when females lay a second clutch in a year or when breeding was unsuccessful the previous year (Marti 1999). However, this has never been seen for Peregrine Falcons *Falco peregrinus* (Ponnikas *et al.* 2017) while some very occasional cases of divorce have been observed in Golden Eagles after an unsuccessful breeding attempt, but overall, cases of breeding dispersal in the scientific literature appear to be very rare regarding this species (Watson 2010). Therefore, we assume that turnover is overwhelmingly the result of mortality events in Golden Eagles. In addition, even if the turnover rate is a negatively biased estimate of absolute mortality, we think that a change in turnover rate can still be a good proxy of change in survival and thus may be reliable to detect declines in survival.

We encourage researchers to apply this method on other long-lived species that are also highly territorial and for which genetic material can be collected non-invasively. This approach may also be used to complement standard capture–resighting data to identify and monitor adults that are not ringed. It is important to note that for this method to be relevant, it is essential that breeding individuals do not frequently disperse or switch to other territories during their lifetime. For some owl species, for example, breeding dispersal can be common, making the method less relevant (Fasciolo *et al.* 2016).

CONCLUSIONS

Estimating adult survival is necessary to assess as accurately as possible the population dynamics of long-lived species and the pressures they are subjected to. Although non-invasive genetic approaches require significant resources to obtain

accurate estimates, for raptors, the method of collecting feathers from nests seems less complex, costly and disturbing for the birds than CMR based on ringing and rereading bands, or GPS tagging. The latter methods require very high field effort and are much more invasive as individuals must be captured directly. Our results show that non-invasive sampling can be used on a regular basis in long-lived territorial birds to provide basic information on demographic parameters, crucially needed for population management

We would like to thank the numerous people involved in this programme who helped us in the field to collect feathers and capture the individuals: officers of Cévennes', Ecrins', Pyrénées' and Vanoise' National Parks, of French Office of Biodiversity, RTE, local authorities, volunteers of many naturalists NGO, but also unaffiliated volunteers, climbers and mountain guides. We also would like to thank the Cévennes', Mercantour' and Vanoise' National Parks for helping to co-finance the genetic analysis of the feathers.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Sébastien Waterlot: Formal analysis; writing – review and editing; writing – original draft; visualization; conceptualization; methodology. **Christian Itty:** Methodology; investigation; resources; writing – review and editing. **Arzhela Hemery:** Methodology; investigation; resources; writing – review and editing. **Yoann Bunz:** Resources; funding acquisition; writing – review and editing. **Cécile Kaerle:** Resources; writing – review and editing; investigation. **Guillaume Queney:** Resources; investigation; writing – review and editing. **Aurélien Besnard:** Funding acquisition; project administration; supervision; validation; conceptualization; methodology; writing – review and editing.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

ETHICAL NOTE

Feather sampling in nests on living individuals was authorized under project no. 579 by Centre de Recherches sur la Biologie des Populations

d'Oiseaux, Muséum National d'Histoire Naturelle (CRBPO-MNHN), the bird-ringing centre designated for France by the Ministry of Environment. These procedures are considered non-invasive and do not require an ethical approval in France.

FUNDING

The authors declare that the genetic analyses of the samples in this study were co-financed by the Vanoise National Parc, Cévennes National Parc and Mercantour National Parc. No additional funds, grants or support were received during the preparation of the manuscript.

Data Availability Statement

The datasets generated or analysed during the current study are available on zenodo: DOI of the R code of power analysis: <https://doi.org/10.5281/zenodo.11198811>. DOI of the genetic data: <https://doi.org/10.5281/zenodo.11198849>. The R code for the power analysis is also available on Github under the public repository named 'Golden-Eagle'.

REFERENCES

- Beissinger, S.R. & McCullough, D.R. 2002. Population viability analysis. In *Australian Mammalogy Reviews*, Vol. 24: 251–252. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Bielikova, M., Ficek, A., Valkova, D. & Turna, J. 2010. Multiplex PCR amplification of 13 microsatellite loci for *Aquila chrysaetos* in forensic applications. *Biologia* 65: 1081–1088.
- Booms, T.L., Talbot, S.L., Sage, G.K., McCaffery, B.J., McCracken, K.G. & Schempff, P.F. 2011. Nest-site fidelity and dispersal of gyrfalcons estimated by noninvasive genetic sampling. *Condor* 113: 768–778.
- Bourke, B. & Dawson, D. 2006. Fifteen microsatellite loci characterized in the golden eagle *Aquila chrysaetos* (Accipitridae, Aves). *Mol. Ecol. Notes* 6: 1047.
- Broquet, T. & Petit, E. 2004. Quantifying genotyping errors in noninvasive population genetics. *Mol. Ecol.* 13: 3601–3608.
- Broquet, T., Ménard, N. & Petit, E. 2007. Noninvasive population genetics: A review of sample source, diet, fragment length and microsatellite motif effects on amplification success and genotyping error rates. *Conserv. Genet.* 8: 249–260.
- Brown, L. & Amadon, D. 1968. *Eagles, Hawks, and Falcons of the World*, Vol. 2. London: Country Life Books.
- Caniglia, R., Fabbri, E., Cubaynes, S., Gimenez, O., Lebreton, J.-D. & Randi, E. 2011. An improved procedure to estimate wolf abundance using non-invasive genetic sampling and capture–recapture mixture models. *Conserv. Genet.* 13: 53–64.

- Caswell, H. 2006. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*, 2nd edn. Oxford: Oxford University Press.
- Cayuela, H., Prunier, J.G., Laporte, M., Gippet, J.M.W., Boualit, L., Guérol, F., Laurent, A., Foletti, F. & Jacob, G. 2021. Demography, genetics, and decline of a spatially structured population of lekking bird. *Oecologia* **195**: 117–129.
- Chambert, T., Imberdis, L., Bonet, R., Perfus, M., Siefert, N., Cavailles, J., Fonderflick, J., Malafosse, J.P., Jailloux, A. & Besnard, A. 2020. *Suivi des populations d'Aigles royaux dans les Parcs Nationaux français, analyses et recommandations*: 44. OFB-CEFE cooperation. French Office of Biodiversity website. <https://professionnels.ofb.fr/fr/doc/suivi-populations-daigles-royaux-dans-parcs-nationaux-francais-analyses-recommandations>
- Chevallier, C., Hernandez-Matias, A., Real, J., Vincent-Martin, N., Ravayrol, A. & Besnard, A. 2015. Retrofitting of power lines effectively reduces mortality by electrocution in large birds: An example with the endangered Bonelli's eagle. *J. Appl. Ecol.* **52**: 1465–1473.
- Collopy, M.W. 1984. Parental care and feeding ecology of golden eagle nestlings. *Auk* **101**: 753–760.
- Cormack, R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* **51**: 429–438.
- Crandall, R.H., Craighead, D.J., Bedrosian, B. & Slabe, V.A. 2019. Survival estimates and cause of mortality of golden eagles in south-central Montana. *J. Raptor Res.* **53**: 38–45.
- Fasciolo, A., Delgado, M.D.M., Cortés, G., Soutullo, Á. & Penteriani, V. 2016. Limited prospecting behaviour of juvenile eagle owls *Bubo bubo* during natal dispersal: Implications for conservation. *Bird Study* **63**: 128–135.
- Gaillard, J.-M. & Yoccoz, N.G. 2003. Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? *Ecology* **84**: 3294–3306.
- Gajdárová, B., Belotti, E., Bufka, L., Volfová, J., Wölfl, S., Mináriková, T., Hollerbach, L., Duša, M., Kleven, O., Kutal, M., Nowak, C., Ozoliņš, J., Tām, B., Bryja, J., Koubek, P. & Krojerová-Prokešová, J. 2023. Long-term genetic monitoring of a reintroduced Eurasian lynx population does not indicate an ongoing loss of genetic diversity. *Glob. Ecol. Conserv.* **42**: e02399.
- Gautschi, B., Tenzer, I., Müller, J.P. & Schmid, B. 2000. Isolation and characterization of microsatellite loci in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) and cross-amplification in three old world vulture species. *Mol. Ecol.* **9**: 2193–2195.
- Gil-Sánchez, J.M., Bautista, J., Godinho, R. & Moleón, M. 2021. Detection of individual replacements in a long-lived bird species, the Bonelli's eagle (*Aquila fasciata*), using three noninvasive methods. *J. Raptor Res.* **55**: 552–564.
- Hailer, F., Gautschi, B. & Helander, B. 2005. Development and multiplex PCR amplification of novel microsatellite markers in the white-tailed Sea eagle, *Haliaeetus albicilla* (Aves: Falconiformes, Accipitridae). *Mol. Ecol. Notes* **5**: 938–940.
- Hernández-Matías, A., Real, J. & Pradel, R. 2011. Quick methods for evaluating survival of age-characterizable long-lived territorial birds. *J. Wildl. Manag.* **75**: 856–866.
- Hernández-Matías, A., Real, J., Moleón, M., Palma, L., Sánchez-Zapata, J.A., Pradel, R., Carrete, M., Gil-Sánchez, J.M., Beja, P., Balbontin, J., Vincent-Martin, N., Ravayrol, A., Benítez, J.R., Arroyo, B., Fernández, C., Ferreira, E. & García, J. 2013. From local monitoring to a broad-scale viability assessment: A case study for the Bonelli's Eagle in western Europe. *Ecol. Monogr.* **83**: 239–261.
- Hiebert Burch, S., Ramenofsky, M., Salvante, K., Wingfield, J. & Gass, C. 2000. Noninvasive methods for measuring and manipulating corticosterone in hummingbirds. *Gen. Comp. Endocrinol.* **120**: 235–247.
- Horváth, M., Martínez-Cruz, B., Negro, J., Kalmár, L. & Godoy, J. 2005. An overlooked DNA for non-invasive genetic analysis in birds. *J. Avian Biol.* **36**: 84–88.
- Hoy, S., Ball, R., Lambin, X., Whitfield, D. & Michael, M. 2015. Genetic markers validate using the natural phenotypic characteristics of shed feathers to identify individual northern goshawks *Accipiter gentilis*. *J. Avian Biol.* **47**: 443–447.
- Hunt, G. 1998. Raptor floaters at Moffat's equilibrium. *Oikos* **82**: 191–197.
- Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* **52**: 225–247.
- Kapetanakis, Y. 2014. Assessing the demography and molecular genetics of Asian vultures using non-invasive molecular techniques. Thesis, Cornell University.
- Kennner, N., Crettenand, Y., Fünfstück, H.-J., Janovsky, M. & Tataruch, F. 2007. Lead poisoning and heavy metal exposure of golden eagles (*Aquila chrysaetos*) from the European Alps. *J. Ornithol.* **148**: 173–177.
- Kohn, M., York, E., Kamradt, D., Haught, G., Sauvajot, R. & Wayne, R. 1999. Estimating population size by genotyping faeces. *Proc. Biol. Sci.* **266**: 657–663.
- Kylmänen, A., Karabinina, E., Ollila, T., Ponnikas, S. & Kvist, L. 2023. Turnover and natal dispersal in the Finnish Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) population. *Diversity* **15**: 567.
- Laake, J. 2013. *RMark: An R Interface for analysis of capture-recapture data with MARK*. AFSC Processed Rep. 2013–01. Seattle, WA: Alaska Fisheries Science Center, NOAA, National Marine Fisheries Service. <https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/Publications/ProcRpt/PR2013-01.pdf>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K., Clobert, J. & Anderson, D. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* **62**: 67–118.
- Lee, J., Tsai, L.-C., Huang, M.-T., Jhuang, J.-A., Yao, C., Chin, S.-C., Wang, L.-C., Linacre, A. & Hsieh, H.-M. 2008. A novel strategy for avian species identification by cytochrome b gene. *Electrophoresis* **29**: 2413–2418.
- Lieury, N., Devillard, S., Besnard, A., Gimenez, O., Hameau, O., Ponchon, C. & Millon, A. 2017. Designing cost-effective capture-recapture surveys for improving the monitoring of survival in bird populations. *Biol. Conserv.* **214**: 233–241.
- Lieury, N., Gallardo, M., Ponchon, C., Besnard, A. & Millon, A. 2015. Relative contribution of local demography and immigration in the recovery of a geographically-isolated population of the endangered Egyptian vulture. *Biol. Conserv.* **191**: 349–356.
- Lukacs, P. & Burnham, K. 2005. Review of capture-recapture methods applicable to noninvasive genetic sampling. *Mol. Ecol.* **14**: 3909–3919.
- Marti, C.D. 1999. Natal and breeding dispersal in barn owls. *J. Raptor Res.* **33**: 1.
- Martínez-Cruz, B., David, V., Godoy, J., Negro, J., O'Brien, S. & Johnson, W. 2002. Eighteen polymorphic microsatellite

- markers for the highly endangered Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*) and related species. *Mol. Ecol. Notes* 2: 323–326.
- Marucco, F., Pletscher, D., Boitani, L., Schwartz, M., Pilgrim, K. & Lebreton, J.-D. 2009. Wolf survival and population trend using non-invasive CMR techniques in the Western Alps. *J. Appl. Ecol.* 46: 1003–1010.
- Marucco, F., Boitani, L., Pletscher, D. & Schwartz, M. 2010. Bridging the gaps between non-invasive genetic sampling and population parameter estimation. *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 1–13.
- McIntyre, C. & Schmidt, J. 2012. Ecological and environmental correlates of territory occupancy and breeding performance of migratory Golden Eagles *Aquila chrysaetos* in interior Alaska. *Ibis* 154: 124–135.
- Mills, L.S., Citta, J.J., Lair, K.P., Schwartz, M.K. & Tallmon, D.A. 2000. Estimating animal abundance using noninvasive DNA sampling: Promise and pitfalls. *Ecol. Appl.* 10: 283–294.
- Miquel, C., Bellemain, E., Poillot, C., Bessière, J., Durand, A. & Taberlet, P. 2006. Quality indexes to assess the reliability of genotypes in studies using noninvasive sampling and multiple-tube approach. *Mol. Ecol. Notes* 6: 985–988.
- Nebel, C., Gamauf, A., Haring, E., Segelbacher, G., Villers, A. & Zachos, F. 2015. Mitochondrial DNA analysis reveals Holarctic homogeneity and a distinct Mediterranean lineage in the Golden eagle (*Aquila chrysaetos*). *Biol. J. Linn. Soc.* 116: 328–340.
- Nebel, C., Gamauf, A., Haring, E., Segelbacher, G., Väli, Ü., Villers, A. & Zachos, F. 2019. New insights into population structure of the European golden eagle (*Aquila chrysaetos*) revealed by microsatellite analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 128: 611–631.
- Newton, I., McGrady, M. & Oli, M. 2016. A review of survival estimates for raptors and owls. *Ibis* 158: 227–248.
- Peakall, R. & Smouse, P.E. 2012. GenAlEx 6.5: Genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research—An update. *Bioinformatics* 28: 2537–2539.
- Pedrini, P. & Sergio, F. 2001. Density, productivity, diet, and human persecution of Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) in the central-eastern Italian Alps. *J. Raptor Res.* 35: 40–48.
- Ponnikas, S., Ollila, T. & Kvist, L. 2017. Turnover and post-bottleneck genetic structure in a recovering population of Peregrine Falcons *Falco peregrinus*. *Ibis* 159: 311–323.
- R Core Team 2021. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rich, L.N., Kelly, M.J., Sollmann, R., Noss, A.J., Maffei, L., Arispe, R.L., Paviolo, A., De Angelo, C.D., Di Blanco, Y.E. & Di Bitetti, M.S. 2014. Comparing capture-recapture, mark-resight, and spatial mark-resight models for estimating puma densities via camera traps. *J. Mammal.* 95: 382–391.
- Rodgers, T. & Janečka, J. 2012. Applications and techniques for non-invasive faecal genetics research in felid conservation. *Eur. J. Wildl. Res.* 59: 1–16.
- Rudnick, J.A., Katzner, T.E., Bragin, E.A., Rhodes, O.E. Jr. & Dewoody, J.A. 2005. Using naturally shed feathers for individual identification, genetic parentage analyses, and population monitoring in an endangered eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) population from Kazakhstan. *Mol. Ecol.* 14: 2959–2967.
- Rudnick, J.A., Katzner, T.E., Bragin, E.A. & DeWoody, J.A. 2008. A non-invasive genetic evaluation of population size, natal philopatry, and roosting behavior of non-breeding eastern imperial eagles (*Aquila heliaca*) in central Asia. *Conserv. Genet.* 9: 667–676.
- Rutkowski, R., Dulisz, B., Szczepański, S., Nowakowski, J., Zwiącz-Kozica, T. & Krzan, P. 2018. Conservation genetics of the capercaillie in Poland: Estimating the size of the Tatra National Park population by the genotyping of non-invasive samples. *Fragm. Faunist.* 60: 119–128.
- Saether, B.-E. & Bakke, Ø. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642–653.
- Salewski, V., Thoma, M. & Schaub, M. 2007. Stopover of migrating birds: Simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture–recapture analyses. *J. Ornithol.* 148: 29–37.
- Seber, G.A. 1965. A note on the multiple-recapture. *Biometrika* 52: 249–259.
- Serratos, J., Oppel, S., Rotics, S., Santangeli, A., Butchart, S.H.M., Cano-Alonso, L.S., Tellería, J.L., Kemp, R., Nicholas, A., Kalvāns, A., Galarza, A., Franco, A.M.A., Andreotti, A., Kirschel, A.N.G., Ngari, A., Soutullo, A., Bermejo-Bermejo, A., Botha, A.J., Ferri, A., Evangelidis, A. & Jones, V.R. 2024. Tracking data highlight the importance of human-induced mortality for large migratory birds at a flyway scale. *Biol. Conserv.* 293: 110525.
- Shirose, L.J., Brooks, R.J., Barta, J.R. & Desser, S.S. 1993. Intersexual differences in growth, mortality, and size at maturity in bullfrogs in central Ontario. *Can. J. Zool.* 71: 2363–2369.
- Steenhof, K., Kochert, M. & McDonald, T. 1996. Interactive effects of prey and weather on golden eagle reproduction. *J. Anim. Ecol.* 66: 350–362.
- Taberlet, P., Griffin, S., Goossens, B., Questiau, S., Manceau, V., Escaravage, N., Waits, L.P. & Bouvet, J. 1996. Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Res.* 24: 3189–3194.
- Taberlet, P., Waits, L.P. & Luikart, G. 1999. Noninvasive genetic sampling: Look before you leap. *Trends Ecol. Evol.* 14: 323–327.
- Valière, N. 2002. Gimlet: A computer program for analysing genetic individual identification data. *Mol. Ecol. Notes* 2: 377–379.
- Vili, N., Szabó, K., Kovacs, S., Kabai, P., Kalmár, L. & Horváth, M. 2013. High turnover rate revealed by non-invasive genetic analyses in an expanding eastern Imperial eagle population. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 59: 279–295.
- Waits, J. & Leberg, P. 2000. Biases associated with population estimation using molecular tagging. *Anim. Conserv.* 3: 191–199.
- Watson, J. 2010. *The Golden Eagle*. London: A&C Black.
- White, G. & Burnham, K. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46(Supplement): 120–138.
- Williams, B.K., Nichols, J.D. & Conroy, M.J. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations: Modeling, Estimation and Decision Making*. London: Academic Press.
- Woods, J.G., Paetkau, D., Lewis, D., McLellan, B.N., Proctor, M. & Strobeck, C. 1999. Genetic tagging of free-ranging black and brown bears. *Wildl. Soc. Bull.* 27: 616–627.
- Yoccoz, N.G. 1991. Use, overuse, and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 72: 106–111.

Received 8 February 2024;
Revision 31 July 2024;
revision accepted 9 September 2024.
Associate Editor: Alexandre Millon.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Table S1. Details of the 19 individuals that were captured and from which feathers were directly collected in this study.

Table S2. Details of microsatellite markers used in this study.

Table S3. Error rates per locus and average error rates calculated on consensus genotypes from nest-collected feathers.

Figure S1. Results of simulations for annual CMR sampling designs based on random draws of territories each year from 40 possible territories.

Figure S2. Results of capture–mark–recapture (CMR) simulations for fixed sampling designs (the same territories monitored each year) with a probability of detection of 1.

RÉSUMÉ

Pour faire face au changement climatique, une des stratégies adoptées est de décarboner la production d'énergie en optant pour une électrification issue des énergies renouvelables, comme les éoliennes, mais dont le développement n'est pas sans conséquence pour la biodiversité. Les grands oiseaux planeurs tels que les accipitridés sont des espèces très sensibles au développement d'infrastructures aériennes. La présente thèse a pour objectif de développer un cadre méthodologique afin de prédire les zones à risque de collision pour ces espèces avec les infrastructures aériennes, en fonction des habitats et des hauteurs de vol. Cette démarche a été développée sur une espèce, l'aigle royal, mais réfléchi pour être transférable à d'autres espèces. J'ai d'abord étudié dans quelles conditions les données télémétriques obtenues en équipant des jeunes aigles au nid pouvaient être utilisées pour augmenter le nombre d'individus mais également l'étendue géographique (et les habitats associés) dans les modèles statistiques. J'ai ensuite modélisé le risque qu'un aigle royal utilise un secteur pour ses déplacements, en fonction des habitats qui le composent et en tenant compte de la hauteur à laquelle il vole, en étendant la méthode des « *step-selection functions* » à une sélection d'habitats en 3D. Les résultats obtenus sont disponibles sous format cartographique et ont été pensés comme un outil d'aide à l'évitement à destination des aménageurs et des décisionnaires.

MOTS-CLÉS

Rapaces - aigle royal - éoliennes - lignes électriques - collisions - risques

ABSTRACT

To tackle climate change, one of the strategies adopted is to decarbonize energy production by adopting electrification based on renewable energies, such as wind turbines, but whose development is not without consequences for biodiversity. Large soaring birds such as accipitrids are highly sensitive to the development of aerial infrastructures. The aim of this thesis is to develop a methodological framework for predicting areas at risk of collision for these species with aerial infrastructures, as a function of habitats and flight heights. This approach was developed for one species, the golden eagle, but was designed to be transferable to other species. I first studied the conditions under which telemetry data obtained by equipping young eagles at the nest could be used to increase not only the number of individuals but also the geographical extent (and associated habitats) in statistical models. I then modelled the risk of a golden eagle using an area for its movements, based on its habitats and considering the height at which it flies, by extending the "*step-selection functions*" method to a selection of 3D habitats. The results obtained are available in map format and have been designed as an avoidance tool for developers and decision-makers.

KEYWORDS

Raptors - golden eagle - wind turbines - electric network - collisions - risks