THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

Spécialité

Ecologie

École doctorale des Sciences de la Nature et de l'Homme

Présentée par

Anne-Christine Monnet

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Apport des modèles de niche aux translocations d'espèces : cas du renforcement de populations d'Outarde houbara

Thèse dirigée par **Denis Couvet**, **Yves Hingrat** et **Frédéric Jiguet**

Soutenue le 16 décembre 2014

Devant le jury composé de :

Vincent Bretagnolle	Directeur de recherche, CNRS	Rapporteur
Philip Seddon	Professeur, Université d'Otago	Rapporteur
Nicolas Loeuille	Professeur, Université Pierre et Marie Curie	Examinateur
Morgan Tingley	Professeur assistant, Université du Connecticut	Examinateur
Yves Hingrat	RENECO for Wildlife Preservation	Co-Directeur
Frédéric Jiguet	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle	Co-Directeur

« La défense de l'environnement n'est devenue que trop souvent la recherche de recettes techniques – pour certaines, d'ailleurs, lucratives – destinées à pallier les méfaits de l'activité humaine. […] Mais vouloir protéger la nature, c'est évidemment bien autre chose. Une révolution mentale, une philosophie nouvelle capable enfin de découvrir au sien de l'Univers la complète unité des choses et des êtres , faute d'une vision assez large et assez haute pour admettre avec Victor Hugo que nul n'oserait affirmer que le parfum de l'aubépine soit indifférent aux nébuleuses. Seule une vision aussi totale peut ouvrir la voie à la réconciliation […]. Seule une morale du respect de la vie, de toute vie, serait en effet capable de fonder durablement le règne de la paix entre tous les êtres vivants. »

Théodore Monod, 1995

Contribution of niche modelling in conservation translocations: a case study of reinforced populations of Houbara Bustard

Ecological niche models (ENM) are widely used to predict current and future species distribution. By relating species occurrence with environmental variables, these methods could be used as complementary tools to assess the ecological suitability of potential release areas, a key parameter for improving success in conservation translocation. Yet, ENM are still rarely applied in conservation translocations and general evidence about the benefit of these models in translocation is still lacking. The potential benefit of ENM is twofold by impacting both the immediate success of translocations and the long-term population persistence in the face of global change.

The aim of this thesis was to examine the theoretical and applied contribution of niche modelling in species conservation translocation. We focused our research on well-established reinforcement programs of two species of Houbara Bustard, the sedentary North African species (*Chlamydotis undulata undulata*) and the migratory Asian species (*C. macqueenii*). Through the extensive monitoring (by satellite and radio-tracking) of remnant wild populations and captive-born released individuals over a large proportion of their distribution range, these programs provide an ideal study framework to address complex questions regarding the relevancy of ENM in translocation conservation.

In a first part, we linked individual survival, a crucial component of population dynamics, to habitat suitability as predicted from niche modelling. Despite the increasing popularity of ENM for predicting current and future animal distribution, few studies have provided empirical support on the relationship between habitat suitability and bird survival.

In a second part, we investigated the contribution of niche modelling in conservation translocations. We first performed an experimental release and monitoring of 180 individuals along a gradient of habitat suitability as predicted by ENM to test the effect of release site suitability on survival of captive-born individuals. We then tested if released houbaras use the same ecological niche than wild houbaras, as a validation step to support the subsequent use of niche modelling within translocation programs.

In a last part, we used ENM to assess the potential impact of predicted climate and land cover changes on Houbara distribution and dispersal. In light of our results, we discussed the implications of global changes for ongoing translocation programs of the sedentary and the migratory species of Houbara Bustard.

All together, this thesis clearly showed the contribution of integrating ecological niche modelling techniques with conservation actions in reinforcement programs. Empirical approaches linking habitat suitability with demographic processes (survival, dispersal) or migratory routes provide a step towards a better understanding of the relevance of ENM for conservation translocations in changing environments.

Keywords: ecological niche – global change – Houbara Bustard – niche modelling – translocation

Apports des modèles de niche aux translocations d'espèces : cas du renforcement de populations d'Outarde houbara

Les modèles de niche écologique (ENM) sont très fréquemment utilisés pour prédire la distribution actuelle et future des espèces. En reliant les occurrences des espèces à des variables environnementales, ces méthodes peuvent être utilisées comme des outils complémentaires pour évaluer la qualité de l'habitat des potentielles aires de lâchers, un facteur clé pour le succès des translocations. Pourtant, les ENM sont encore rarement appliqués dans les translocations et on a encore peu de preuves de leur intérêt. Le bénéfice potentiel des ENM est double puisqu'ils peuvent avoir des implications à la fois sur le succès immédiat des translocations mais aussi sur la persistance à long terme des populations face aux changements globaux.

L'objectif de cette thèse était d'étudier l'apport théorique et appliqué de la modélisation de niche aux programmes de translocations d'espèces. Nous avons centré nos recherches sur des programmes bien établis de renforcement des populations de deux espèces d'Outarde houbara, l'espèce nord-africaine (*Chlamydotis undulata undulata*) et l'espèce migratrice asiatique (*C. macqueenii*). Grâce à un suivi intensif (par satellite et radiopistage) de populations sauvages relictuelles et d'individus élevés en captivité et lâchés sur une large partie de leur aire de répartition, ces programmes fournissent un cadre d'étude idéal pour envisager des questions complexes sur la pertinence des ENM dans la translocation.

Dans une première partie, nous avons relié la survie individuelle, une composante essentielle de la dynamique des populations, à la qualité d'habitat prédite par les modèles de niche. Malgré le large usage des ENM pour prédire la distribution présente et future des espèces animales, peu d'études ont fourni de support empirique sur la relation entre la qualité de la niche et la survie.

Dans une deuxième partie, nous avons étudié l'apport des modèles de niche pour les translocations. Nous avons d'abord réalisé un lâcher expérimental de 180 individus le long du gradient de qualité de la niche pour tester l'effet des sites de lâchers sur la survie des individus. Nous avons ensuite testé si les outardes lâchées utilisent les conditions environnementales qui caractérisent la niche de l'espèce afin de valider l'utilisation ultérieure des projections des modèles dans les programmes de translocation.

Enfin, dans une dernière partie, nous avons utilisé les ENM pour évaluer l'impact potentiel des changements climatiques et d'occupation des sols sur la distribution et la dispersion de l'Outarde houbara. A la lumière de nos résultats, nous avons discuté de l'implication des changements globaux pour les programmes de translocation en cours sur l'espèce sédentaire et sur l'espèce migratrice d'Outarde houbara.

Cette thèse a clairement montré l'intérêt d'intégrer les techniques de modélisation de niche écologique dans les actions de conservation au sein des programmes de réintroduction. Les approches empiriques reliant la qualité de la niche aux processus démographiques (survie, dispersion) ou aux routes migratoires constituent un pas en avant pour une meilleure compréhension de la pertinence des ENM pour les translocations d'espèces dans un environnement changeant.

Mots clés: niche écologique – changements globaux – Outarde houbara – modélisation de niche – translocation

Table des matières

Introduction générale 15

Les modèles de niche 18

Des terminologies nombreuses 19

Fondements théoriques : le concept de niche écologique 19

Le postulat d'équilibre 20

L'utilisation des modèles de niche dans les programmes de translocation 21

Le cas d'étude : renforcement des populations d'Outarde houbara 23

L'Outarde houbara 23

Les programmes de renforcement des populations 30

Objectifs de la thèse et présentation des travaux 35

Méthodologie : Modéliser la niche écologique de l'Outarde houbara 39

Choisir les données de présences 39

Choisir les données environnementales 42

Le choix d'une technique de modélisation 48

Evaluation du modèle 49

Prendre en compte l'incertitude autour des prédictions 51

Chapitre 1 : Relier modèles de niche et paramètres démographiques 53

Contexte général 53

Hypothèses & Prédictions 55

Méthodes 55

Résultats 55

Article 1: Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population 57

Discussion du chapitre 1 99

Chapitre 2 : Estimer l'apport des modèles de niche dans les actions de translocations 101

Contexte général 101

Est-ce que les individus survivent mieux quand ils sont lâchés dans des sites prédits comme plus favorables ? 104

Hypothèses & Prédictions 104

Méthodes 104

Résultats 104

Article 2: An experimental release of houbaras along a niche suitability gradient: link with survival and movement 107

Est-ce que les individus lâchés utilisent la même niche écologique que les individus sauvages ? 143

Hypothèses & Prédictions 143

Méthodes 143

Résultats 143

Article 3 : The realized niche of captive-bred Houbara bustards translocated in Morocco meets expectations from the wild 145

Discussion du chapitre 2 179

Lien entre la qualité d'habitat et la survie et le mouvement des individus lâchés dans les premiers stades de la vie des individus 179

Utilisation des conditions environnementales spécifiques aux populations sauvages par les individus lâchés établis 180

Chapitre 3 : La translocation d'espèces en contexte de changements globaux 181

Contexte général 181
Questions 182
Méthodes 183
Résultats 183

Outarde nord-africaine 184

Outarde asiatique 186

Article 4 : Predicted impacts of global change on the distribution of the sedentary North African and the migratory Asian Houbaras: implications for translocation programs 187

Discussion du Chapitre 3 223

Modèle de dispersion individu-centré 223

Conclusions et perspectives 225

Apports théoriques 225

Succès de la reproduction 226

Densité et densité-dépendance 226

Translocations d'espèces et modèles de niche 227
Quelles leçons pour les translocations d'Outarde houbara ? 229

Choisir des sites et des zones de lâcher 229

Comparer la reproduction des individus lâchés et des sauvages 230

Scénarios de distributions futures 230

Bibliographie 233

Remerciements

Je souhaite remercier en premier lieu l'ensemble des membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer mes travaux de thèse: **Vincent Bretagnolle**, **Nicolas Loeuille**, **Morgan Tingley** et **Philip Seddon**. *Special thanks to Phil and Morgan who have come a long way*.

Je remercie son Altesse Cheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Prince héritier d'Abou Dhabi et Président de l'International Fund for Houbara Conservation (IFHC), son Excellence Mohammed Al Bowardi, Vice-Président de l'IFHC, M. Jacques Renaud et M. Frédéric Lacroix, respectivement directeur général et directeur exécutif de RENECO for Wildlife Preservation, pour leur soutien à la recherche menée pendant ma thèse.

Je tiens ensuite à remercier mes deux directeurs de thèse, **Yves Hingrat** et **Frédéric Jiguet**, pour leur encadrement et leur investissement pendant ces trois années.

Merci **Fred** pour la confiance que tu m'as accordée qui m'a permis de gagner si vite en autonomie et pour t'être montré toujours rassurant et positif même dans les moments les plus stressants. J'espère qu'on aura encore de nombreuses occasions d'ouvrir la vodka pour fêter des papiers ! Et bien sûr merci pour tes blagues et histoires mille fois répétées lors de tes passages quotidiens dans notre bureau.

Merci **Yves** d'avoir rendu cette thèse possible et d'avoir tout fait pour qu'elle se passe bien. Merci pour tes nombreux projets et idées, toujours soutenus par ton efficacité et ton dynamisme qui permettent une remise en question permanente et poussent à aller plus loin.

Merci de m'avoir fait découvrir le monde de l'outarde Houbara et voyager aux quatre coins du monde, du Maroc aux Émirats, en passant par le Japon !

Je remercie toute l'équipe de l'**ECWP** pour leur accueil chaleureux à Missour, pour avoir bien voulu partager un peu de leurs secrets, de leurs expériences et de leurs histoires sur les outardes et sur les grandes plaines de l'Oriental marocain. Merci pour ces inoubliables virées dans les steppes.

Merci également pour votre implication, vos précieux conseils, vos partages sur cette incroyable base de données.

Mes remerciements s'adressent ainsi tout particulièrement à **Eric**, **Jeff**, **Christelle** et **Sylvain** pour leur efficacité redoutable à chacune de mes requêtes.

J'aimerais remercier également toute l'équipe du **NARC** à Abou Dhabi, et notamment **Bénédicte** et **Pascale** pour leurs précieux conseils sur les données Asie. Et merci **JB** pour m'avoir guidée dans ma première approche des données Asie, et pour Sting à l'Arena d'Abou Dhabi !

~~~~ Les collaborateurs ~~~~

J'adresse un grand remerciement à ceux avec qui j'ai eu la chance de travailler et avec qui mes travaux de thèse ont pris une tout autre dimension.

Merci **Alexandre** pour ta grande disponibilité et ton soutien sur tous les points chauds des papiers. Tu es un modèle de rigueur scientifique comme on n'en croise pas tous les jours, le tout accompagné d'une grande modestie *« je vais peut-être dire une connerie mais… »*. J'ai beaucoup appris en travaillant avec toi.

Merci **Loïc**, tu as essuyé les plâtres de ma première collaboration ! On peut fêter maintenant le 74e modèle de survie qui aura tourné, c'était le bon ! J'ai découvert aussi un incroyable traducteur à reviewer, toujours prêt à dégainer une réponse aux questions (d'éthique !) les plus saugrenues. Un grand merci à toi !

Merci **Romain** d'avoir transformé le P4 (et le P3 ! mais en fait c'est le P2) en tout plein de formidables moments de travail, on en aura fait migrer des outardes (et des splashy birds aussi mais chuuut).

Merci **Stéphane** d'avoir mis tout ton intérêt et ton expertise à ce nouveau projet outarde, le tout avec une méthode irréprochable *« c'est quand même le top du top il faut le savoir »*, ce fut un plaisir d'avoir pu échanger avec toi.

Merci **Reto** pour nos échanges et tes commentaires très précieux et toujours constructifs sur mes travaux.

Merci **Wilfried** pour ta disponibilité et tes conseils en modélisation au début de ma thèse. Ma bibliographie parle d'elle-même pour dire à quel point ton travail et celui de ton équipe est inspirant et stimulant.

Et enfin, pour votre réactivité et votre soutien pendant ce sprint final, j'aimerais remercier mes nombreux relecteurs : **Leyli**, les **chaouis** et leurs chats, les **Mac' père & fils** pour la chasse aux fautes d'orthographes, **Reto** pour les relectures assidues de ma thèse, et **Romain** pour m'avoir ôté tout souci quant à la mise en page du manuscrit.

~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~

Je ne serais pas arrivée jusqu'ici sans Montpellier, cœur vibrant de l'écologie où fourmillent naturalistes et chercheurs passionnés et passionnants.

Je voudrais adresser des remerciements particuliers à **Guillaume Charmantier**, **Emmanuel Douzery**, et **Marc-André Selosse** pour leurs implications dans l'enseignement, la passion qu'ils transmettent et leurs conseils toujours précieux.

Merci à mes amis des fleurs et des champignons, **Franck** et **François**, avec qui j'ai fait mes premiers pas dans la recherche si importants pour moi encore aujourd'hui.

Et bien sûr merci à **Vincent** pour les discussions toujours passionnées et passionnantes avec notre ami Raoul et cette belle aventure qu'était ce premier papier.

Au Muséum j'ai découvert une autre famille de naturalistes. Merci en particulier à tous les ornithos d'avoir partagé quelques-uns de leurs secrets sur les oiseaux que je ne vois plus de la même manière, merci à **Pierre**, **Olivier**, **Romain P. & L.**, **Benoit**, **Camilla, Fred** et **Maxime.**

Merci **Christian** pour la découverte d'Ouessant et des Craves, et, après les mésanges de Montpellier, ce que c'est vraiment qu'une échelle et qu'un suivi des nids.

Le chant du troglodyte derrière le manège et le claquement sec des éventails du tai chi : le petit tour pour traverser le Jardin des Plantes fait réaliser chaque matin la chance de vivre ces années de thèse au Muséum.

Merci **Denis** de m'avoir accueillie dans ton laboratoire, pour ta bienveillance, ton investissement et la confiance que tu portes au CESCO.

Si la convivialité du laboratoire est inversement corrélée au nombre de mètres carrés par personne (pour lesquels on aura pourtant beaucoup râlé), l'ambiance au CESCO est vraiment exceptionnelle.

J'adresse ainsi un grand merci à toute l'équipe du CESCO, au bureau Vigie Nature qui n'a pas son pareil pour pimenter l'ambiance et aux copines du 61 : **Marine**, **Christie**, **Hortense**, **Ariane**, **Julie**, **Fanny**, **Agathe**, **Aurélie**, ainsi qu'à **Baptiste**, **Frédéric**, **Simon**, et tous les petits nouveaux !

Merci **Nathalie** pour ton dynamisme si communicatif quand il s'agit de faire bouger les choses.

Merci **Yves** pour les pauses café « culture gé », et bien sûr pour les spéciales dédicaces Franche-Comté !

Sans passer par la case Aquarium, j'ai passé trois ans dans la « sâlles thésards » avec nos deux piliers Maîtres de Conf, Alex et Isa, et maintenant trois : merci **Maud** pour ce supplément de bonne humeur tu verras on s'attache vite à cette vie parisienne ! **Isa** merci pour ton énergie et ta gentillesse, toujours à l'écoute de nos sautes d'humeur de thésardes et pour les combats aussi ! **Alex** pour ton air un peu perplexe quand tu entres dans le bureau et tes départs précipités qui rythment les journées.

Ce bureau a su s'imprégner des ambiances en fonction des arrivées et départs successifs, qu'on peut résumer par l'ère Fondant Picard, l'ère Petits Sacripants, l'ère Madeleiiine Tiiime et maintenant… on est plutôt branché thé vert (sans sucre). Je pense que chacun se reconnaitra ! En parlant de petit sacripant, merci **Pierre-Yves**! Je n'ai toujours pas compris ton drôle de comportement au labo, mais j'écris ces quelques lignes en chaussettes, j'ai mangé des trucs bizarres et il est passé minuit, je tiens peut être une piste ! Et merci à **Nico**, qui restera le secrétaire qu'il nous faut jusqu'à ce que le mur tombe !

Mais c'est surtout le « bureau qui bosse », qui ne désemplit pas le weekend, jours fériés, jusqu'en plein milieu de l'été ou des vacances de Noël et où il fait bon travailler en chaussettes et en bonne compagnie !

Au passage, merci à **Grooveshark**, partenaire de toutes les émotions, but YES I'm still here !!

~~~~ Les grandes sœurs ~~~~

Merci à mes grandes sœurs de thèse qui ont distillé chacune à leur manière conseils, douceur, énergie…

Merci **Karine**, grande sœur par excellence, pour tes encouragements et ta motivation à revendre ! Tu es vite partie pour ton voyage outre-Atlantique, et tes coups de gueule et tes éclats de rire dans le bureau m'ont beaucoup manqués, sans oublier tes indétrônables « mais vous êtes des grands malades ! ».

« Madeleine tiiime ! » Merci **Hélène** de m'avoir fait réfléchir avec toi, penser mieux et toujours plus loin, et ainsi de sortir du labo jusqu'en dans les grandes voies d'Aile Froide ou au sommet du Quiquillon *« et pour changer le monde à petit pas je serai toujours avec toi ! »*

Merci **Aliénor**, mon petit panda qui se dépatouille dans la neige, que j'admire tant et qui me fait voir la vie en bleu. Ton courage et ton énergie débordante m'ont toujours donné beaucoup de force.

Merci **Céline** pour toutes ces tranches de vies partagées à grand coup de café au lait, le tout saupoudré d'une bonne dose de confidences et d'un soupçon de virées shopping !

Noëlie pour ta poésie, ton entrain et ta bonne humeur transfrontalière, un grand merci !

Merci à **Anne** pour toute cette vie que tu apportes au labo et pour avoir été *« tellement gentille, mais teeellement gentille ! »* pendant les dernières semaines de rédaction.

Et bien sûr spéciale dédicace au club très secret du **CCLPPC**.

Whaaat?! Eh oui c'est toi qui prends le relai maintenant (je t'ai vu pieds nus à manger des pizzas au labo) merci à ma petite sœur de thèse, **Leyli** ! Je pense que tu as tout compris les stratagèmes pour tout déchirer pour ta fin de thèse et bien sûr, always looking on the bright side of liiife ! Par contre pour le déo faudra peut-être songer à te débrouiller.

Bonne route à toi aussi **Pauline** et à toi **Florence** qui, après m'avoir espantée avec tes années de terrain nocturne, te revoilà sur le chemin de brillantes études montpelliéraines !

~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~

« J'ai chhhauud » Trop de sport, c'est sûr, merci **Martin** pour ton amitié et pour la pause la plus originale, pendant une nocturne du samedi, à faire apparaitre Sylvain à la lumière rouge au fond d'une bassine de la petite cabane. Et d'ailleurs **Sylvain** ? Besançon, Montpellier, Paris… on part où maintenant en postdoc ? On se suit hein ? J'aurais du mal à me passer de tes sylvenades. Merci pour ces mythiques soirées au 98 à refaire le monde en mangeant des crêpes (ou l'inverse) ainsi qu'aux joyeux drilles **Jonathan** (au son, à la lumière et aux effets spéciaux) **Etienne**… **Pierre-Alain** je t'ai bien écouté pour ne pas perdre trop de plumes pendant ma thèse, bon vol à toi et merci pour ton amitié.

Ben voyons donc ! Présentement j'aurais voulu sortir mon meilleur québécois pour te dire à quel point elle était pas mal belle cette année là, mais je crois que j'ai encore quelque leçons à prendre ! Mais pour bien finir, je t'aurais quand même fait l'honneur de me transformer quelques fois en raton laveur pour ma fin de thèse ! Merci **Reto**, mon grand sage, pour ta présence bienveillante et tes conseils précieux. Jeu, set, et match !

Adrien ma pipelette préférée, merci pour les longues heures à parler de la vie et de ce monde de la recherche qui nous intrigue et nous passionne tant.

Romain tmtc merci pour ton soutien ces derniers mois, pour ta capacité incroyable à toujours trouver les mots qui rassurent, quitte à déployer une quantité astronomique de chocolat pour les cas extrêmes ou juste parce que tu t'absentes une journée.

Théo, ma rock star préférée, merci surtout pour tes « c'est incroyable ! » et tes « Ouh yeeeah » inimitables et aussi parce que tu es le seul au labo à savoir accorder un pantalon framboise ou des Converses vert pomme et j'adore !

Gilles m'accorderais-tu cette valse ? ou une petite scottish ? Merci pour cette touche de poésie et de charme, ta présence tout particulière et les sourires volés au tournant du couloir.

Enfin un grand merci à la team du **BDEM** pour cette joyeuse et tumultueuse année, idéale pour sortir du labo, découvrir le côté paléonto du Muséum et la vie des paresseux géants ou des cœlacanthes. Pour avoir fait bouger la vie étudiante au Muséum, danser, boire un peu (beaucoup, à la folie !) merci à **Ninon**, **Eli**, **Pierre**, **Malcolm**, **Hugo, Fabien** et **Sophie** pour leur énergie et leur joie de vivre !

~~~~ Les chaouis ~~~~

Parce que vous êtes magiques. Parce que vous êtes les seules capables – pour m'encourager et ne pas trop m'exclure des conversations pendant ma rédaction (smiley qui a peur) – de faire un parallèle entre mes modèles et le descriptif d'un [censuré] « synonyme d'aventures avec une fin forcément heureuse », merci à mes **chaouis** chéries, mes quatre fantastiques, **Camille**, **Élodie**, **Laurène**, **Manon** pour tous ces moments partagés. Un grand merci à **Elise**, véritable rayon de soleil et de bonne humeur.

~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~

Antoine & Cécile, je n'ai pas assuré les visites au Pays, et la poupette a tellement grandi, mais promis encore quelques lignes à rédiger et je saute dans un train ! Merci pour votre soutien à distance et votre présence quand la vie fait des misères.

De même mes remerciements vont à toute la **famille Macarez**, pour votre douceur et votre accueil chaleureux dans votre cocon familial. Merci pour votre curiosité envers mon travail, et pour avoir prêté vos jardins pour toutes sortes d'observations et d'expériences, y compris celles à base de moutarde et de vers de terre !

Et le rideau tombe ! Je suis prête pour le prochain acte, et pour continuer le chemin de la douce vie à tes côtés. Au-delà de tout, merci à toi **Josquin** pour ton soutien sans faille. Merci pour ces trois belles années parisiennes, perchés dans notre petit nid du 10e ou en vadrouille aux quatre coins de Paris, de France et d'Europe.

Et enfin, j'envoie vers les nuages un merci tout ému à ma petite maman. Dans les moments difficiles j'ai repensé à ton visage et ton sourire tout plein de larmes quand tu étais « trop fière de [ta] petite championne ». Grâce à toi je sais voler de mes propres ailes, même si c'est à tes côtés que j'aurais aimé voler.



Introduction générale

Devant la rapidité et l'envergure des changements environnementaux actuels et à prévoir dans les prochaines décennies, il est important d'améliorer notre capacité à prédire les effets des changements globaux sur le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes et des éléments qui les composent. Dans ce contexte, un défi majeur de l'écologie est de comprendre les mécanismes écologiques et évolutifs expliquant la distribution des espèces dans le temps et dans l'espace (Blackburn et Gaston 2003). Intrinsèquement, les espèces, qu'elles soient animales ou végétales, ont des contraintes physiologiques et comportementales souvent liées aux conditions du milieu et influant leur distribution dans le temps et l'espace, on parle de filtre environnemental. Ces contraintes ont des origines évolutives qui ont été façonnées par l'histoire biogéographique et des processus d'adaptation, de spéciation et d'extinction / colonisation qui dominent à de larges échelles de temps et d'espace (Cavender-Bares et al. 2009 ; Figure 1). A l'échelle locale, ce sont les interactions entre espèces (compétition, mutualisme, prédation, etc.) liées à l'environnement biotique qui dominent les processus d'assemblage des communautés (Cavender-Bares et al. 2009 ; Figure 1). Avec l'intensification de la pression anthropique sur les écosystèmes, ces différents filtres peuvent être modifiés. L'introduction d'espèces par exemple peut modifier le filtre biotique et affecter les processus biogéographiques (Rahel, 2002); la dégradation des habitats peut par ailleurs modifier le filtre abiotique.

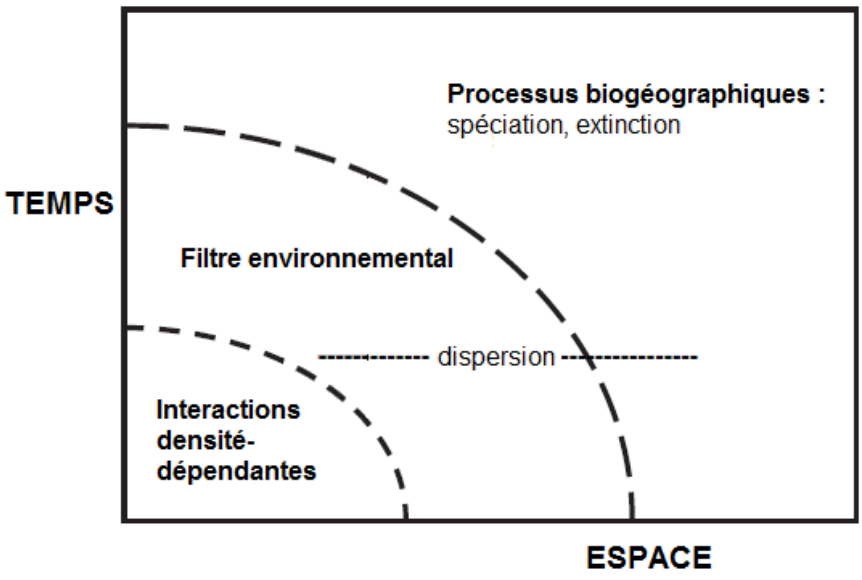


Figure 1 : Les mécanismes à l'origine de l'assemblage des communautés à différentes échelles de temps et d'espace ; d'après Cavender-Bares *et al.* 2009

A large échelle, le climat est un bon prédicteur de la distribution des espèces, et notamment des oiseaux (Pigot et al., 2010). Or le climat change rapidement et on prédit des changements sévères pour le siècle à venir. A la fin de l'année 2014 sera publié la synthèse du 5e rapport d'évaluation du Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) sur les changements climatiques et leurs évolutions futures dont les premiers volumes ont été publiés (IPCC, 2013). Le constat du réchauffement climatique et de la responsabilité des activités anthropiques est sans équivoque (IPCC, 2013). Chacune des trois dernières décennies a été plus chaude que la précédente et que toutes les autres décennies depuis 1850 (IPCC, 2013). La température moyenne mondiale a augmenté de 0,85°C entre 1880 et 2012. Les modèles climatiques prévoient, selon quatre scénarios plus ou moins pessimistes, une élévation de la température comprise entre 0,3 °C et 4,8 °C pour la période 2081-2100, par rapport à la moyenne de 1986-2005 (IPCC, 2013).

Comprendre l'action et la résultante de ces changements sur la distribution des espèces et le fonctionnement des écosystèmes est un domaine de recherche qui, au cours des dernières décennies, a bénéficié d'un intérêt croissant au sein de la communauté scientifique. Ces questionnements scientifiques sont devenus un enjeu sociétal et politique suite au constat d'une érosion rapide et récente de la biodiversité causée par les activités humaines : principalement à travers les changements de l'habitat (changement dans l'usage des sols, modification des régimes hydriques, etc.) l'introduction d'espèces envahissantes, la surexploitation et le réchauffement climatique (Butchart et al., 2010; Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

Les réponses aux changements climatiques sont diverses et maintenant largement documentées (voir les synthèses de Parmesan 2006; Peterson et al. 2010; Bellard et al. 2012). Bien que des réponses évolutives locales aux changements climatiques soient maintenant plus fréquemment enregistrées, il n'existe aucune preuve concluante de changements dans la tolérance absolue des espèces au climat : les changements génétiques observés ne seraient ainsi pas d'ordre ou de type à prévenir l'extinction des espèces (Parmesan, 2006). Ce constat est supporté par le nombre disproportionné d'extinction d'espèces et d'extinctions locales aux limites plus chaudes des répartitions (en marge sud ou à faible altitude) qui entraine des changements et possibles contractions des aires de répartition. En 2003, Parmesan & Yohe ont mis en évidence une remontée

vers les pôles pour 83% des espèces et des extinctions dans les marges inférieures pour 75% d'entre elles parmi un pool de 423 espèces tous taxons confondus. Une méta-analyse complémentaire sur 99 espèces (plantes alpines, insectes, oiseaux) a estimé que les limites de répartition des espèces avaient bougé vers le nord à une vitesse de 6.1 km par décennie, dans la direction des changements climatiques (Parmesan and Yohe, 2003). Ces changements en direction des pôles ont été également montrés au niveau des abondances chez les oiseaux nord-américains, laissant supposer de futurs changements dans la distribution des espèces (Peterson and Martínez-Meyer, 2008). Les espèces seraient ainsi en mesure d'ajuster leur aire de répartition pour suivre les modifications de leur environnement induites par les changements climatiques, on dit qu'elles suivent leur niche climatique (*niche tracking*, en anglais). Ce phénomène a récemment été mis en lumière par plusieurs études détaillant la dynamique de distribution chez différents taxons. Sur la base de suivis de biodiversité précoces menés au début du XXe siècle en Californie, une équipe a mis en évidence une remontée de 500m en altitude pour la moitié des espèces de petits mammifères étudiés et 90.4% des espèces d'oiseaux étudiés suivraient leurs préférences écologiques dans le temps et l'espace (Tingley et al., 2009). Si certaines espèces arrivent à suivre leur optimum climatique, la vitesse d'ajustement de leur distribution ne serait cependant pas assez rapide par rapport à la vitesse des changements climatiques. Une étude menée en Europe a ainsi montré que si les oiseaux et les papillons ont remonté vers le Nord ces deux dernières décennies, ils accumulent un retard moyen par rapport au climat, de 212km et 135km respectivement (Devictor et al., 2012). Enfin, chez les oiseaux migrateurs, Both et al. (2006) ont relevé une diminution significative des distances de migrations pour la moitié des 24 espèces étudiées entre 1932 et 2004. Ces changements dans les aires de répartition des espèces ainsi que les changements dans la phénologie (avancement des événements printaniers : migration, reproduction) entrainent également des modifications dans la structure des communautés, modifiant ainsi les interactions biotiques (systèmes proie/prédateurs, plantes/insectes ; Devictor et al., 2012).

C'est alors devenu un challenge pour la biologie de la conservation de comprendre et prédire comment ces changements affectent aujourd'hui et vont affecter la répartition et les assemblages d'espèces.

Les modèles de niche

La forte demande sociétale pour des prédictions sur l'impact des changements globaux a ainsi poussé l'écologie, traditionnellement ciblée sur la description des patrons et la compréhension des processus, vers une science plus prédictive (Evans et al., 2013; Thuiller et al., 2013b). Dans ce contexte, les modèles de niche ont connu une très forte expansion ces dernières décennies (Figure 2). Ils relient statistiquement les occurrences des espèces à des variables environnementales pour prédire leur distribution potentielle. Ils permettent de projeter cette distribution dans le temps ou dans l'espace en faisant l'hypothèse forte que cette relation sera maintenue dans les nouvelles conditions. Les projections dans le passé aident à reconstruire la distribution passée des niches climatiques des espèces (Nogués-Bravo, 2009). Les projections dans le futur aident à prédire la réponse des espèces sous scénarios de changements climatiques (Barbet-Massin et al. 2012). Enfin, les prédictions dans un espace géographique différent peuvent permettre d'anticiper le potentiel invasif des espèces envahissantes (Gallien et al. 2012). Une plus grande facilité d'accès aux données de présence d'espèces et d'implémentation des modèles de niche sur les plates-formes informatiques a largement contribué à leur expansion.

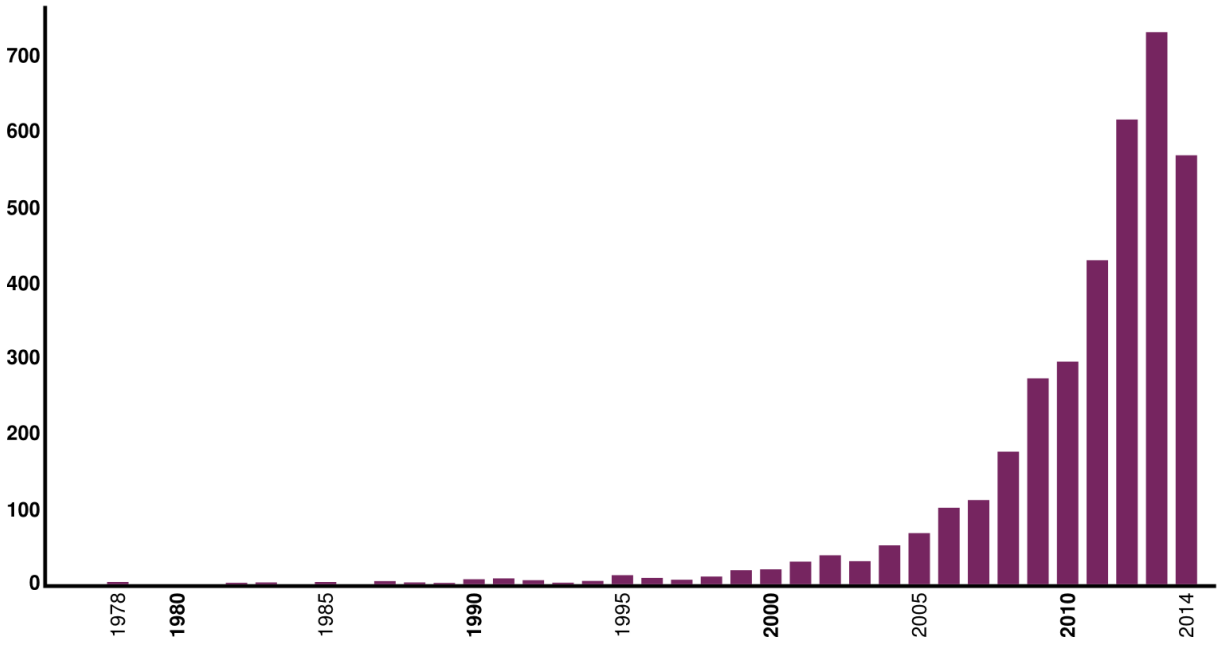


Figure 2 : Nombre d'articles scientifiques sur les modèles de distribution d'espèces indexés dans ISI Web of Science (recherche avec les mots clés « species » et « distribution model* »). D'après Lobo *et al.* (2010)

Des terminologies nombreuses

Les noms fleurissent dans la littérature pour désigner les modèles de niche, souvent en fonction de la perspective choisie :

- modèles de distribution d'espèce (*species distribution modelling*)
- modèles de niche écologique (*ecological niche modelling / niche-based modelling*)
- modèles de qualité d'habitat (*habitat suitability modelling*)
- modèles d'enveloppe climatique (*climate envelope modelling*) quand les données environnementales sont uniquement climatiques

Les arguments pour l'utilisation d'un terme ou d'un autre font l'objet de nombreuses publications, mais les débats dépassent également le cadre sémantique (McInerny and Etienne, 2013; Peterson and Soberón, 2012; Warren, 2012) et prennent leur source dans l'incertitude liée au concept de niche écologique (Guisan et al., 2013). Suivant Guisan et al. (2013), nous considérerons dans ce travail de thèse ces termes comme équivalents, les modèles de niche écologique ou de distribution d'espèce étant calibrés sur les mêmes types de données et utilisant les mêmes algorithmes. Le terme de « modèle de distribution d'espèce » sera plutôt privilégié quand l'objectif de l'étude concerne les prédictions spatiales, et les « modèles de niche écologique » quand l'objectif est centré sur la quantification de la niche écologique. Pour éviter critiques et confusions, il est cependant important de bien relier les prédictions des modèles à leur signification écologique (Austin, 2007).

Fondements théoriques : le concept de niche écologique

Les modèles de niche se basent sur l'hypothèse que les occurrences des espèces reflètent leurs préférences écologiques. Ainsi, si les principales variables environnementales qui délimitent leurs préférences sont connues, il est alors possible d'estimer (1) l'espace environnemental favorable à l'espèce et (2) la distribution géographique de cet espace environnemental ou des habitats favorables au maintien de populations viables (Lobo et al., 2010).

La modélisation de la distribution d'une espèce prend ses fondations dans le concept de niche écologique. La niche écologique a tout d'abord été définie par Grinnell, en 1917, comme l'ensemble des conditions abiotiques dans laquelle une espèce peut maintenir un taux positif net de croissance des populations sans immigration (Grinnell, 1917). Dix ans plus tard, en 1927, Elton propose une autre définition basée sur le rôle fonctionnel des espèces dans une communauté (Elton, 1927). Hutchinson est le premier à formaliser le concept de la niche écologique, au sens grinnellien, comme un hypervolume dans un espace multidimensionnel qui représente l'ensemble des conditions environnementales disponibles (Hutchinson, 1957). La niche fondamentale est alors définie comme l'hypervolume des variables environnementales dans lequel les individus d'une espèce peuvent survivre et se reproduire, tandis que la niche réalisée est l'expression de la niche fondamentale une fois les interactions biotiques (compétition, prédation) prises en compte.

S'il serait idéal de pouvoir modéliser la niche fondamentale de l'espèce qui représente le produit de ses gènes et de sa physiologie, il est cependant difficile d'obtenir les tolérances physiologiques théoriques des espèces et ainsi suivre la définition hutchinsonienne ou grinnellienne de la niche (Kearney and Porter, 2009). L'objectif n'est pas alors de décrire complètement l'hypervolume dans un espace multidimensionnel mais plutôt d'utiliser comme approximation de la niche fondamentale une combinaison de variables environnementales qui définissent la répartition des espèces (Tingley et al., 2009). En reliant de manière empirique des données d'occurrences à des variables environnementales prédictives, on caractérise essentiellement la niche réalisée de l'espèce puisque les données d'occurrences sont contraintes par les interactions biotiques. Enfin, pour approximer au mieux la niche fondamentale, il est recommandé de calibrer le modèle avec des données d'occurrences provenant d'une large étendue géographique, à travers l'ensemble de la répartition de l'espèce (Araújo and Guisan, 2006; Barbet-Massin et al., 2010; Phillips et al., 2006).

Le postulat d'équilibre

Les modèles de niche font l'hypothèse que les espèces sont en équilibre avec leur environnement, c'est-à-dire qu'elles sont présentes dans tous les habitats favorables et absentes de tous les habitats défavorables (Araújo and Pearson, 2005). Cette hypothèse est évidemment violée dès lors que les espèces sont absentes d'habitats qui leur sont

pourtant favorables. Elle reste cependant une hypothèse de travail nécessaire à la résolution des modèles statiques utilisés pour projeter la distribution des espèces dans le temps et l'espace. Parce que l'échantillonnage des données de présence et des variables environnementales est souvent limité dans le temps et/ou l'espace, les modèles reflètent un instantané de la relation entre l'espèce et son environnement (Guisan and Thuiller, 2005). Seul un modèle dynamique et stochastique peut prendre en compte les situations de non-équilibre pour distinguer les états de transition et d'équilibre dans la réponse des espèces (Guisan and Zimmermann, 2000). Cependant, dans les modèles statiques, l'hypothèse d'équilibre peut être plus ou moins forte. La distance à l'équilibre de la distribution des espèces est en effet susceptible de varier entre les taxons, les organismes ayant des meilleures capacités de dispersion (oiseaux, plantes *versus* amphibiens, reptiles) étant davantage capable de changer leur distribution, et ainsi d'être plus proches de l'équilibre avec leur milieu (Araújo and Pearson, 2005).

L'utilisation des modèles de niche dans les programmes de translocation

Comprendre la relation des espèces à leur environnement est un point critique pour le succès des actions de conservation. Les actions de conservation se basent de plus en plus sur des décisions spatialement explicites et les informations spatiales requises, souvent sous la forme de cartes d'habitats favorables, constituent des outils décisionnels clés (Greaves et al., 2006; Guisan et al., 2013; Hodgson et al., 2009). Dans un monde changeant où les prédictions sur l'évolution de la qualité des habitats sont importantes, les modèles de niche peuvent apporter une information sur les préférences écologiques des espèces et sur les changements attendus dans la répartition des zones favorables. Pourtant, ces outils sont encore très peu appliqués relativement au nombre de modèles qui sont déployés, parce qu'ils sont plus souvent implémentés pour des questions scientifiques que pour répondre directement à des objectifs de conservation (Guisan et al., 2013).

Dans le cadre des translocations d'espèce en particulier, l'UICN a récemment rappelé l'importance de la qualité de l'habitat (IUCN/SSC, 2013; Seddon, 2013), paramètre clé pour le succès de réintroduction (Wolf et al., 1998). Dans ce contexte, l'utilisation des modèles de niche a été préconisée à différents stades des programmes de translocations (Osborne and Seddon, 2012), notamment pour évaluer les préférences écologiques de l'espèce pour prioriser des sites de lâchers (Pearce & Lindenmayer 1998; Schadt & Revilla 2002; Olsson & Rogers 2009) et évaluer le potentiel impact des changements

globaux sur la distribution des populations relictuelles et celles transloquées (Carroll et al., 2009; Martínez-Meyer et al., 2007). Pourtant l'application des modèles de niche est encore rare dans le cadre des actions de translocations d'espèces (Guisan et al., 2013). De plus, il existe peu de preuves du bénéfice de leur application en termes de succès de translocations (Osborne and Seddon, 2012), et ce, du fait que le suivi adéquat des populations réintroduites fait souvent défaut, et qu'il manque encore d'un consensus autour de la définition du succès de translocations et des mesures d'évaluations associées. Il y a par exemple peu d'études sur l'usage *a posteriori* de l'espace environnemental utilisé par les individus transloqués. Les rares exemples montrent pourtant l'intérêt informatif de ces études pour guider les éventuelles translocations suivantes (Hirzel et al., 2004; van Langevelde and Wynhoff, 2009), permettant ainsi un processus d'apprentissage par la gestion (*adaptive management*, en anglais) (Armstrong et al., 2007). Par ailleurs la modélisation de la niche écologique des espèces candidates aux translocations, avec des populations éteintes localement ou en déclin, peut s'avérer difficile (Osborne and Seddon, 2012).

Encadré 1 : Sémantique

Si le terme de *réintroduction* est couramment utilisé, on privilégie le terme plus général de ***translocation*** pour désigner les mouvements intentionnels et les lâchers d'organismes vivants à des fins de conservations (IUCN/SSC, 2013). Au sein des translocations, les ***réintroductions*** désignent plus précisément les translocations qui ont lieu au sein de l'aire native de répartition où l'organisme avait disparu, les ***introductions*** désignent les translocations hors de la répartition native, et les ***renforcements***, qui nous intéressent ici dans le cas de l'Outarde houbara, désignent des translocations dans des populations existantes de conspécifiques (IUCN/SSC, 2013).

Jusqu'à maintenant, les études qui ont relié la qualité d'habitat du site de lâcher au succès de translocations ont mesuré la qualité de l'habitat à partir des connaissances d'experts (Moorhouse et al., 2009; White et al., 2012). Les prédictions des modèles de niche peuvent en revanche, en complément de l'identification des habitats favorables par les experts, apporter des informations sur les préférences écologiques de l'espèce à l'échelle de l'ensemble de sa répartition, mais aussi sur les projections des potentiels changements sous scénarios de changements climatiques. Ainsi, face à la gravité et à la rapidité des changements globaux, ces développements méthodologiques offrent de nouvelles perspectives pour la conservation à long terme de la biodiversité.

Le cas d'étude : renforcement des populations d'Outarde houbara

L'Outarde houbara

Taxonomie

L'Outarde houbara est une espèce de la famille des Otididae appartenant à l'ordre des Otidiformes (Gill and Donsker, 2014; Hackett et al., 2008). On désigne sous le nom d'Outarde houbara deux espèces:

- l'espèce asiatique, l'Outarde de Macqueen (Asian Houbara, en anglais), *Chlamydotis macqueenii* (Gray, JE, 1832)

- l'espèce nord-africaine, l'Outarde Houbara, *Chlamydotis undulata* (Jacquin, 1784) comprenant la sous-espèce *C. undulata fuerteventurae* (Rothschild & Hartert, 1894) endémique des Îles Canaries, et *C. undulata undulata* en Afrique du Nord (North African Houbara, en anglais).

Les deux espèces, *C. undulata et C. macqueenii*, considérées encore récemment comme deux sous-espèces, ont été séparées sur la base d'études génétiques et comportementales (Gaucher et al., 1996; Knox et al., 2002) (Figure 3).

Biologie et écologie

L'Outarde houbara est un oiseau de taille moyenne, de 55 à 65 cm de long environ, pour une envergure de 1,35 à 1,70 mètres (Launay and Paillat, 1990). Le poids moyen des mâles est de 1,95 kg contre 1,3 kg pour les femelles pour l'espèce nord-africaine (n=372, données ECWP).

C'est un oiseau de plaine adapté aux conditions désertiques, arides à semi-arides (exemple Figure 4). Il vit dans des milieux sableux ou rocheux à végétation, herbacée ou arbustive, ouverte et clairsemée (la steppe) ne dépassant généralement pas 25% de recouvrement environ et 0.4 mètres de hauteur (Goriup, 1997; Hingrat, 2005).



Figure 3: Femelles (à gauche) et mâles (à droite) d'Outarde Houbara (*C. undulata*) en haut et d'Outarde de Macqueen (*C. macqueenii*) en bas

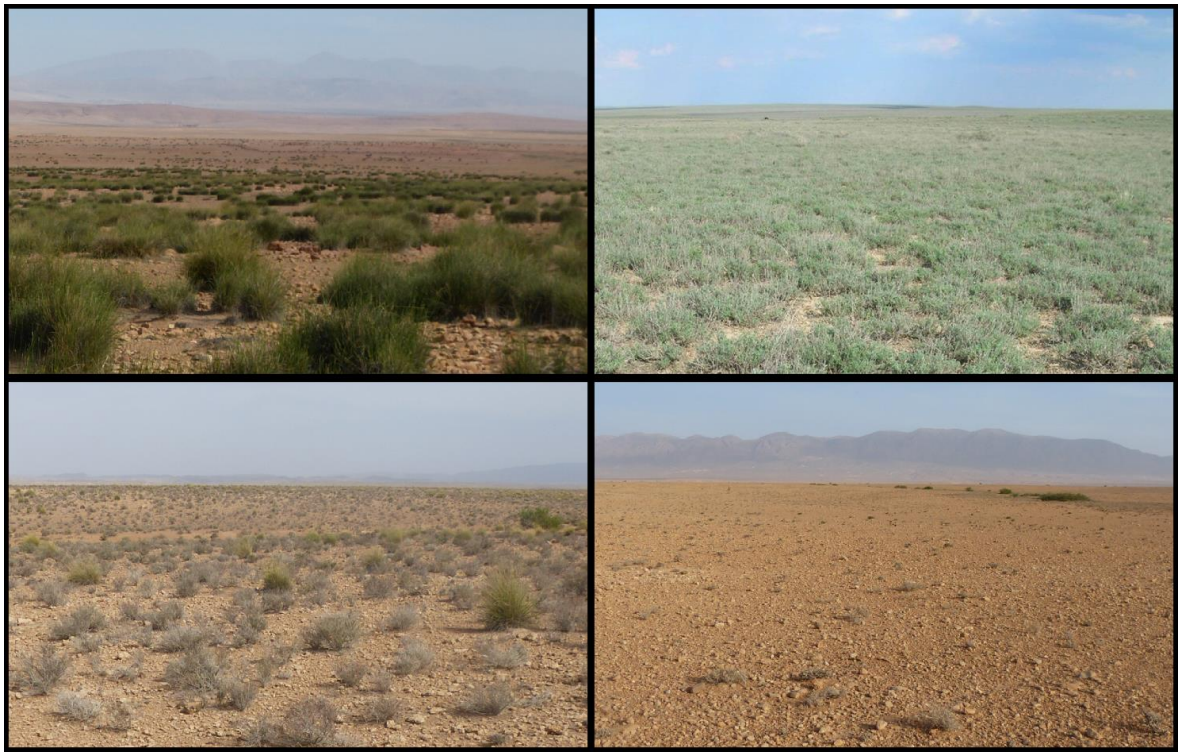


Figure 4: Exemples d'habitats (de gauche à droite et de haut en bas) : steppes à alfa (*Stipa tenacissima*) (Enjil, Maroc), steppes à armoise (*Artemisia* sp.) (Kazakstan), plaine de Ouizeght à *Hammada* sp. (Maroc), plaine d'Al Baten reg à *Lycium intricatum* (Maroc)

Le **régime alimentaire** est décrit comme omnivore et opportuniste reflétant les variations locales et saisonnières dans l'abondance des ressources : il est constitué d'une grande variété de plantes, de petits vertébrés et d'arthropodes (Hingrat et al., 2007; Tigar and Osborne, 1999). Une étude récente basée sur des analyses de sélection a mis en évidence des préférences alimentaires marquées à toutes les saisons, gouvernées principalement par l'abondance et/ou la qualité nutritionnelle des espèces présentes (Bourass et al., 2012). Il a été aussi montré que l'Outarde houbara prospecte les champs cultivés où elle consomme surtout des légumineuses comme la luzerne, illustrant la plasticité de l'espèce et sa capacité à changer d'habitat (Martín et al., 2010; Medina, 2010).

L'Outarde houbara est une espèce polygyne avec un **système d'appariement** de type « lek éclaté » : les mâles établissent leur site de parade à distance (à 550 mètres en moyenne dans l'Oriental marocain, Hingrat et al. 2008). La parade nuptiale est très spectaculaire, caractérisée par une course frénétique durant laquelle les plumes blanches filamenteuses de la tête et du coup sont ébouriffées (Figure 5) (Cornec et al., 2014; Gaucher et al., 1996; Launay and Paillat, 1990). Durant la période de reproduction, les mâles sont partiellement territoriaux et montrent une grande fidélité interannuelle à leur site de parade. Les mâles commencent à se reproduire à un âge plus avancé (2 à 4 ans) que les femelles (1 à 2 ans). Les femelles visitent les sites de parade pour l'accouplement puis quittent le lek pour nidifier. Les mâles ne prennent donc pas part aux soins des jeunes. L'incubation dure environ 23 jours (Gaucher, 1995). Les femelles pondent en général deux à trois œufs (jusqu'à quatre en Afrique du Nord, Gaucher 1995 ; jusqu'à six en Asie, Combreau et al., 2002) dans un nid qui est une petite dépression à même le sol (Figure 5)

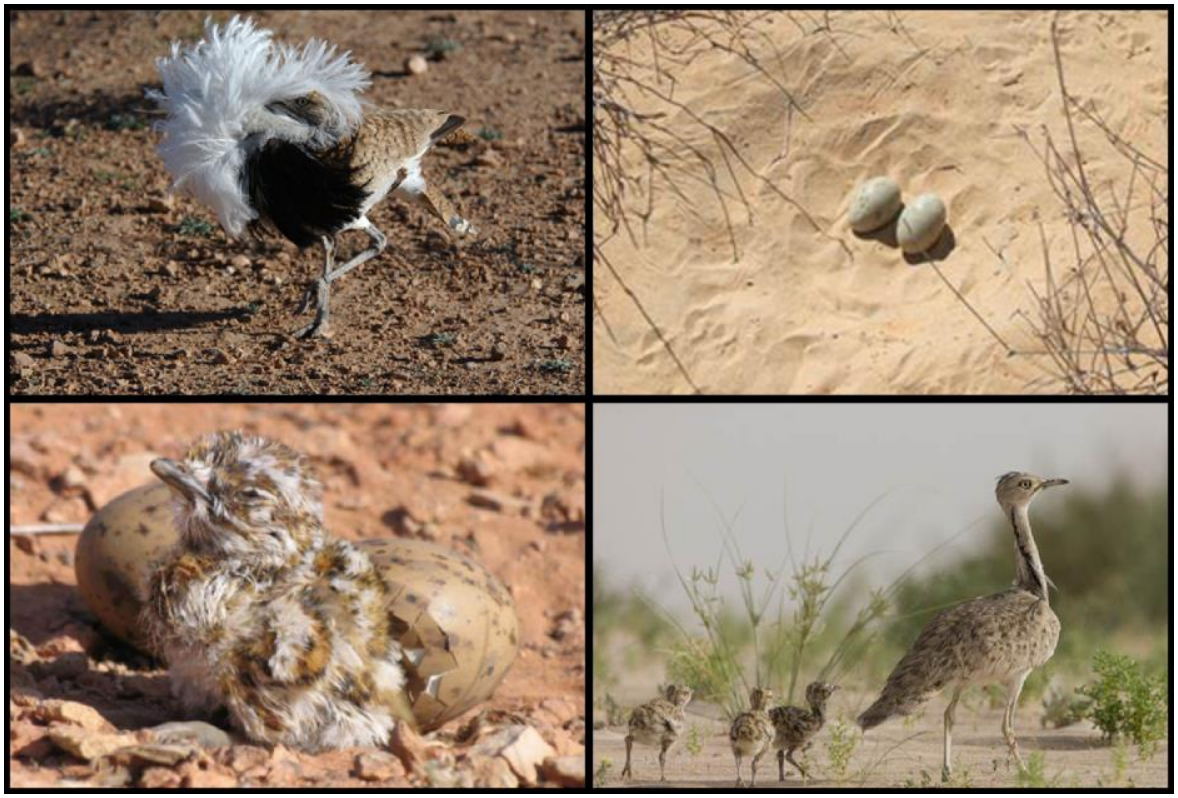


Figure 5 : De haut en bas et de gauche à droite: mâle d'Outarde nord-africaine en parade, poussin à l'éclosion, nid en milieu sableux, femelle d'Outarde de Macqueen et ses trois poussins (Photos IFHC)

Distribution et densité

L'aire de distribution historique de l'Outarde nord-africaine s'étend sur la frange nord-saharienne depuis le nord de la Mauritanie jusqu'à la rive ouest du Nil en Egypte. Si elle a jusque-là été considérée comme sédentaire voire localement erratique (Cramp et Simmons 1980), des études récentes ont montré qu'elle pouvait être qualifiée de migratrice partielle et différentielle. En effet, les mâles sont sédentaires alors que certaines femelles présentent des mouvements saisonniers importants entre les aires de reproduction et d'hivernage (Hingrat et al., 2004).

Dans les années 90, Goriup a estimé la population à 9 800 individus, localisés principalement en Algérie (50%), au Maroc (30%), en Libye (10%) puis en Egypte et en Tunisie (Goriup, 1997). Cependant, on considère aujourd'hui qu'il n'existe pas d'estimation fiable des densités d'outardes sur l'ensemble de sa répartition. La population se situerait dans une fourchette de 20 000 à 50 000 individus soient 13 000 à 33 000 individus matures (BirdLife International, 2014). A partir des années 80, les populations ont subi une baisse drastique de leurs effectifs d'environ 25% sur deux décennies,

tendance qui pourrait s'inverser suite aux actions de conservation menée par l'Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) au Maroc (BirdLife International, 2014).

L'aire de distribution historique de l'espèce asiatique, l'Outarde de Macqueen, s'étend de la rive est du Nil en Egypte au désert de Gobi en Mongolie. Les populations du Nord, de l'ouest du Kazakhstan jusqu'en Mongolie, sont migratrices et hivernent au Moyen-Orient, Sud de l'Asie centrale jusqu'au Pakistan. Des populations reliques résident sur ces quartiers hivernaux, notamment en Iran et dans la péninsule arabe en Oman et au Yémen. Des populations résidentes ont été réintroduites aux Emirats Arabes Unis et en Arabie Saoudite (voir plus bas : *Les programmes de renforcement des populations*). Selon BirdLife International (2014) la population est estimée entre 50 000 et 100 000 individus, soient 33 000 à 67 000 individus matures.

Menaces et statuts de protection

L'Outarde houbara, gibier de prédilection de la fauconnerie traditionnelle arabe (Encadré 2), subit une pression de chasse non soutenable pour les populations (Bailey et al., 2011; Goriup, 1997; Tourenq et al., 2005, 2004). Aux pertes dues à la chasse viennent s'ajouter celles dues au braconnage d'oiseaux vivants destinés à l'entrainement des faucons qui alimente un trafic vers les pays du Golfe (Tourenq et al., 2005). Le déclin des populations de l'Outarde houbara est également lié à la perte et la dégradation de son habitat (Goriup, 1997; Le Cuziat et al., 2005). Les steppes sont aujourd'hui sous pression croissante de l'intensification de l'agriculture et de l'élevage, de l'urbanisation, des prospections pétrolières, et du développement des infrastructures routières.

C. undulata et *C. macqueenii* sont listées comme « Vulnérable » dans la Liste rouge de l'Union International pour la Conservation de la Nature (**UICN**, Encadré 3), correspondant à un risque élevé d'extinction à l'état sauvage, à cause du déclin rapide des populations suite à la pression de chasse et à la dégradation et à la perte d'habitat (BirdLife International, 2014).

Les populations du Nord-Ouest de l'Afrique de l'Outarde houbara sont inscrites sur l'Annexe I de la **CMS**, les populations asiatiques sont inscrites sur l'Annexe II (au 23 février 2012 ; Encadré 3). Les deux espèces *C. undulata* et *C. macqueenii* sont inscrites dans l'annexe I de la CITES (au 25 septembre 2012 ; Encadré 3).

Encadré 2 : La fauconnerie traditionnelle arabe

La fauconnerie traditionnelle arabe est pratiquée depuis au moins un millénaire chez les tribus nomades de la péninsule arabe (Bailey et al., 2011). La chasse à cette époque était saisonnière et vivrière. Les faucons étaient capturés et entrainés pour l'arrivée de migration de l'Outarde de Macqueen sur ses quartiers hivernaux. L'outarde apportait ainsi un complément alimentaire pendant l'hiver. A la fin de la saison, les faucons qui n'auraient pas pu être nourris au cours de l'année, étaient relâchés.



Aujourd'hui la fauconnerie est toujours un symbole de pouvoir très ancré dans la culture et les traditions des pays arabes. En 2012, elle a été inscrite comme patrimoine humain vivant sur la Liste représentative du patrimoine culturel immatériel de l'humanité de l'UNESCO (http://www.unesco.org/culture/ich/index.php?lg=fr&pg=00011).

Cependant, depuis le boom pétrolier et l'émergence des pays du Golfe à la fin des années 60, la pression de chasse sur l'Outarde houbara s'est considérablement accrue (Bailey et al., 2011; Goriup, 1997). La fauconnerie est devenue un loisir plus largement répandu dans la société (Stone, 2008). La chasse s'est mécanisée : les dromadaires ont été remplacés par les véhicules motorisés et les armes à feu sont parfois utilisées (Bailey et al., 2011; Stone, 2008). Les faucons sont élevés en captivité et entrainés pour la chasse dans des fauconneries. La chasse s'est étendue à l'ensemble de l'aire de distribution de l'Outarde houbara, jusque dans les pays du Maghreb, mais aussi au Pakistan et en Asie centrale. Parallèlement se développe aussi un commerce d'oiseaux vivants pour l'entrainement des faucons.

Si aujourd'hui certains fauconniers sont à la tête d'actions de conservation pour le maintien conjoint des populations d'Outardes houbara et de la tradition de la fauconnerie arabe (Bailey et al., 2011; Goriup, 1997), dans la plupart des cas, le maintien d'une chasse non gérée combinée au commerce d'outarde pour l'entrainement des faucons, porte les pertes en individus à des niveaux non soutenables pour les populations (BirdLife International, 2014).



Encadré 3 : Les organismes de protection des espèces

UICN = Union internationale pour la conservation de la nature

L'UICN est une ONG internationale qui s'est donné pour mission « d'influencer, d'encourager et d'aider les sociétés à conserver l'intégrité et la diversité de la nature et d'assurer que les ressources naturelles soient utilisées d'une manière équitable et durable ». L'UICN réalise un inventaire mondial de l'état de conservation global des espèces, la Liste rouge des espèces menacées, qui a pour objectif de fournir des informations et d'analyser l'état, les tendances et les menaces sur les espèces pour informer et catalyser les actions pour la conservation de la biodiversité.

CMS = Convention sur la Conservation des Espèces Migratrices appartenant à la faune sauvage

La CMS ou Convention de Bonn (entrée en vigueur le 1er novembre 1983) est un traité international entre états qui a pour objectif « d'assurer la conservation des espèces migratrices terrestres, aquatiques et aériennes dans l'ensemble de leur aire de répartition ». Une « espèce migratrice » désigne ici l'ensemble de la population ou toute partie de la population réside dans des zones géographiques séparées et dont une partie importante franchit des limites de juridiction nationale.

L'Annexe I inclut les espèces en danger qui nécessitent de conserver, voire de restaurer, leur habitat, de lever les obstacles ou les activités qui entravent leur migration, de prévenir, réduire ou contrôler les facteurs qui les mettent en danger. L'Annexe I interdit le prélèvement de spécimens (sauf dérogation à des fins de recherche scientifique ou de conservation notamment).

L'Annexe II inclut les « espèces dont l'état de conservation est défavorable et qui nécessitent la conclusion d'accords internationaux pour leur conservation et leur gestion ».

CITES = Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction

La CITES ou Convention de Washington est un traité international entre états qui a pour objectif de « veiller à ce que le commerce international des spécimens d'animaux et de plantes sauvages ne menace pas la survie des espèces auxquelles ils appartiennent ». L'annexe I de la CITES incluent des espèces menacées d'extinction dont le commerce international des spécimens est interdit (sauf conditions exceptionnelles prévues par la Convention).

Les programmes de renforcement des populations

L'intérêt des populations d'outardes pour les chasseurs a été moteur de la création de centres d'élevage en captivité pour le renforcement des populations. Le premier centre a été créé en 1986 à Taif en Arabie Saoudite : le National Wildlife Research Center (NWRC). Aujourd'hui plusieurs programmes sont distribués dans l'aire de répartition des espèces nord-africaine et asiatique, certains à vocation cynégétique et d'autres intégrant des programmes de recherche, de conservation et de développement socio-économique. Afin de fédérer certains de ces programmes et soutenir une initiative globale pour la conservation des deux espèces d'outarde, l'International Fund for Houbara Conservation (IFHC, http://www.houbarafund.or/) a été fondé en 2006, présidé par Sheikh Mohammed Bin Zayed Al Nahyan, prince héritier d'Abou Dhabi. L'IFHC fédère quatre programmes majeurs : l'Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP, Maroc), le National Avian Research Center (NARC, EAU), le Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center d'Abou Dhabi (SKHBCAD), et le Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center au Kazakhstan (SKHBCKZ), qui sont gérés par RENECO for Wildlife Preservation. Concernant l'espèce asiatique migrante, un programme financé par Dubaï et géré par RENECO est implanté en Ouzbékistan : l'Emirates Center for Conservation of Houbara (ECCH, Navoi).

C'est de ces cinq centres que proviennent les données sur les outardes utilisées pour ces travaux de thèse (Figure 6).

Programme de conservation de l'espèce nord-africaine : l'Emirates Center For Wildlife Propagation

L'Emirates Center For Wildlife Propagation (ECWP, http://www.ecwp.org/), a été initié en 1995. C'est un centre de conservation et de recherche sur l'Outarde houbara nord-africaine situé à Missour dans l'Oriental marocain (Figure 7). L'ECWP mène ainsi un programme de restauration des populations d'Outardes houbara, notamment par le renforcement des populations avec des individus élevés en captivité.

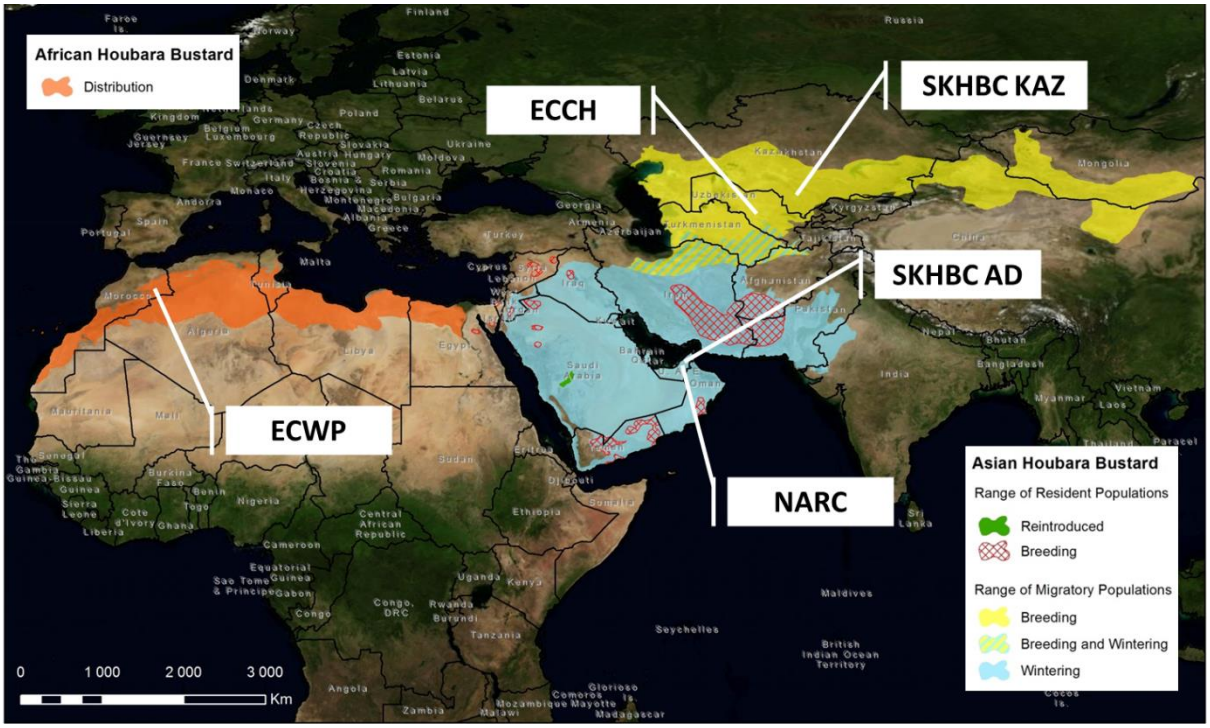


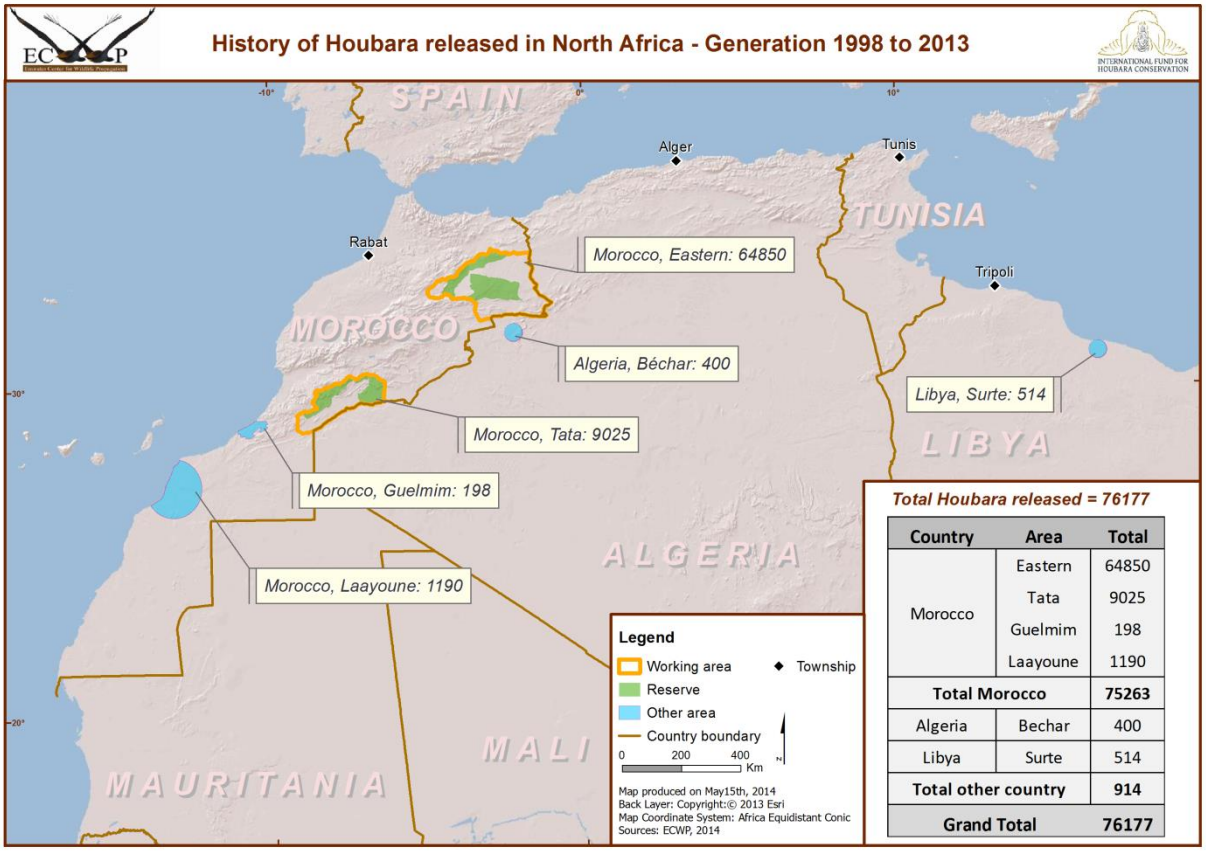
Figure 6: Carte de distribution des espèces nord-africaine et asiatique d'Outarde houbara et localisation des programmes de conservation et de renforcement des populations.



Figure 7: Vue aérienne de l'Emirates Center for Wildlife Propagation : élevage et volières.

L'objectif est de maintenir une population viable et compatible avec une activité de chasse traditionnelle (Lacroix, 2003).

Le programme de restauration commence par la gestion d'un **élevage conservatoire**. Les individus sont reproduits à partir d'individus fondateurs issus de la collecte d'œufs sauvages (Chargé et al., 2014, 2010; Lesobre et al., 2009). A chaque génération, des individus sélectionnés pour maximiser la diversité génétique de la population sont destinés à renouveler le stock d'individus reproducteurs. Les autres sont élevés et préparés pour être lâchés dans leur aire de distribution d'origine pour le **renforcement des populations sauvages** au sein de réserves protégées et de réserves de chasse. Une partie de la production est également destinée à l'entrainement des faucons. Cette action vise à endiguer le braconnage en fournissant des outardes d'élevages aux fauconniers (Encadré 2). Entre 1996 et 2014, 13 1763 outardes ont été produites en captivité générant un surplus de 98 106 individus destinés au renforcement ou à la fauconnerie. Les renforcements ont été réalisés principalement dans les régions de Tata et de l'Oriental (Figure 8).



Country	Area	Total
Morocco	Eastern	64850
	Tata	9025
	Guelmim	198
	Laayoune	1190
Total Morocco		75263
Algeria	Bechar	400
Libya	Surte	514
Total other country		914
Grand Total		76177

Figure 8: Historique des lâchers de 1998 à 2014 dans le Nord de l'Afrique.

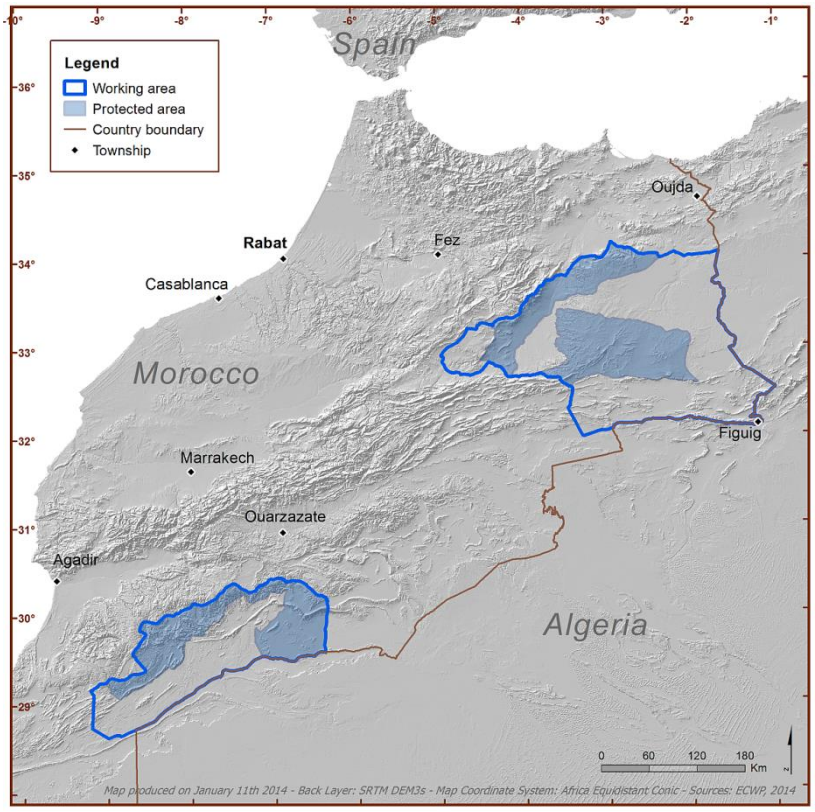


Figure 9: Les deux principales zones d'intervention de l'ECWP au Maroc: Tata (au Sud) et Oriental marocain (à l'Est) et la délimitation des zones protégées du braconnage et de la chasse (en bleu).

Ces deux zones d'intervention de l'ECWP sont activement surveillées depuis des postes de garde afin de limiter le braconnage. Elles couvrent 75 759 km² dont 30 595 km² de zones non chassées (Figure 9). La chasse traditionnelle au faucon est régulée: elle est restreinte à la période de non reproduction.

Afin d'optimiser ces actions de conservation, l'ECWP mène des études sur les populations sauvages et leurs habitats et assure un suivi des populations sauvages et des individus lâchés.

De 1996 à 2014, l'ECWP a équipé 2342 individus avec des radio-émetteurs(VHF) et 545 avec des émetteurs satellite (Argos-GPS). Ces suivis individuels ont permis l'étude de la sélection des habitats (Hingrat et al., 2007), de la dispersion natale (Hardouin et al., 2012), de la survie et la dispersion des outardes lâchées (Hardouin et al., 2014) ainsi que des études comportementales (stratégies reproductrices, Hingrat et al. 2004; Cornec et al. 2014). A l'échelle des populations, des suivis de densité à l'automne et en période de reproduction (recensement de nids et de parades) ainsi que des études sur le régime alimentaire (Bourass et al., 2012).

Programme de conservation de l'espèce asiatique

À travers la mise en place d'un réseau de centre d'élevage en Asie et au Moyen-Orient, l'IFHC a pour objectif la restauration des populations et le maintien d'une chasse traditionnelle sur les territoires des populations résidentes et migratrices de l'Outarde de Macqueen. Ainsi les outardes migrantes sont élevées au Kazakhstan (SKHBCKZ) et les outardes résidentes aux Emirats Arabes Unis (NARC et SKHBCAD). Au total 74 475 outardes asiatiques ont été produites en captivité depuis 1996 générant un surplus de 39 732 individus utilisés pour le renforcement ou l'entrainement des faucons. 988 d'entre elles ont été suivies individuellement par émetteurs satellite.

Comme pour l'Outarde nord-africaine, des études sont menées à l'échelle individuelle et populationnelle sur l'écologie et la biologie de l'Outarde asiatique. En raison du comportement migratoire de certaines populations, l'accent a été mis sur le suivi individuel par émetteur satellite. Ainsi depuis 1994, 499 individus sauvages ont été équipés avec des émetteurs satellites. Ces suivis satellites ont notamment permis la mise en évidence de patrons de migration complexes (Combreau et al., 2011). Parallèlement, des suivis démographiques (densité et reproduction) sont menés en Asie et au Moyen-Orient suivant des protocoles standardisés.

Objectifs de la thèse et présentation des travaux

Si, comme nombre d'actions de conservation, le succès des translocations d'espèces met au défi nos connaissances des systèmes écologiques, ces actions représentent autant d'opportunités d'études expérimentales pour l'écologie (Ewen and Armstrong, 2007; Sarrazin and Barbault, 1996). C'est en effet un système unique de manipulation et d'étude de populations naturelles *in situ*, à l'équilibre entre les demandes sociétales, des questions d'éthiques et les potentiels écueils. La translocation d'espèces pour la conservation apparait comme un cadre idéal pour tester des hypothèses liées à l'écologie des populations ou des communautés via les approches empiriques, standardisées et répétables qui sont mises en œuvre. Ces études répondent aussi à un appel pour un meilleur dialogue entre gestionnaires et chercheurs en écologie pour une science de la réintroduction, davantage « centrée sur les preuves » (*evidence-based,* en anglais ; Sutherland et al., 2004).

C'est dans cette optique que j'ai abordé mes questions de thèse, intégrant l'analyse de données empiriques obtenues au sein d'actions de conservation dans un cadre théorique des systèmes écologiques.

Le renforcement des populations de l'Outarde houbara est un programme pionnier parmi les programmes de translocations d'espèces grâce au soutien majeur et durable de divers financeurs ayant permis la mise en place d'un réseau de programmes de conservation et de recherche à l'échelle de l'aire de distribution des deux espèces. C'est aujourd'hui le seul programme de cette envergure qui tente de se rapprocher des standards de conservation de l'UICN (2012). Il comprend notamment un suivi intense des populations sauvages et des individus lâchés sur le long terme, constituant une base de données solide pour étudier ici les bénéfices réciproques entre modélisation de niche et translocations d'espèces.

Alors qu'un suivi adéquat des populations transloquées fait souvent défaut, le suivi d'un nombre conséquent d'individus par satellite et radiopistage permet de mettre l'accent sur le succès immédiat des translocations, mais également à plus long terme sur la persistance des populations transloquées. Le renforcement des populations d'Outarde houbara permet de tester des hypothèses écologiques par l'établissement de protocoles expérimentaux et de suivis post-lâcher. Ceux-ci sont largement encouragés dans les programmes de

translocation bien que de telles approches expérimentales impliquent des coûts supplémentaires en temps et en argent dans un contexte où l'on cherche à maximiser le succès de translocation tout en minimisant les coûts (Ewen and Armstrong, 2007). Enfin, l'étude des populations sauvages, par suivis individuels, comptages et suivis de nidification, fournit un nombre considérable de données de présence et de reproduction sur une large part de la répartition des espèces, offrant une bonne connaissance de la distribution des populations sauvages, condition essentielle pour modéliser correctement la niche des espèces.

Les modèles de niche ont connu un essor ces dernières décennies qui s'est accompagné d'avancées substantielles dans l'évaluation de la performance des modèles et la prise en compte de l'incertitude autour des prédictions (Guisan and Thuiller, 2005). Cependant, leur application à des fins de conservation nécessite d'identifier et de mieux comprendre au préalable les limites inhérentes aux modèles. Une approche empirique dans le cadre du renforcement de l'Outarde houbara peut ainsi contribuer à une meilleure compréhension des modèles et de leurs limites.

Les défis reliées aux limites prédictives et des incertitudes associées aux méthodes utilisées dans les modèles de niche seront particulièrement importants dans l'optique de projections futures (Thuiller, 2014a). La rapidité et la sévérité des changements climatiques en cours engagent le développement de modèles pour prédire la réponse des espèces. En plus des récents progrès dans la prise en compte des incertitudes de prédiction, l'amélioration des modèles climatiques et des modèles de changement d'occupation des sols, basés sur les scénarios de développement socio-économiques, permet d'envisager une fiabilité accrue des projections faites par les modèles de niche, et ce à des résolutions plus fines. L'établissement d'un réseau de centres de recherche sur l'Outarde houbara à travers l'ensemble de son aire de répartition et l'importance du renforcement permet d'améliorer la prise en compte des potentiels impacts des changements globaux sur sa distribution et le devenir de ses populations dans les actions de conservation de l'espèce.

L'objectif principal de cette thèse et d'examiner les apports théoriques et appliqués des modèles de niche au renforcement de population d'Outarde houbara.

Mes travaux de thèse s'inscrivent donc dans un contexte de changements globaux, à la croisée d'une discipline – la science de la réintroduction – qui cherche des fondements théoriques sur la base de données empiriques, et de développements méthodologiques en plein essor – la modélisation de niche – qui continue à améliorer sa performance prédictive.

Dans ce contexte, mes travaux se sont organisés en trois grands axes :

1. **Relier les prédictions des modèles de niche aux paramètres démographiques**

2. **Estimer l'apport de la modélisation de niche pour évaluer et planifier les actions de translocations**

3. **Evaluer l'impact potentiel des changements globaux sur la distribution et la dispersion des outardes**

A ce jour, peu d'études empiriques ont examiné les paramètres démographiques, survie et dispersion, à la lumière des prédictions obtenues par les modèles de niche. Cet aspect intéressant à plus d'un titre sera développé dans la première partie.

Dans la deuxième partie, l'effet de la qualité de la niche sur la survie des individus transloqués a été testé par une approche expérimentale. Puis nous avons évalué l'adéquation sur le long terme des individus lâchés aux conditions environnementales spécifiques aux populations sauvages. Ces deux approches nous ont permis d'estimer la contribution des modèles de niche comme outil de décision et d'évaluation pour les actions de translocations.

Dans la dernière partie nous avons mis en œuvre des modèles de niche pour prédire l'impact potentiel des changements globaux sur la distribution des deux espèces d'Outarde houbara sous scénarios de changements climatiques et d'occupation des sols.

Nous nous sommes demandé quelles contraintes étaient prédites pour les deux espèces et quelles adaptations des programmes de translocation pouvaient être adoptées. Cette étude a été menée sur les deux espèces d'outardes, l'espèce sédentaire nord-africaine et l'espèce migratrice asiatique, ces différentes utilisations de l'espace impliquant des problématiques et des approches de modélisation différentes.

Méthodologie : Modéliser la niche écologique de l'Outarde houbara

Nous proposons dans cette partie une synthèse de la méthode utilisée pour modéliser la niche écologique de l'Outarde houbara, commune à tous les manuscrits présentés dans la thèse.

L'utilisation des modèles de niche s'est largement répandue cette dernière décennie grâce à leur facilité d'implémentation sur les plates-formes informatiques et l'accès facilité à de larges bases de données de présences d'espèce ainsi qu'à une plus grande puissance de calcul. Leur expansion s'est accompagné également de nombreuses études sur l'évaluation de leur capacité prédictive et sur les sources de biais liées aux hypothèses de travail de ces modèles (Thuiller, 2014a). La prise en compte de l'incertitude et les mesures d'évaluation des modèles ont ainsi fait des progrès substantiels. Si la prise en main de ces modèles est facile, il est néanmoins nécessaire de considérer avec attention toutes les sources de variabilité et d'incertitudes dans la modélisation (Thuiller, 2014b).

Choisir les données de présences

La modélisation de la niche écologique nécessite une bonne connaissance de la distribution des espèces. Or, ce paramètre n'est pas toujours connu pour les espèces candidates aux translocations, espèces rares et/ou menacées, souvent caractérisées par des déclins rapides de population ou des extinctions locales, ou des populations avec de petits effectifs peu suivies. La modélisation de leur niche écologique peut s'avérer être un défi si leur répartition actuelle n'est pas représentative de leur niche fondamentale.

En fait, ces espèces sont des exemples extrêmes qui mettent en lumière les considérations importantes qu'il faut prendre en compte lorsqu'il s'agit de modéliser la niche de l'espèce, à savoir que la distribution (des conditions environnementales) change au cours du temps (Osborne and Seddon, 2012). Ainsi dans le cas des espèces candidates à la translocation, les données de présences actuelles ne sont pas forcément indicatrices des habitats favorables, et les données historiques de présences ne témoignent pas forcément d'habitats qui sont encore favorables (Osborne and Seddon, 2012). Les données d'absences ne sont pas non plus des indicateurs d'habitats hostiles puisque une espèce peut aussi être absente d'un habitat favorable. Dans ce dernier cas, on s'écarte alors de

l'hypothèse faite par les modèles de niche, à savoir que les espèces sont en équilibre avec leur milieu.

Enfin, pour estimer au mieux la niche fondamentale, il est recommandé de calibrer le modèle avec des données d'occurrences provenant d'une large étendue géographique, à travers l'ensemble de la répartition de l'espèce (Araújo and Guisan, 2006; Phillips et al., 2006).

C'est ce que nous nous sommes attachés à faire pour décrire la distribution potentielle de l'Outarde nord-africaine. Nous avons combiné à la fois des données actuelles et des données historiques sur l'ensemble de la répartition connue de l'espèce (**Manuscrit 1**). Les présences historiques sont extraites des travaux de Goriup en 1997 (Figure 10) et les données actuelles sont issues des études sur les populations sauvages menées par l'ECWP.

En considérant ces deux sources de données, nous avons mis l'accent sur la zone de l'Oriental marocain où résidait encore une population relictuelle au début du projet de restauration des populations au Maroc en 1995, tout en prenant en compte la niche écologique de l'Outarde sur l'ensemble de sa répartition, de l'Est à l'Ouest du Nord de l'Afrique. Un poids égal a été accordé à ces deux sources de données, historiques et actuelles, et ainsi, un poids égal est accordé aussi à deux types de précisions dans les localisations : des localisations très précises issues de données GPS ou ARGOS (< 1000m) issues des suivis de populations et des localisations tirées aléatoirement dans la carte de distribution historique (Figure 11). Enfin, pour éviter des biais d'échantillonnage, toutes les données ont été résumées en une grille de présence à la résolution de la grille de variables environnementales (2.5 arc-minutes) : les doublons au sein de chaque pixel de la grille ne sont ainsi pas considérés.

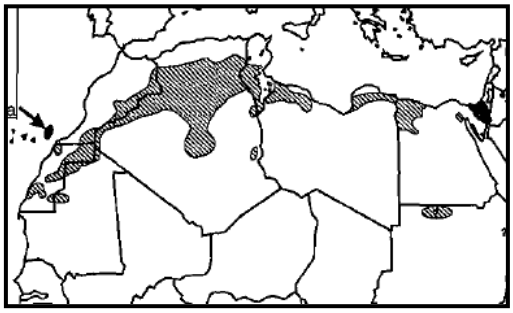


Figure 10: Carte de la distribution historique de l'Outarde nord-africaine d'après Goriup (1997)

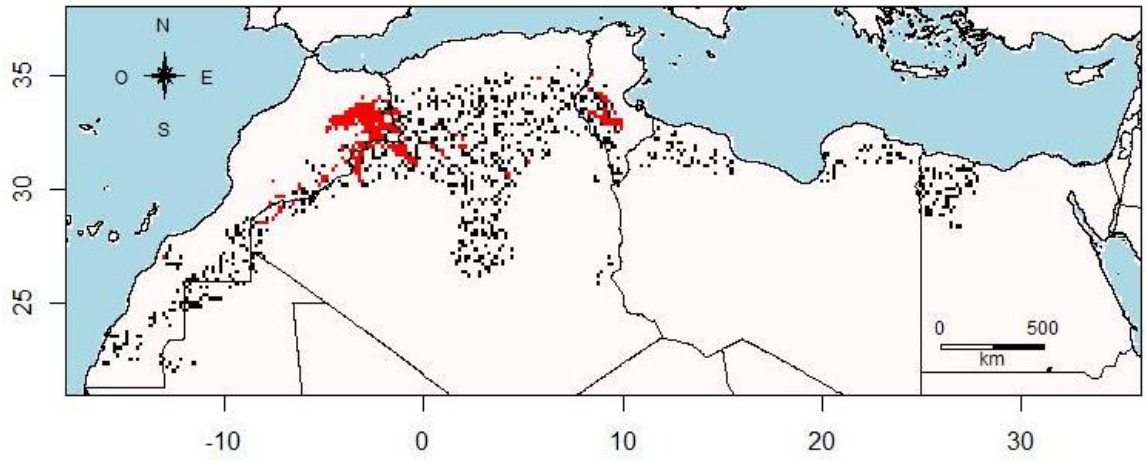


Figure 11: Carte des présences actuelles recensées par ECWP (en rouge) et historiques (Goriup, 1997) (en noir) utilisées dans la modélisation de la niche de l'Outarde nord-africaine.

Dans le **Manuscrit 3**, nous avons examiné si les outardes élevées en captivité et lâchées dans le cadre du renforcement de populations du Maroc utilisaient la même niche écologique que les outardes sauvages. Pour cela, nous avons modélisé la niche à l'échelle de la zone de renforcement des populations de l'Oriental marocain (Figure 12). Nous avons ainsi pu nous concentrer sur des localisations précises issues du suivi par satellite (indépendantes de l'effort de suivi et de l'observateur) et radiopistage afin d'avoir une plus fine caractérisation de la niche.

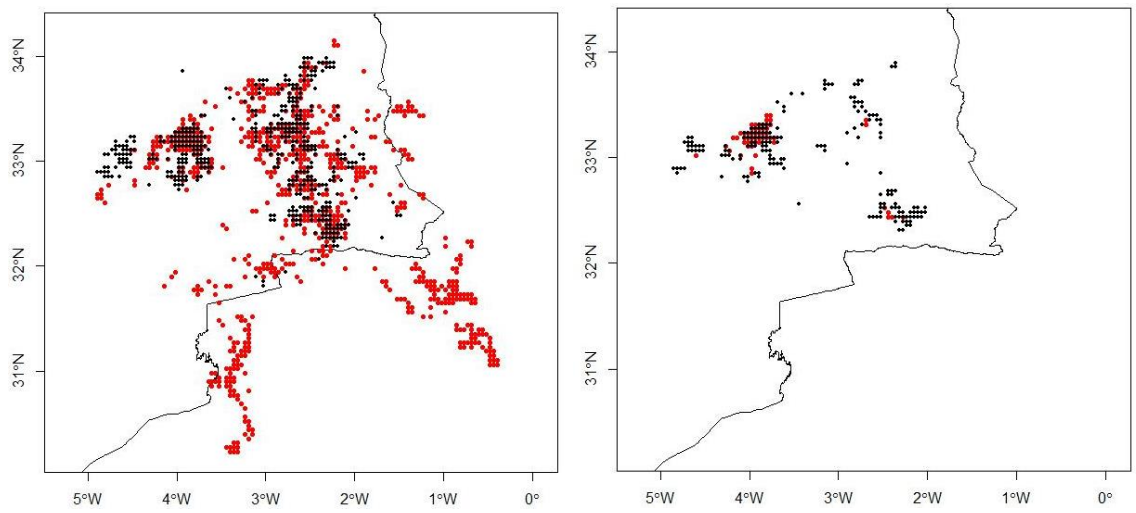


Figure 12: Données de présences des femelles (à gauche) et des mâles (à droite) sauvages (en rouge) et lâchés (en noir) dans l'Oriental marocain.

Enfin, pour l'espèce asiatique, l'Outarde de Macqueen, l'importance des comptages de densité et des suivis de reproduction menés dans différents pays depuis 1998 a permis de rassembler un nombre considérable de données d'occurrences (N = 16007) et de reproduction (N = 1239 ; Figure 13). Une collaboration avec des chercheurs de Mongolie est actuellement en discussion afin de compléter les cartes de présences avec des données sur les populations les plus orientales, et ainsi mieux modéliser la niche utilisée par l'espèce en période de reproduction. En revanche, avec les données déjà disponibles, nous avons été en mesure de focaliser nos efforts sur l'étude des trajets migratoires des populations migratrices occidentales (Kazakhstan, Ouzbékistan et Iran) grâce aux suivis individuels de 166 oiseaux sauvages équipés d'émetteur satellite (**Manuscrit 4**).

Choisir les données environnementales

Le choix des variables environnementales utilisées dans les modèles de niche est déterminant de la dimensionnalité des interactions espèce-environnement considérées dans les modèles statistiques. Bien que cette sélection requière la prise en compte de la biologie de l'espèce, le choix des variables est aussi tributaire de la qualité des données disponibles à l'échelle spatiale et temporelle de l'étude. Un des objectifs de notre étude était de modéliser la distribution de l'Outarde houbara sur l'ensemble de son aire de répartition. Ceci nous a permis de tester la contribution de l'atout principal de l'utilisation des modèles de niche pour les actions de translocations, soit d'informer sur les préférences écologiques de l'espèce à l'échelle de sa répartition géographique.

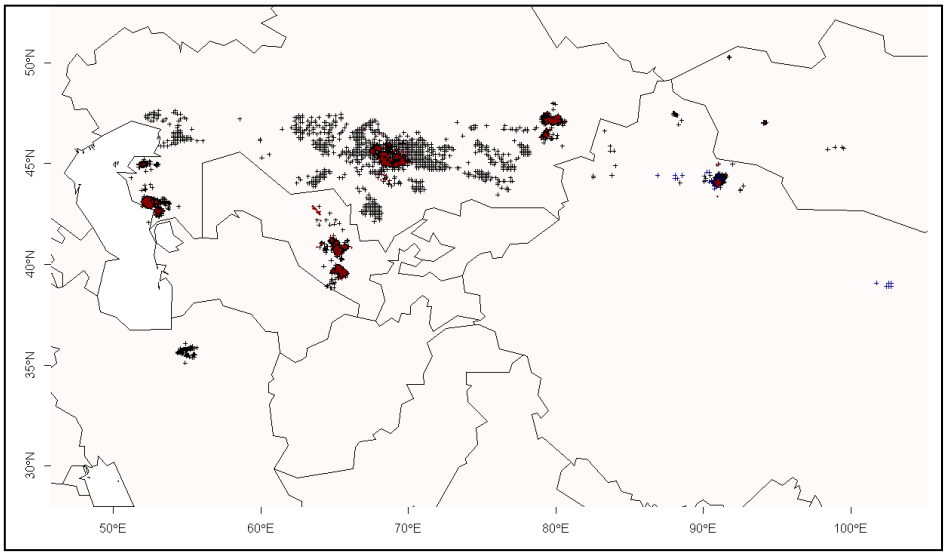


Figure 13: Carte des données d'occurrences (en noir) et de nids (en rouge) sur la zone de reproduction de l'Outarde de Macqueen.

En plus de devoir être disponible sur l'ensemble de l'aire d'étude, les variables environnementales devaient pouvoir être projetées dans le futur afin d'estimer l'impact potentiel de changement climatique sur la base des distributions prédites par les modèles de niche. La projection dans le futur impose un compromis sur le choix des variables comme les projections futures de certaines variables ne sont pas disponibles (stress hydrique) ou encore que leur variation temporelle est négligeable (variables topographiques).

En revanche, la résolution des variables climatiques n'est plus une contrainte majeure avec la disponibilité de données climatiques et de leurs projections dans le futur à des résolutions très fines, voir jusqu'à 30 arc-secondes soit 900 mètres à l'Equateur (Hijmans et al., 2005). Ces données sont non seulement le résultat d'avancées méthodologiques, mais aussi de la coordination des expériences de modélisation et des résultats des modèles par des groupes, tels que le projet de comparaison de modèles couplés (CMIP-5, *Coupled Model Intercomparison Project Phase 5*), pour le dernier rapport du GIEC (IPCC, 2013). Il faut être cependant conscient que la précision des modèles climatiques à l'échelle globale (modèles de circulation atmosphérique générale, GCM) reste de l'ordre de la centaine de kilomètres et que ces hautes résolutions sont le résultat d'interpolation à partir de relations empiriques entre des variables locales (stations météorologiques) et globales (GCM) et des anomalies locales de températures et de topographie : on parle de *désagrégation statistique* (Wilby et al., 2004). Cette méthode est ainsi dépendante de la qualité des données météorologiques locales et fait l'hypothèse que leurs relations avec le climat régional vont être maintenues dans le futur (Wiens et al., 2009). Une meilleure précision dans les prédictions climatiques est permise par *désagrégation dynamique* dans les modèles climatiques régionaux (RCM) par simulation des patrons climatiques au sein des GCM et intégration de l'occupation des sols à une résolution fine (Wiens et al., 2009). Les résolutions et les étendues de ces modèles sont en revanche plus limitées et ne sont pas encore généralisables (coût et temps de calcul).

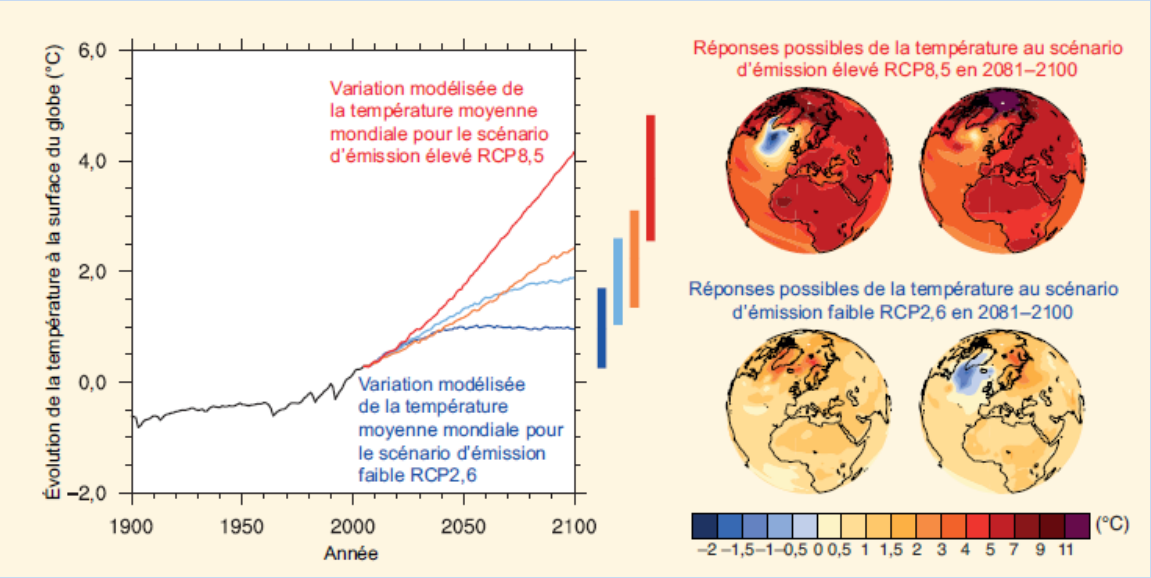
Les projections des variables climatiques sont désormais calibrées sur les derniers scénarios RCP (*Representative Concentration Pathway*) du GIEC (Encadré 4; IPCC 2013). Des améliorations substantielles sont également attendues au niveau de la résolution des variables d'occupation des sols qui seront désormais aussi projetées selon les scénarios RCP (Stehfest et al., 2014).

Encadré 4 : Les nouveaux scénarios RCP

Dans le 5e rapport d'évaluation du GIEC, les scénarios SRES (*Special Report on Emissions Scenarios*) ont été remplacés par une nouvelle série de scénarios : les Profils représentatifs d'évolution de concentration (RCP, *Representative Concentration Pathways*, en anglais). Une nouvelle méthodologie a en effet été mise en place pour permettre une meilleure réactivité des actions stratégiques d'atténuation des émissions anthropiques futures de gaz à effets de serre via des scénarios qui représentent toute une gamme de politiques climatiques pour le XXIe siècle. Quatre scénarios, dits *représentatifs*, ont été sélectionnés parmi un ensemble plus large de scénarios possibles en fonction d'objectifs concernant le forçage radiatif total en 2100 par rapport à 1750 :

RCP2.6 pic à environ 3 W/m² avant 2100 puis déclin
RCP4.5 stabilisation à environ 4,5 W/m² après 2100
RCP6.0 stabilisation à environ 6,0 W/m² après 2100
RCP8.5 > à 8,5 W/m² en 2100 puis croissance encore pendant un certain temps

Le forçage radiatif (en W/m²) est un changement du bilan radiatif (au sommet de la troposphère) dû à un changement d'un des facteurs d'évolution du climat, comme la concentration des gaz à effets de serre.



Ces quatre scénarios incluent ainsi un scénario d'atténuation (RCP2.6) conduisant à un niveau de forçage très bas, deux scénarios de stabilisation (RCP4.5 et RCP6.0) et un scénario aux émissions de gaz à effet de serre très élevées (RCP8.5). Aucune probabilité ne leur est associée, ils sont considérés comme plausibles et explicatifs.

Les RCP sont établis à partir de combinaison de modèles qui intègrent des éléments économiques, démographiques, énergétiques et climatologiques. On parle de *profil d'évolution* pour souligner le fait qu'on ne s'intéresse pas seulement aux niveaux de concentration atteints à long terme, mais aussi à la trajectoire suivie pour parvenir à ce résultat.

Dans ce contexte, nous avons opté pour deux approches de modélisation :

- Un jeu de variables environnementales pour modéliser la distribution actuelle, comprenant des variables environnementales non projetables dans le futur telles que la pente, le stress hydrique et l'occupation des sols à une résolution de 1km² (Mayaux et al., 2004) **(Manuscrits 1, 2 et 3)**

- Un jeu de variables environnementales projetables dans le futur avec des variables d'occupations des sols à une résolution de 30 arc-min (environ 50 × 50km ; (IMAGE-team, 2001) **(Manuscrit 4)**

L'étendue et la résolution spatiale de la zone d'étude peut également affecter la sélection des variables et la performance des modèles (Araújo and Guisan, 2006). Dans notre cas cependant, nous travaillons à des échelles spatiales qui couvrent une grande variété de conditions environnementales possibles (incluant des zones désertiques, de montagnes, de côtes), réduisant ainsi les biais consécutifs à des gradients environnementaux incomplets et des courbes de réponse des espèces tronquées quand leur distribution s'étend au-delà des limites du gradient échantillonné (Austin, 2002; Guisan and Thuiller, 2005).

Par ailleurs, bien que cela limite la possibilité d'inclure l'ensemble des variables écologiques pouvant agir sur la distribution de l'espèce cible, il est très important de considérer un nombre réduit de variables prédictives pour éviter des problèmes de sur-prédiction (*overfitting*, en anglais), quand le nombre de prédicteurs dépasse le nombre d'observations, et de multicolinéarité, quand les variables prédictives sont fortement corrélées entre elles (Barbet-Massin and Jetz, 2014; Heikkinen et al., 2006). Le choix des variables environnementales prédictives constitue également une source d'incertitude dans les prédictions des modèles, ces effets sont cependant encore mal connus et relativement peu abordés dans la littérature (Austin and Van Niel, 2011; Barbet-Massin and Jetz, 2014).

Pour la construction de nos modèles, nous avons mis l'accent sur les variables climatiques, considérées comme les principaux déterminants de la délimitation de la niche des oiseaux à large échelle (Luoto et al., 2007; Pigot et al., 2010). Nous avons choisi également des variables pour décrire l'habitat de l'outarde, principalement via des variables d'occupation des sols. Ce sont en effet des variables à forts enjeux pour la biodiversité et leurs changements dans le futur peuvent avoir des effets considérables sur

la distribution des espèces (Oliver and Morecroft, 2014). Ainsi, les changements d'usage des sols, souvent vers une expansion de l'agriculture, peuvent entraîner des pertes et des fragmentations des habitats, identifiés comme les principales causes du déclin de la biodiversité (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Dans le cas de l'Outarde houbara nord-africaine, le modèle IMAGE 2.2 sur l'occupation des sols prédit une disparition quasi totale en 2050 au Maroc et en Algérie des zones de steppes herbacées et arbustives, zones d'habitats de l'outarde, au profit de l'agriculture (Figure 14) (IMAGE-team, 2001).

Pourtant nos modèles mettent en évidence une très faible contribution relative de l'occupation des sols par rapport aux variables climatiques aux prédictions du modèle. La performance prédictive des modèles reste cependant très bonne quand on inclut les variables habitat et climat, une observation consistante avec les résultats trouvés dans des précédentes études (Barbet-Massin et al., 2012b; Luoto et al., 2007; Thuiller et al., 2004). L'importance relative du climat et de l'habitat pour expliquer la distribution des espèces peut varier selon la résolution spatiale considérée, les variables climatiques dominant à plus large échelle et les variables habitats gagnant en pouvoir prédictif à des résolutions plus fines. Ainsi, si l'inclusion des variables d'occupation des sols n'a pas d'effet significatif à de larges échelles spatiales (40km), Luoto et al. (2007) ont trouvé une amélioration de la performance prédictive des modèles à des fines résolutions (10 et 20km). De plus, les variables habitats peuvent améliorer le pouvoir explicatif des modèles bioclimatiques sans que le pouvoir prédictif du modèle soit amélioré (Thuiller et al., 2004).

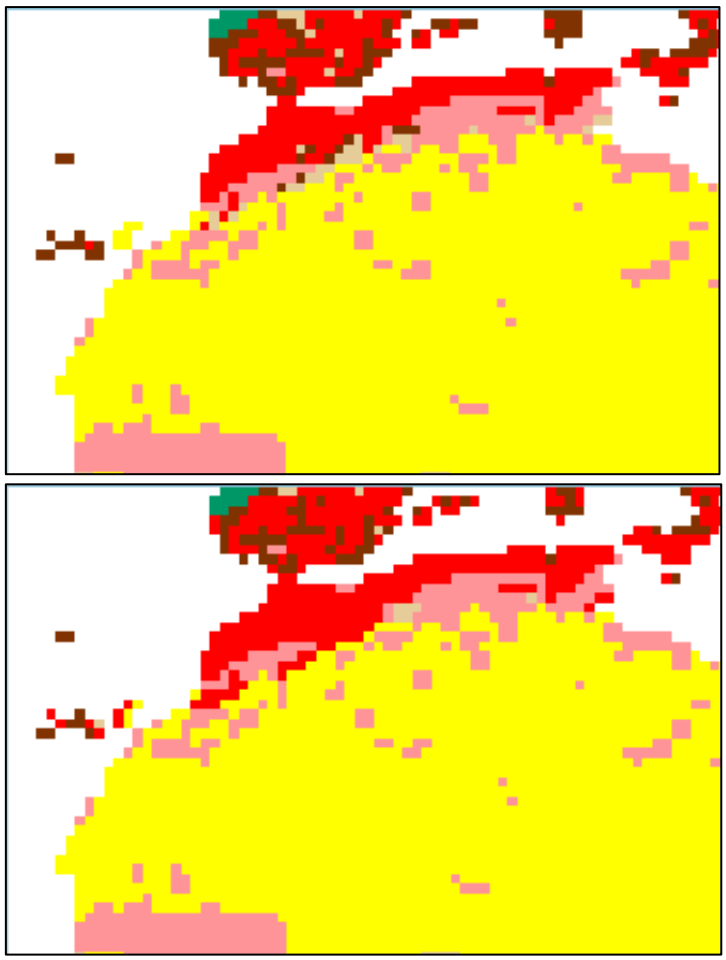


Figure 14: Projection actuelles (à gauche) et futures (2050, à droite) de l'occupation des sols : agriculture (en rouge), steppes herbacées (en beige) et arbustives (en brun)

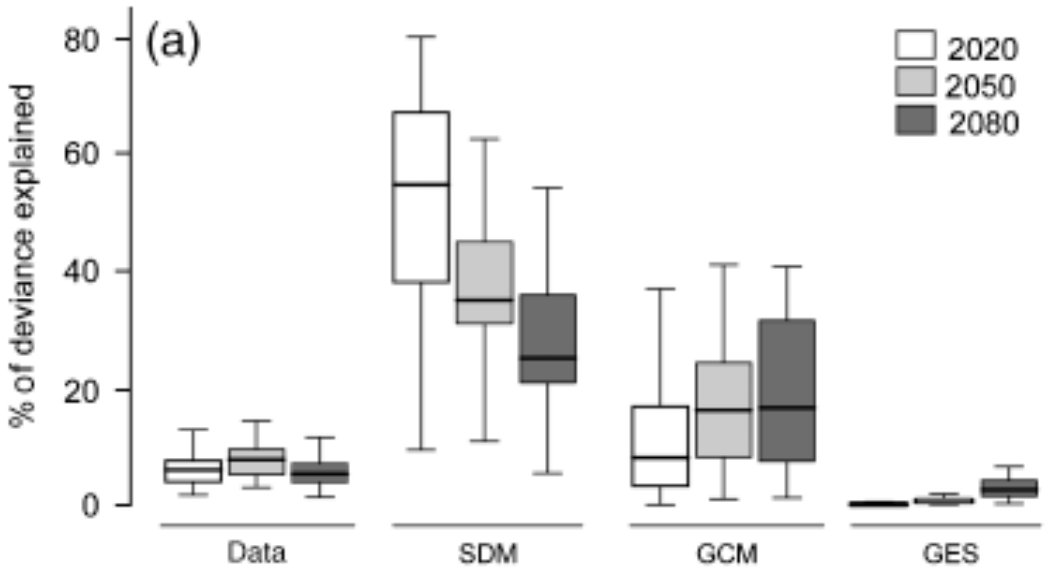


Figure 15 : Proportion de la variation dans les projections expliquée par chaque source d'incertitude : l'échantillonnage (Data), la technique de modélisation (SDM), les modèles de circulations atmosphériques (GCM) et les scénarios climatiques (GES). Figure tirée de Buisson et al. 2009)

Le choix d'une technique de modélisation

Un grand nombre de techniques est disponible pour modéliser la distribution des espèces. L'évaluation de leur performance prédictive respective a mis en évidence une forte variabilité entre les techniques (Buisson et al., 2010) et si des techniques s'avèrent plus performantes, aucune ne se distingue dans toutes les situations (« *some of them generally performed better than others but none performs better in every situation* » Marini et al. 2012) (Barry and Elith, 2006; Segurado and Araújo, 2004). Ainsi, Buisson et al. (2010) ont montré que la technique de modélisation utilisée représente la principale source d'incertitude dans les projections sous changements climatiques (Figure 15).

Face à ce constat, des méthodes dites d'« ensemble » ont été développées : ce sont des méthodes consensus qui utilisent différents modèles et gardent la tendance centrale donnée par les meilleurs modèles (Araújo and New, 2007). Ces approches d'ensemble ont montré des meilleures performances prédictives que les approches basées sur une seule technique de modélisation (Araújo and New, 2007; Marmion et al., 2009). En combinant un ensemble de prédictions, le plus grand avantage des méthodes consensus est qu'elles fournissent une distribution des probabilités dans chaque pixel de la zone d'étude, plutôt qu'une seule valeur, ainsi qu'un intervalle de confiance associé à la variation dans les prédictions des différentes techniques de modélisation (Thuiller, 2014a).

C'est cette approche que nous avons retenue dans les présents travaux, en utilisant la plate-forme multi-modèles BIOMOD (Thuiller et al., 2009) implémentée dans le package *biomod2* sous le logiciel R (R Core Team, 2014; Thuiller et al., 2013a). La nouvelle version BIOMOD2 permet de mettre en œuvre 10 techniques de modélisation largement répandues : des méthodes de régression (GLM: Generalized Linear Model, GAM : Generalized Additive Model, GBM : Generalized Boosting Model, MARS : Multiple Adaptive Regression Splines, FDA : Flexible Discriminant Analysis), de classification hiérarchique (CTA : Classification Tree Analysis), d'enveloppe (SRE : Surface Range Envelop), d'apprentissage (RF : Random Forest), d'analyses neuronales (ANN : Artificial Neural Network) et d'entropie maximale (MAXENT : Maximum Entropy).

Ces techniques nécessitent toutes à la fois des données de présence et d'absence. Or, dans la plupart des cas, les données d'absences confirmées sont difficiles à obtenir, notamment pour les espèces mobiles (Mackenzie and Royle, 2005). On génère alors des absences artificielles, appelées pseudos-absences. Dans nos études, nous avons généré un grand nombre de pseudo-absences par tirage aléatoire sur toute la zone étudiée. Cette méthode, sorte de modèle nul de distribution, a été privilégiée à celle qui exclut du tirage un espace géographique ou environnemental où des données de présences ont été enregistrées (Barbet-Massin et al., 2012a; Stokland et al., 2011). Et parce que différents jeux de pseudo-absences peuvent générer différents résultats, les modèles sont répétés avec différents échantillonnages puis l'information consensuelle est conservée.

Evaluation du modèle

Deux types d'approches peuvent être utilisées pour évaluer le modèle, c'est-à-dire mesurer l'adéquation entre les prédictions du modèle et les données observées (Guisan and Zimmermann, 2000). La première consiste à utiliser deux jeux de données indépendants : le premier pour ajuster le modèle (calibration) et le second pour évaluer la qualité du modèle (évaluation). Cependant, deux jeux de données indépendants de taille suffisante sont rarement disponibles. Une seconde approche consiste à utiliser des méthodes de rééchantillonnage.

Dans notre cas, nous avons ainsi utilisé une méthode de validation croisée (*cross-validation*, en anglais) : le modèle est calibré sur un sous-échantillon correspondant à 70% des données et évalué sur les 30% restant. L'opération peut être répétée plusieurs fois. Ensuite, nous avons retenu deux méthodes largement utilisées pour l'évaluation des performances des modèles de niche :

- L'**aire sous la courbe** ROC (AUC), une méthode graphique (Fielding and Bell, 1997). Une bonne performance des modèles (généralement des valeurs d'AUC supérieure à 0.8 (Araújo et al., 2005) est caractérisée par une courbe ROC qui maximise la proportion de succès dans la prédiction des présences (vrais positifs, sensitivité) pour des faibles valeurs de faux positif (1-spécificité). C'est une évaluation qui est indépendante du seuil utilisé pour discriminer les présences/absences. En revanche, ce critère a été l'objet de critiques concernant le biais potentiel dans la précision parce qu'il varie avec des paramètres tels que la prévalence (la proportion de sites dans laquelle une espèce est enregistrée comme présente), le nombre de pseudo-absences et l'étendue de la zone d'étude utilisée dans les modèles (Lobo et al., 2008), ce qui pose donc des problèmes particulièrement quand il s'agit de comparer des espèces ou des espaces différents. Cependant, nous l'avons utilisé pour comparer des modèles pour une seule espèce, en utilisant les mêmes données de présences et de pseudo-absences dans la même aire géographique.

- La **true skill statistic** (TSS) (Allouche et al., 2006) est la somme de la sensitivité (proportion de présences correctement prédites) et de la spécificité (proportion d'absences correctement prédites) à laquelle on soustrait 1. Cette méthode n'est pas sensible à la prévalence mais est seuil-dépendante. La performance des modèles est considérée généralement comme bonne pour des valeurs de TSS supérieure à 0.6.

Nous avons utilisé ces deux méthodes indifféremment, séparément ou de manière combinée. Dans notre cas, les deux méthodes étaient consistantes pour sélectionner les modèles performants. Le score des différents modèles n'a ensuite pas été utilisé comme poids pour réaliser les méthodes consensus. Une valeur seuil pour les critères AUC et TSS, de 0,8 et 0,5 respectivement, a été utilisée pour ne conserver que les meilleurs modèles.

Prendre en compte l'incertitude autour des prédictions

Les modèles de distribution ont connu des avancées substantielles pour comprendre les différences dans les projections, notamment dans le futur, des différentes techniques de modélisation (Lawler et al., 2006; Pearson et al., 2006; Thuiller, 2014a).

La question de comment prendre en compte la variabilité dans les projections dues aux conditions initiales, aux différents algorithmes et à leur paramétrisation est une question toujours ouverte (Thuiller, 2014a). Les méthodes consensuelles constituent une première réponse (Araújo and New, 2007), à condition de ne pas seulement extraire la valeur moyenne grâce aux différentes méthodes mais également de montrer la variabilité autour de ces moyennes (Leroy et al., 2014; Rocchini et al., 2011).

Dans mes travaux, l'incertitude autour de la modélisation du climat est prise en compte grâce à l'intégration de trois différents modèles de circulation générale de l'atmosphère (GCM) dont on retient le consensus. Les projections futures ont été modélisées sous deux scénarios de changements climatiques, un scénario moyen (RCP4.5) et un scénario sévère (RCP8.0), pour considérer l'évolution du climat sous les différents développements scénarios économiques et sociétaux envisageables (Encadré 4). Enfin, l'incertitude liée aux différentes techniques de modélisation incluses dans le modèle d'ensemble a été mesurée par le coefficient de variation des projections des modèles, permettant ainsi de confronter aux projections une carte d'incertitude.

Chapitre 1 : Relier modèles de niche et paramètres démographiques

Contexte général

Les modèles de niche caractérisent les conditions environnementales favorables aux espèces, sous l'hypothèse que leur distribution actuelle, contrainte par les variables environnementales, reflète leurs préférences écologiques. Ce sont des modèles *phénoménologiques*, ou corrélatifs, qui établissent des liens statistiques entre les données d'occurrences et les variables environnementales, par opposition aux modèles *mécanistes* qui établissent des liens en intégrant explicitement les processus sous-jacents. Alors que les modèles mécanistes peuvent nécessiter un très grand niveau de compréhension et de connaissance des processus impliqués, les modèles phénoménologiques sont simples et rapides à mettre en œuvre à partir d'outils statistiques et de données descriptives. Ainsi bien que ces derniers aient des capacités prédictives plus restreintes et soient plus limités dans leur réalisme biologique ou leur transférabilité, ce sont souvent les seuls à pouvoir être implémentés notamment avec des objectifs de conservation (Guisan et al., 2013). Parce qu'elles ne prennent pas en compte les traits d'histoire de vie qui contraignent les réponses démographiques aux facteurs environnementaux, les projections des modèles de niche seules ne permettent pas de prédire directement le risque d'extinction associé aux changements de distribution (Araújo and Peterson, 2012; Fordham et al., 2013).

Dans ce contexte, la communauté scientifique a cherché à développer des approches qui intègrent des processus directement liés à l'extinction, comme les taux démographiques (survie, reproduction), le mouvement (exploratoire ou lié à la dispersion) ou le potentiel évolutif (c'est-à-dire la capacité des espèces à répondre évolutivement aux changements environnementaux), pour mieux comprendre et prédire la réponse des espèces aux changements environnementaux (Brook et al., 2009; Franklin, 2010; Thuiller et al., 2008). Des approches couplant modèles de niche et modèles démographiques ont ainsi permis d'établir le lien entre les pertes d'habitats favorables dues aux changements globaux et le risque d'extinction. Fordham *et al.* (2013) ont par exemple relié des modèles de niche avec des simulations de métapopulation avec dynamique source-puits pour prédire le risque d'extinction du lynx ibérique sous changement climatique.

Récemment, une nouvelle génération de modèle a émergé pour améliorer la performance prédictive en intégrant explicitement à la modélisation de niche les processus démographiques ou les processus liés aux communautés (par exemple Boulangeat et al., 2012; Gallien et al., 2010). Ces modèles combinent modèles mécanistes et modèles phénoménologiques pour mieux prendre en compte par exemple les interactions biotiques ou la dispersion. La réduction de la complexité de ces modèles est un défi majeur pour la communauté scientifique (Thuiller et al., 2013b)

D'un point de vue empirique cependant, le lien entre les prédictions des modèles de niche et les paramètres démographiques a été peu étudié (mais voir le lien avec succès reproducteur Moore & Elmendorf 2006; abondance : VanDerWal et al. 2009, Kulhanek et al. 2011; traits fonctionnels: Thuiller et al. 2010; densité : Oliver et al. 2012). Très récemment, des auteurs ont mené une étude à large échelle sur le lien entre la performance démographique (taux de croissance, capacité de charge et densité) et la probabilité d'occurrence prédite par les modèles de niche, ne mettant pas en évidence de lien fort entre la performance et la probabilité d'occurrence (Thuiller et al., 2014). Ces travaux empiriques, qui relient les patrons de distribution des espèces avec les processus qui gouvernent leurs réponses aux changements environnementaux, peuvent être informatifs pour développer et calibrer des modèles plus réalistes biologiquement. De plus, l'existence d'une relation entre les prédictions des modèles et la performance démographique des espèces conditionne l'utilisation des modèles de niche à des fins de conservation (Thuiller et al., 2014).

Ici, nous proposons un test empirique qui relie les prédictions sur la qualité de la niche de l'Outarde nord-africaine à la survie d'individus élevés en captivité et lâchés pour le renforcement des populations sauvages au Maroc.

Le renforcement de population de l'Outarde houbara offre un système d'étude idéal puisqu'il permet de tester de manière indépendante le lien entre la niche écologique réalisée de l'espèce (calibré sur des outardes sauvages) et la survie des individus lâchés. Le programme de translocations nous place ainsi ici dans le cadre traditionnel de validation par comparaison d'un jeu de prédictions à un jeu de données d'observations indépendantes, conditions souvent difficiles à obtenir.

Hypothèses & Prédictions

Dans le programme de renforcement, les lâchers ont lieu dans des zones différentes et les individus lâchés peuvent disperser vers des habitats de qualité inférieure, supérieure ou égale. Nous avons testé si la survie des individus lâchés était liée à la qualité du site de lâcher et à la qualité des sites traversés pendant la vie des individus.

La survie des individus peut en effet être directement affectée par la qualité des habitats que les individus expérimentent. Alternativement, la propension des individus à bouger vers des habitats de moins bonne qualité peut refléter une plus faible performance individuelle dans la sélection de l'habitat et/ou une plus faible capacité compétitive, qui peuvent en retour être négativement corrélées avec la survie. La distance parcourue pour explorer l'habitat peut aussi avoir un coût sur la survie (Bonte et al., 2012; Hardouin et al., 2012). Nous avons donc testé l'influence relative de la qualité de la niche et de taux de mouvement quotidien sur la survie.

Méthodes

Nous avons couplé un modèle de niche calibré sur les données de présence d'outardes sauvages avec l'analyse de la survie de 957 individus lâchés suivis par radiopistage VHF. La niche écologique de l'Outarde nord-africaine est modélisée à partir d'une approche multi-modèles et calibrée sur des données environnementales climatiques, topographiques et d'occupation des sols. Les probabilités de présences ainsi obtenues sont utilisées comme mesure de la qualité d'habitat.

Résultats

Nous avons mis en évidence un lien entre la qualité de l'habitat expérimenté par les individus durant leur suivi au long terme et leur survie (Figure 16).

Les individus qui perdent le plus en qualité d'habitat au cours de leur mouvement ont les plus faibles probabilités de survie. Les individus qui gagnent en qualité d'habitat ont les plus fortes probabilités de survie. De manière contre-intuitive en revanche, nous enregistrons des probabilités intermédiaires de survie pour les individus qui gagnent le plus en qualité d'habitat. Ces résultats sont indépendants de la distance parcourue pour explorer l'habitat et de la qualité du site de départ. Par ailleurs, nous n'avons pas trouvé d'effet de la qualité d'habitat du site de lâcher sur la survie des individus.

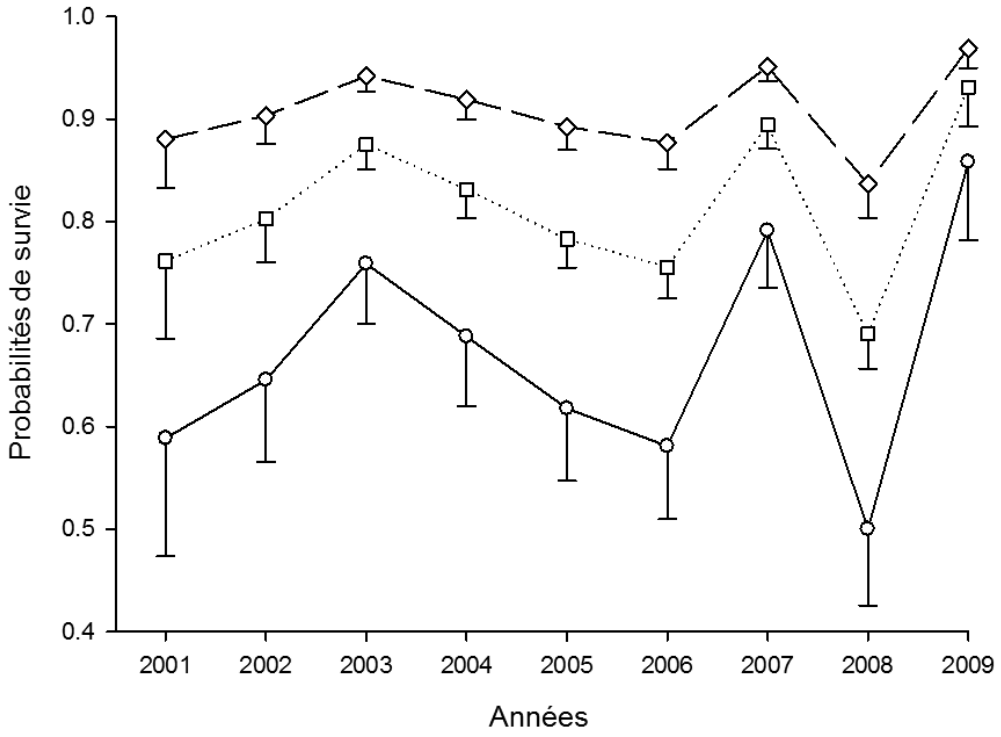


Figure 16 : Variations annuelles des probabilités de survie des individus groupés selon leur niveau de perte ou gain en qualité d'habitat au cours de leur dispersion. Le groupe aux fortes pertes en qualité d'habitat (ronds) a les probabilités de survie les plus faibles. Le groupe aux faibles gains en qualité d'habitat (losanges) a les plus fortes probabilités de survie. Les probabilités de survie intermédiaires regroupent les faibles pertes en qualité d'habitat, les pertes et gains non significatifs et les très forts gains.

Article 1:
Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population

Anne-Christine Monnet, Loïc A. Hardouin, Alexandre Robert,Yves Hingrat, Frédéric Jiguet

Article accepté dans Oikos

Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population

Authors:

Anne-Christine Monnet[1,2]

Loïc A. Hardouin[1,2]

Alexandre Robert[1]

Yves Hingrat[2,3]

Frédéric Jiguet[1]

[1] UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC 'Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation', Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

[2] Emirates Center for Wildlife Propagation, PO Box 47, 33250 Missour, Morocco.

[3] RENECO Wildlife Consultants LLC, PO Box 61741, Abu Dhabi, U.A.E.

Corresponding author: Anne-Christine Monnet

Phone: +00 33 1 40 79 80 07

Fax: +00 33 1 40 79 38 35

E-mail: acmonnet@mnhn.fr

Abstract

Despite the increasing use of Species Distribution Models for predicting current or future animal distribution, only a few studies have linked the gradient of habitat suitability (HS) to demographic parameters. While such approaches can improve the reliability of models, they can help to better predict the response of species to changes in HS over space and time, as induced by ongoing global change. Here, we tested whether the spatial variation in HS along the individual movement path is related to survival, using extensive tracking data collected from captive-bred individuals translocated to reinforce the wild populations of Houbara bustard. We first modelled and mapped the HS from presence data of wild individuals using niche models in a consensus framework. We further analysed survival of released individuals using capture-recapture modelling and its links to HS, as the trend in suitability from the release sites along movements. We found that the survival of released individuals was related to changes in HS along their movements. For instance, individuals which moved to sites of lower HS than their release sites have lower survival probabilities than the others, independently of the HS of the release sites and daily movement rate. Our results provide an empirical support of the relationship between HS and survival, a major fitness component.

Keywords:

niche modelling, survival, translocation

1. INTRODUCTION

Species Distribution Models (SDM) have rapidly become widely used to model habitat suitability and predict current or potential future species distributions, with enhanced computing platform and presence data increasingly easy to access and use. SDM are a niche modelling framework based on a statistical approach linking spatial data on the presence/absence of species to predictive environmental variables. Because they do not account for species' life-history traits that constrain demographic responses to environmental factors, the projections of SDM cannot be used directly to predict the associated extinction risk (Araújo and Peterson, 2012; Fordham et al., 2013). In this context, approaches accounting for mechanistic processes directly linked with extinction, such as demographic rates (e.g. survival, reproduction), movements (e.g. either exploratory or related to dispersal) or the evolutionary potential (i.e. the ability of a species to evolutionarily respond to environmental change) across distribution ranges are considered as promising steps to better understand and predict the response of species to environmental change (Brook et al., 2009; Thuiller et al., 2008).

Spatial variation in demographic processes was mostly studied to explore the nature of species range limits (Gaston, 2009). Nevertheless, this approach provided little evidence of a difference in abundance or fitness along the spatial gradient from the core to the edges of species ranges, partly because suitable habitat can be randomly distributed along this range (Gaston 2009, Sexton et al. 2009, but see Purves 2009). One way to address this issue is to explicitly link the demographic response along a gradient of habitat suitability by assessing the movement, survival and reproduction success of individuals. Yet little empirical evidence exists in animals for a relationship between habitat suitability, and demographic or ecological processes (Gallien et al., 2010; Jiguet et al., 2013). Previous studies showed a relationship between the spatial variation in the abundance of species and the habitat suitability predicted from presence-only models (Kulhanek et al., 2011; Oliver et al., 2012; VanDerWal et al., 2009) or addressed whether the spatial variation in habitat suitability predicts species performance, e.g. in terms of reproductive fitness (Moore and Elmendorf, 2006) or functional traits (Thuiller et al., 2010). However, previous investigations of spatial variation in demographic or ecological processes across habitat suitability focused on inter-individual

comparisons but not on variation along an individual's life (such as environmental and intrinsic variation associated with movements across different habitats).

Understanding the relation between demographic parameters, population dynamics and the environment is a crucial element to refine species conservation efforts. The use of SDM has been advocated at different stages of conservation translocation programs (i.e. the intentional movements and releases of a living organism for conservation purposes (IUCN/SSC, 2013): to prioritize release areas according to the species ecological requirements (e.g. Pearce and Lindenmayer 1998, Olsson and Rogers 2009) or to assess the potential impacts of future environmental change on the distribution of remnant or translocated populations (Carroll et al., 2009; Martínez-Meyer et al., 2007; Willis et al., 2009). Yet, the application of SDM is still sparse in the context of conservation translocation (Guisan et al., 2013) and we have little evidence about the benefit of SDM to improve translocation success (Osborne and Seddon 2012). The link between habitat suitability and demographic processes is therefore a key factor to assess the efficiency of SDM in the establishment of translocation actions (Chauvenet et al., 2013). Here we provide an original analysis linking survival and movement estimates to habitat suitability (as predicted by SDM) using data from a reinforced population (i.e. a population supplemented by the intentional release of conspecific individuals (IUCN/SSC, 2013) of a bird species (the North African Houbara bustard, *Chlamydotis undulata*, hereafter Houbara). This translocation program provides an ideal study framework including information on the spatial distribution of wild-born individuals and intensive individual-based monitoring of captive-bred released individuals.

Using a niche modelling framework, we first modelled and mapped the habitat suitability of the species breeding range using occurrence data of wild individuals. In the reinforcement program, release events occurred at different sites and released individuals could move to habitats of higher, lower or equivalent suitability. We investigated whether the survival of released individuals differed according to the predicted suitability of habitat they came across. We first tested whether individual post-release movements through more suitable habitats led to higher survival probabilities, and conversely, whether movements through less suitable habitats led to lower survival probabilities. We also tested whether the habitat suitability of

the release site had an effect on individual survival probability. Finally, as the distance travelled by an individual can have direct survival-related costs (Bonte et al., 2012; Hardouin et al., 2012), we contrasted the relative influence of habitat suitability and daily movement rates on survival.

2. MATERIAL AND METHODS

a) Presence data

We modelled the habitat suitability of the breeding range of wild Houbara population. We used occurrence data with precise geographical coordinates primarily from monitoring of wild individuals equipped with satellite and VHF transmitters (for details see Supplementary material Appendix 1 Table A1). We only kept locations recorded during the breeding period (from February to May; N = 83,560). We summarized presence data and environmental variables according to the 2.5 arc-minutes (approximatively 4.5km × 4.5km) grid of Worldclim database. To limit the sampling bias, we removed the duplicated locations within each grid cell, resulting in 992 cells where Houbara were recorded. We then completed presence data from a random sampling of an equivalent number of coordinates in the digitized and georeferenced map of the historic distribution of the breeding range of the species (Goriup, 1997).

b) Environmental data

We characterized the ecological niche of Houbara through a comprehensive set of eleven environmental predictors. From four sources of data, we extracted climate variables, assumed to be the main drivers to bird species niche delimitations at large scale (Luoto et al., 2007; Pigot et al., 2010), and habitat variables, used to characterize the semi-desertic habitats of Houbara. (i) We kept the three first axes of the principal components analysis calibrated on eight bioclimatic variables from the Worldclim database (Hijmans et al. 2005; see Supplementary material Appendix 2 Table A2). (ii) We calculated the standard deviation of elevation from the CIGAR-CSI SRTM 250m database within each grid cell (Jarvis et al., 2008). (iii) We calculated a mean annual soil water stress from CGIAR-CSI Global Soil-Water Balance Database provided at a resolution of 30 arc-seconds (Trabucco and Zomer, 2010). (iv) We aggregated Global Land Cover classes provided at a 1km² pixel resolution (Mayaux et al., 2004) in seven land cover variables according to ecological requirements of Houbara: open shrubland, sparse grassland, cropland, bare rock, stony desert, sandy desert and unfavourable habitat (for details see Supplementary material Appendix 2 Table A3). Then we calculated the percentage

covered by these seven land cover classes within each cell of the environmental grid.

c) Habitat suitability modelling

We performed seven modelling techniques using BIOMOD computer platform (Thuiller et al., 2009): (1) generalized linear models (GLM), (2) generalized additive models (GAM), (3) generalized boosted models (GBM), (4) classification tree analysis (CTA), (5) artificial neural networks (ANN), (6) random forests (RF) and (7) multivariate adaptive regression splines (MARS). All of these modelling techniques require both presence and absence data. Because our datasets do not provide true absences, we generated 10,000 artificial absence records (pseudo-absences) by randomly sampling from the grid cells of the whole study area. Random sampling was recently advocated in preference to the exclusion of pseudo-absences from spatial or environmental extents where presence occurrences were recorded (Barbet-Massin et al., 2012a; Stokland et al., 2011). Because different pseudo-absence samples can provide different results, we ran models for two pseudo-absence samples.

Each model was calibrated on a random subset of 70% of the data and evaluated against the remaining 30% by cross-validation. We replicated twice this data-splitting into “evaluation” and “calibration” subsets. We used a graphical method, the area under the receiver operating characteristics (ROC) curve (AUC) (Fielding and Bell, 1997) to evaluate the predictive performance of each modelling technique. A good model performance (generally AUC values over 0.8, Araujo et al. 2005) is characterized by a ROC curve which maximizes true positive fraction (sensitivity) for low values of the false positive fraction (1-specificity). The final calibration of each model used 100% of the available data for making projections. Among the niche modelling techniques available and the high inter-model variability in predictive performance, consensus methods (or ‘ensemble forecasting’) which retain the central tendency given by different models were preferred to single-model approaches, because they provide the best predictive performance (Araújo and New, 2007; Marmion et al., 2009). We followed one of the most robust methods identified by Marmion et al. (2009) to provide ensemble predictions: we averaged the predictions of models across pseudo-absences and data-splitting runs from the seven modelling techniques. We calculated the average

values of AUC as evaluation of the ensemble-model. The AUC criteria has been subject of some criticism concerning potential bias in accuracy because it varies with parameters such as the prevalence, the number of pseudo-absences and the total extent to which models are carried out (Lobo et al., 2008), which does not occur here because we use AUC to compare different models obtained for one species, using the same presences and pseudo-absences data, across the same geographical area. All models were calibrated using the BIOMOD package (Thuiller et al., 2009) in R v2.15.0 (R Development Core Team, 2012).

d) Survival analysis

Here, we combined information from live telemetry locations and dead recoveries to estimate the survival, recapture and recovery rates of 957 radio-tagged captive-bred Houbaras. A detailed description of breeding program can be found in Chargé et al. (2014) and the sample and release conditions were previously detailed in Hardouin et al. (2014). Releases occur at an average age of 7 ± 2 months old (mean ± SD) during two periods: from August to December (hereafter, 'autumn') and from February to June (hereafter, 'spring'). Captive-bred Houbaras were searched (by terrestrial or aerial telemetry) at least once a week from their release from March 2001 to February 2010 for an average of 306 ± 343 days (mean ± SD, max = 2,870 days; see Supplementary material Appendix 3 for a detailed description of the standardised monitoring protocols). The average lifespan of transmitters is 98 ± 51 weeks and most of them (72.5%) were equipped with a movement or mortality signal (see details in Supplementary material Appendix 3 Table A4). 11 individuals were recaptured (within the lifespan of transmitters) and equipped with a new transmitter. 44% of the birds (n = 422) were lost during monitoring after an average of 462 ± 370 days of monitoring.

We gathered observations into three-month time steps from the release and used two time-classes to distinguish short-term post-release survival (first interval, from release to three months) from long-term survival (subsequent intervals, three months onward) and thus account for the high survival-related costs of release in the first three months post-release (see Tavecchia et al. 2009, Hardouin et al. 2014). From this two time-classes model, we focused in this study on long-term survival where the cost-benefit of changes in habitat suitability along movements is expected to be more effective. Estimates produced by the model are thus survival

probabilities over a three-month interval. For each interval, we considered four states to code the individual states: two 'alive' states (to account for the positive trap dependence found in our dataset, i.e. higher capture probability at j+1 when individuals are captured at occasion j, see Supplementary material Appendix 4), 'freshly' dead and dead. We considered three events to code for the observed fate of an individual at each occasion (0: not observed, 1: individual observed alive, 2: individual recovered dead).

Following previous knowledge on the data set (Hardouin et al., 2014), we then started model selection using the best structure of recovery [R], capture [P] and survival [S] probabilities (see Genovart et al. 2013 for similar procedure). Hardouin et al. (2014) previously showed that the release period (autumn or spring) has an effect on short-term survival but no effect on long-term survival. Thus, the starting model $[S_{shortT*autumn*t+shortT*spring+longT*t}]$ assumed short- *versus* long-term-, time- and release period-dependent survival for each year. The goodness-of-fit, tested with UCARE (Choquet et al., 2009a), and the model structure are fully detailed in Supplementary material Appendix 4).

From this model, we tested the effect on the long-term survival of two different groupings of individuals from discretization of the gradient of habitat suitability. (i) We separated released Houbaras in four groups (quartile cut) according to the value of habitat suitability of their release sites (hereafter, 'hs', for details see Supplementary material Appendix 5 Table A5). To test whether there is a significant difference of survival among these groups, we then built the model $[S_{longT*hs*t}]$, assuming no effect of these groups on recovery and recapture rates. (ii) We created five different groups (hereafter, 'g') according to the temporal changes in habitat suitability across each successive location (N = 26,053; mean per individuals ± SD = 27.2 ± 30.6), describing whether individuals gain or loss in habitat suitability along movements. First, we excluded from the group formation the individuals with less than 5 locations (N = 186) for correctly estimating the gain or loss in habitat suitability. These individuals were incorporated in the model to refine the recovery, capture and survival probabilities, but were not considered *per se* to test the link between changes in habitat suitability values during movement and long-term survival. For each of the remaining 771 individuals, we tested the relationship between the successive habitat suitability values and time (i.e. from the release

location to their last location) using linear regression and then extracted the slope estimates and p-values. We distinguished individuals with significant (N = 308) and non-significant slopes (called 'null' group; N = 463). We separated individuals with significant slopes in four distinct groups using the median of the estimates to split positive and negative slopes into lower and upper values: 1) high loss (HighL), 2) low Loss (LowL), 3) low gain (LowG) and 4) high gain (HighG) of suitability. Since we had no prediction on the effect of these groups on recovery and recapture rates and that monitoring effort is constant over the whole study area (see Supplementary Material Appendix 3), we assumed no effect of the groups on [P] and [R]. We therefore built the following starting model $\left[S_{longT*g*t}\right]$, assuming that long-term survival can be related to the change in habitat suitability during movement (i.e. among the five groups defined above). Step-down model selection was performed using the program E-SURGE version 1.7.1 (Choquet et al., 2009b) based on the Akaike Information Criterion corrected for sample size and overdispersion (QAICc). When ΔQAICc was smaller than 2, we selected the model with the smallest number of parameters (Lebreton et al., 1992). Estimates of survival probabilities are presented as the value ± standard error (SE).

On the selected model, we also tested the effects of the individual daily movement rate and of the initial habitat suitability (i.e. habitat suitability of release site) on survival probabilities. The metric used to calculate the individual daily movement rate corresponds to the distances between two successive locations. From this metric, we extracted the full cumulative distance (overall path distance covered by the individual between release site to last location, Hardouin et al. 2012) and we divided it by the time of the monitoring. The daily movement rate and the habitat suitability of release site were modelled as individual covariates to specifically test their effect within each group. Their relationships with model parameters were examined on the final model resulting from the step-down model selection protocol described above. The contributions of covariates on each parameter were assessed using model coefficients (Betas). A coefficient is deemed significantly different from zero when the associated 95% confidence interval (CI) does not include zero.

e) Statistical analysis

Our main prediction is that the survival of released Houbaras should differ according to the slope of temporal changes in suitability they came across (hereafter, 'HS slope'), reflecting a link between HS slope and survival at the inter-individual level. However, because temporal changes in habitat suitability and survival were computed on the same data, spurious relationship between survival and HS slope may arise if the slope changes along an individual's life. Thus, in order to ensure that results are linked to differences between individuals rather than intra-individual variation in HS slope, we checked whether there were systematic changes in HS slope along monitoring by regressing the changes between two successive values of habitat suitability on time using linear mixed-effects model for the 952 individuals with at least two locations. We performed statistical analyses using the lme4 package (Bates et al., 2014) in R v2.15.0 (R Development Core Team, 2012).

We performed alternative modeling to ensure that there is no strong consistent curvilinear pattern and that linear regression is the most appropriate for subsequent comparison between all individuals in survival analyses. We performed quadratic and cubic regressions between habitat suitability and time for each of the 771 individual with at least 5 locations and compared the results to linear regression results. For quadratic regression, we then described the convex or concave shape of the curve of significant polynomial regressions.

3. RESULTS

a) Predicted habitat suitability

The average area under the curve (AUC) of the seven modelling techniques was high (mean = 0.904 ± 0.0122, range [0.878-0.927]). The ensemble forecasting of seven niche modelling techniques provides the likelihood of species presence, or habitat suitability (hereafter called 'p' for 'probability of presence'; Fig. 1). The higher predicted probabilities of presence define the more suitable habitats for Houbara and delimit its potential current distribution from North Mauritania to Sinai in North East Africa (Fig. 1).

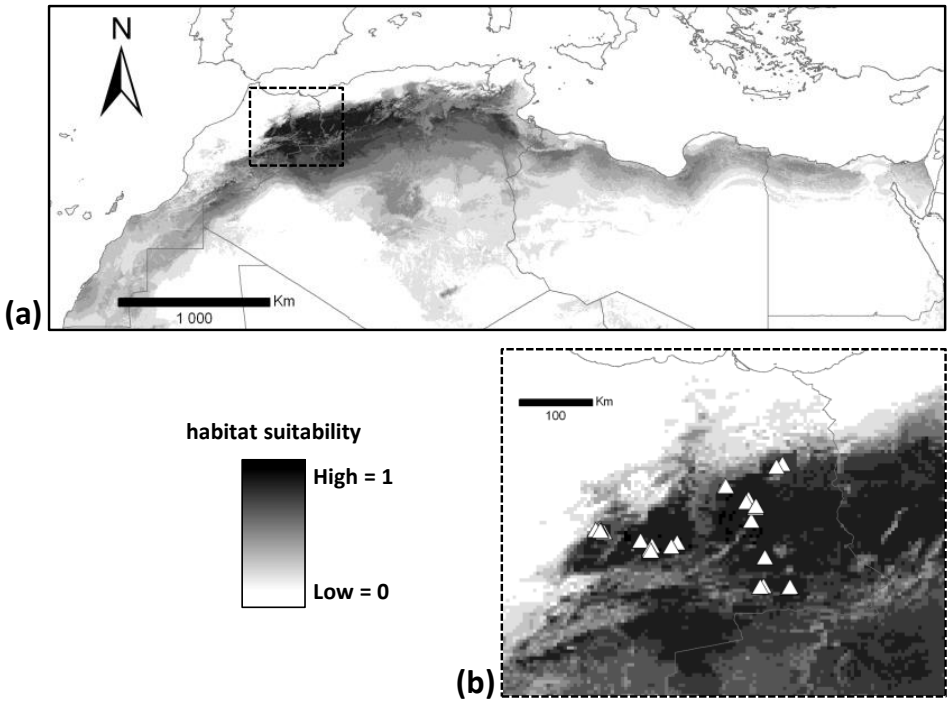


Figure 1: Predicted distribution range of the North African Houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) obtained with seven niche modelling techniques within the ensemble forecast framework BIOMOD (Thuiller et al., 2009) (a) at the scale of whole distribution range and (b) focused on the study area in Morocco. White triangles correspond to release sites.

Table 1: Temporal changes in habitat suitability (HS) on the long-term, size, sex-ratio, mean HS of the release sites and mean daily movement rate of five groups of captive-bred released Houbara: high loss (HighL), low loss (LowL), low gain (LowG), high gain (HighG) in HS, and 'null' group.

		slope HS~time			group size				HS release site	movement rate
group name		sign	value	p-value	total	male	female	sex ratio	mean ± SD	mean ± SD
high loss	HighL	-	-0.01999 to -0.00017	<0.05	92	46	46	1.00	0.87 ± 0.04	0.53 ± 0.3
low loss	LowL	-	-0.00017 to 0		99	47	52	0.90	0.87 ± 0.03	0.3 ± 0.15
low gain	LowG	+	0 to 0.00016		59	30	29	1.03	0.84 ± 0.06	0.34 ± 0.19
high gain	HighG	+	0.00016 to 0.00494		58	35	23	1.52	0.79 ± 0.06	0.31 ± 0.18
null	null	null	null	NS	463	245	218	1.12	0.85 ± 0.05	0.42 ± 0.6
				TOTAL:	771	403	368	1.049	0.85 ± 0.05	0.46 ± 0.56

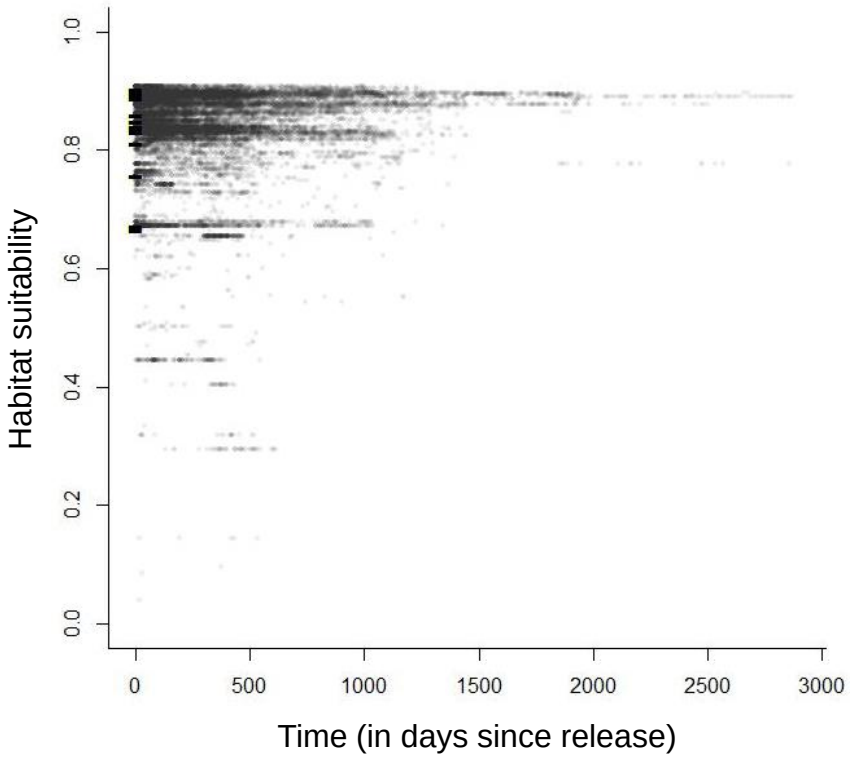


Figure 2: Habitat suitability of locations from release sites (black lines) of 957 individuals during monitoring (in days since release)

b) Linking the loss or gain in habitat suitability with long-term survival

Over the study period, captive-bred Houbaras were released in Eastern Morocco into highly suitable areas (p = 0.85 ± 0.05, mean ± SD, Table 1 and Fig. 2). The model with individuals grouped according to the habitat suitability of the release sites was not selected according to its higher QAICc value (Supplementary material Appendix 6 Table A6).

Figure 2 illustrated the habitat suitability of locations from release sites of all individuals during their monitoring. From release, about 60% of individuals (N = 463) stayed in habitats of the same suitability value as their release habitat ('null' group, non-significant slopes between successive habitat suitability values and time; see graphs for ten randomly sampled individuals in Supplementary Material Appendix 7). Among individuals with significant slopes, 38% (N = 117) moved towards more suitable habitats and 62% (N = 191) towards less suitable habitats (see ten examples in Supplementary Material Appendix 8).

The comparison between linear and curvilinear regressions revealed no strong consistent curvilinear pattern and provided support for the use of results from the linear model to conduct a comparison between all individuals in survival analysis: (1) among the subsample of individuals with significant linear regression, model fit was not significantly improved by adding a higher order component in 58.1% of the cases (Supplementary Material Appendix 9 Table A7 and Figure A1); (2) among the subsample of individuals non-significant for linear regressions, polynomial regression was not significant in 72.4% of the cases (Supplementary Material Appendix 9 Table A7). Most importantly, significant polynomial (quadratic) regressions did not show strong consistent pattern (n=140 exhibited convex patterns vs. n=117 concave patterns; Supplementary material Appendix 9 Table A8).

Ultimately, the model assuming different temporal survival trends according to the gain or loss of habitat suitability groups was selected (Supplementary material Appendix 6 Table A6). Specifically, we found that the group with high loss of habitat suitability had overall lower survival probabilities than the other groups ($[S_{HighL)}]$ ranges between 0.50 ± 0.07 and 0.86 ± 0.07, Fig. 3). The highest survival probabilities were observed for the group with low gain in suitability ($[S_{LowG}]$ ranges between 0.83 ± 0.03 and 0.96 ± 0.02, Fig. 3). In between, we found similar rates of survival for the remaining groups ($[S_{LowL\ HighG\ \ Null}]$ ranges between 0.69 ± 0.03 and 0.93 ± 0.04, Fig. 3). Finally, neither the 'daily movement rate' nor the 'release habitat suitability' individual covariates did improve the fit of the aforementioned model (ΔQAICc = -2.7 and -5.7 respectively; Supplementary material Appendix 10 Table A9).

We found no significant change in the slope of temporal changes in suitability along an individual's life (estimate ± SE = 2.9×10^{-7} ± 2.4×10^{-7}, t-value = 1.19), indicating that the relationship between changes in habitat suitability and survival is due to inter-individual differences and not to intra-individual change in suitability slope with time.

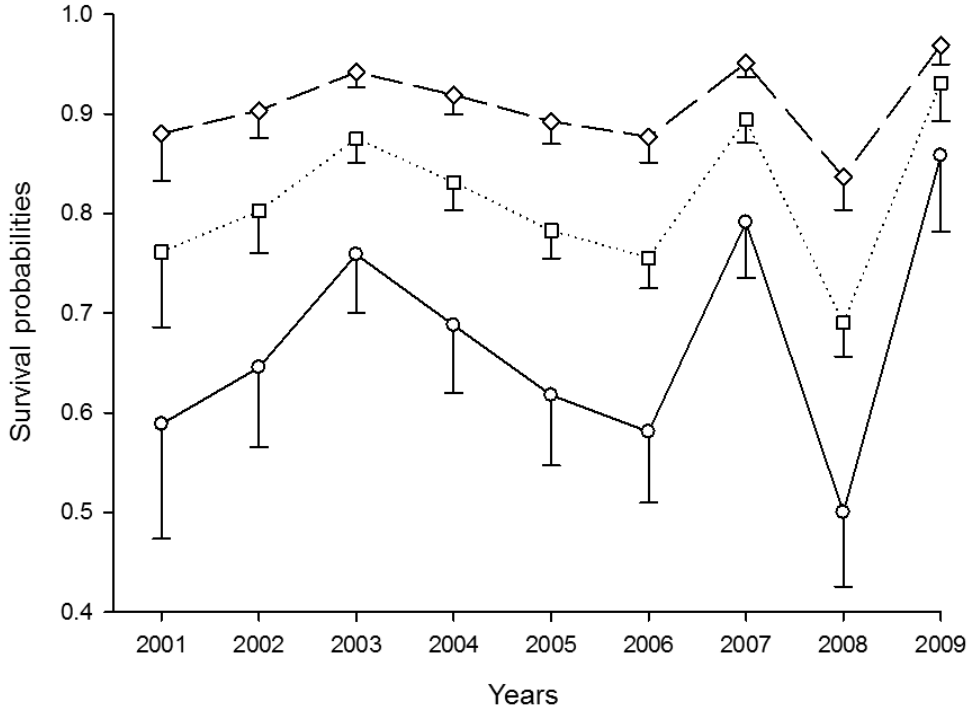


Figure 3: Annual variation in survival probabilities of groups of individuals according to the gain or loss of habitat suitability (HS) along movement. We present survival probabilities and the standard errors estimated from the selected model $[S_{longT.g(HighL,Null\ LowL\ HighG,LowG)+t}]$. Blank circles and straight lines correspond to the group *HighL*, i.e. individuals with high loss in HS.

Blank squares and dotted lines symbolize three groups of similar survival probabilities over time: LowL, HighG and Null individuals with, respectively, low loss, high gain and no significant gain/loss in HS.

Blank diamond and dashed lines represent the group LowG of individuals with low gain in HS.

4. DISCUSSION

In a rapidly changing world, the need to understand species response to environmental change has triggered a large body of research on species range distribution, but few have linked them to demographic processes (Gallien et al., 2010). Yet, change in environmental conditions has direct effect on quality and distribution of suitable habitats, which ultimately affects species persistence along their distribution range (Thuiller et al., 2008). Here, in a reinforced population of Houbara bustard, from empirical investigations, we show a relationship between survival of released individuals and changes in habitat suitability along the individual movement path, independently of the daily movement rates and habitat suitability of release sites. Interestingly, this relationship was not straightforward and the most positive changes in habitat suitability were not characterized by highest survival probabilities. These results illustrate the relevance of linking demographic processes with Species Distribution models (SDM), but also underline the importance of other mechanisms acting on demographic parameters and possibly mitigating such relationship (social organisation, density dependence).

The post-release movements of captive-bred animals determine the environmental conditions experienced by released individuals that can directly affect survival. For this reason, it is important to examine how variation in habitat suitability of sites visited after release relates to post-release survival. In this context, translocation programs provide a useful study system to assess the relationship between population dynamics and habitat suitability, to better model and disentangle ecological processes that affect demographic parameters (e.g. Nicoll et al. 2003, Martín et al. 2012). Movement of individuals to highly suitable habitat is expected to reflect higher individual performance in habitat selection and/or higher competitive ability, which may in turn be positively correlated with survival. It is also expected to affect directly and positively demographic parameters and to increase survival probability in released populations (Osborne and Seddon, 2012). We thus expected that the most positive increases in habitat suitability result in the most benefits in terms of survival and that conversely, birds moving towards sites of lower suitability would survive less.

Using long-term monitoring, we identified a link between survival and changes in habitat suitability along individual movement path. As predicted, we showed that Houbaras moving to sites of lower habitat suitability have reduced survival probabilities and those moving to sites of greater habitat suitability have increased survival probabilities. However, and counterintuitively, the group of Houbaras with the largest gain in habitat suitability along movements was not characterized by the highest survival probability. Indeed, the direct benefit of moving to more suitable habitats can be masked by other factors that interact with a search for optimal habitat (Bowler and Benton, 2005). The lack of a notable gain in survival probability might be explained, at least partly, by enhanced intra-specific competition in most suitable sites as the number of both released and wild-born conspecifics is expected to be highest at those sites. Increased density has been reported in the Great bustard where the abundance was primarily explained by the presence of neighbouring conspecifics settled in suitable habitats (Martín et al., 2012). Yet, arrival and settlement of new individuals can involve negative density-dependent processes (Stamps and Krishnan, 2005). Such processes can favour movements towards less suitable habitats as a result of intra-specific exploitation or interference competition (Bowler and Benton, 2005). While it is crucial to understand how evolutionary pressures of intrinsic habitat quality affect movements in the context of ongoing environmental change (Bowler and Benton, 2005), equivocal results found in the literature call for further studies on the effect of density-dependence processes in population dynamics.

Although survival and movement are thus closely linked through density-dependent processes, we were unable to rigorously test here the effect of density. In the beginning of the release program, the estimations of autumn densities in three distinct zones showed that the densities varied and increased over time. The initial density, estimated in 2001, ranged between 0.05 and 0.1 individuals per km² in the zone with the largest remnant population (ECWP, unpublished data). In 2009, the density averaged 0.45 ± 0.08 individuals per km² in the three zones. The maximum density reached 0.76 individuals per km² in 2010, a value consistent with the maximum densities observed in other Houbara populations (e.g., *Chlamydotis undulata fuerteventura*: Carrascal et al. 2006). Importantly, these counts were conducted at large scale producing a mean density estimate for each sampled region in a particular year. Consequently while in our data set habitat suitability

may greatly vary between bird locations within a region, the corresponding density is stable. This prevented us from using density estimates in the quantitative analysis of survival and movement.

The observed relationship between survival and habitat suitability of moving individuals was independent of the total amount of their daily movement. Although the overall distance covered during movements has been shown to be costly (e.g. in wild Houbara, Hardouin et al. 2012), we expected that change in habitat suitability along movements would have more consequences in the long-term. Our results support this hypothesis as the amount of exploratory movements, a proxy of both the propensity to disperse and the exploratory behaviour, did not explain changes in survival within groups based on gain or loss in habitat suitability. Mitigating the cost of exploratory movement on survival can have important implications for translocation programs as post-release movements can allow individuals to escape from unsuitable conditions and competitive pressure. Sound understanding of the demographic impacts of post-release is particularly relevant for conservation strategies in the context of projected increased frequency and severity of weather extreme events (IPCC, 2013).

In contrast with our initial expectations, we found no relationship between survival probability and habitat suitability of the release sites. This might be related to usual post-release movements engaged in that species (Hardouin et al., 2014), but also to the relatively low variance in habitat suitability across release sites selected in the translocation program in Eastern Morocco. Indeed, the selection of release sites of Houbara was based on field surveys (occurrence of remnant wild populations) and habitat use studies (Hingrat et al., 2007, 2006), all targeting locations identified as highly suitable from expert knowledge. This was also confirmed by predictions of our SDM which show that selected release sites are generally characterized by a high level of suitability (i.e. high predicted probabilities of presence, $p = 0.85 \pm 0.05$, mean ± SD). This result should be therefore interpreted with caution as our data (release site locations) did not cover a complete gradient of habitat suitability, from low to high.

Despite this, the absence of relationship between survival probability (on the long term) and habitat suitability of the release sites raises the issue of the relative importance of the suitability of *release site*, (where actual releases occur), with

regard to the suitability of *release area*, (habitats in which released organisms are expected to disperse) (Seddon, 2013). In other words, our results emphasize the importance of carefully measure dispersal behaviour of released individuals according to individual characteristics (sex, age, body condition, personality, etc.) and surrounding environmental factors (habitat, climate, density dependence process), as these factors may overwhelm the importance of the local release site quality to predict whether individuals disperse to surrounding areas. As a consequence, and in line with the apparent relationship between habitat suitability and survival along individual movement, the habitat suitability of surrounding habitats seems critical in the choice of the release site. Until now studies that link the habitat suitability of release sites with survival in translocation programs have often measured the habitat suitability from expert knowledge (Moorhouse et al., 2009; White et al., 2012). An experimental framework designed to formally test the relationship between habitat suitability, as predicted by SDM, and translocation success is currently being tested with Houbaras in Morocco. The aim is to test whether the information provided by SDM on the ecological requirements of the species at a wide scale, in addition to the selection of suitable habitats by experts, can optimize the translocation success.

Ecological processes involved in species-environment relationship are complex and the SDM, based on a correlative approach, does not integrate demographic and ecological processes that may constrain responses to environmental factors at a population level, suggesting that there are fundamental limits to the accurate prediction of habitat suitability (Pearson and Dawson, 2003). We may thus not expect a strong agreement between changes in habitat suitability predicted by SDM and survival probability. Yet, although most positive increases in habitat suitability do not result in the largest benefit in survival, as discussed above, we found a significant relationship between changes in habitat suitability and survival probability. We thus provide a substantial support for the consistency and relevance of distribution models to inform on demographic rates and possible species persistence. Our results highlight the usefulness of relating SDM with demographic parameters to further develop our understanding of processes underlying distribution patterns and potentially develop better SDM that could integrate factors driving species distribution and persistence (Boulangeat et al., 2012). A recent generation of models that explicitly integrate spatial population or

community processes – such as dispersal or biotic interactions – to niche modelling (Gallien et al., 2010) can help to improve the reliability of SDM and thereby increase their predictive power. By linking species distribution patterns with the processes driving their response to environmental change, empirical works such as this study are essential to develop and calibrate ecologically sound models. Research on recruitment and density-dependence within species' ecological niche can be particularly useful as the general assumption of species performing better in highly suitable habitats has not been widely explored (Brambilla and Ficetola, 2012; Moore and Elmendorf, 2006; Thuiller et al., 2010). In this context, translocation experiments combined with SDM provide a great opportunity to test the relationship between demographic processes and habitat suitability

Acknowledgement

This project was funded by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) under the leadership of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H. H. Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC and H. E. Mohammed Al Bowardi Deputy Chairman of IFHC for their support. We sincerely thank all ECWP's fieldworkers and breeders who took part to data collection. We thank Amina Fellous and Tim Wacher for data from fieldwork in Algeria and Tunisia. Many thanks to Sylvain Boullenger, Eric le Nuz, Christelle Lucas, Jean-François Léger and Pascale Reding for their numerous advices on database. We thank Reto Schmucki for his helpful comments on the manuscript. We thank also Wilfried Thuiller and Damien Georges for advice on niche modelling.

REFERENCES

Araujo, M. B. et al. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. - Glob. Chang. Biol. 11: 1504–1513.

Araújo, M. B. and New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. - Trends Ecol. Evol. 22: 42–7.

Araújo, M. B. and Peterson, A. T. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. - Ecology 93: 1527–1539.

Barbet-Massin, M. et al. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? - Methods Ecol. Evol. 3: 327–338.

Bates, D. et al. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-6.

Bonte, D. et al. 2012. Costs of dispersal. - Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 87: 290–312.

Boulangeat, I. et al. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. - Ecol. Lett. 15: 584–93.

Bowler, D. E. and Benton, T. G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. - Biol. Rev. 80: 205–225.

Brambilla, M. and Ficetola, G. F. 2012. Species distribution models as a tool to estimate reproductive parameters: a case study with a passerine bird species. - J. Anim. Ecol. 81: 781–7.

Brook, B. W. et al. 2009. Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. - Biol. Lett. 5: 723–5.

Carrascal, L. M. et al. 2006. Habitat preferences, population size and demographic trends of houbara bustard Chlamydotis undulata in Lanzarote and La Graciosa (Canary Islands). 53: 251–269.

Carroll, M. J. et al. 2009. Climate change and translocations: The potential to re-establish two regionally-extinct butterfly species in Britain. - Biol. Conserv. 142: 2114–2121.

Chargé, R. et al. 2014. Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? - Evol. Appl. 7: 521–532.

Chauvenet, A. L. M. et al. 2013. Maximizing the success of assisted colonizations. - Anim. Conserv. 16: 161–169.

Choquet, R. et al. 2009a. Program E-SURGE: A software application for fitting multievent models (DL Thomson, EG Cooch, and MJ Conroy, Eds.). - Springer US.

Choquet, R. et al. 2009b. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. - Ecography (Cop.). 32: 1071–1074.

Fielding, A. H. and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. - Environ. Conserv. 24: 38–49.

Fordham, D. A. et al. 2013. Tools for integrating range change, extinction risk and climate change information into conservation management. - Ecography (Cop.). 36: 956–964.

Gallien, L. et al. 2010. Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? - Divers. Distrib. 16: 331–342.

Gaston, K. J. 2009. Geographic range limits: achieving synthesis. - Proc. Biol. Sci. 276: 1395–406.

Genovart, M. et al. 2013. Contrasting effects of climatic variability on the demography of a trans-equatorial migratory seabird. - J. Anim. Ecol. 82: 121–30.

Goriup, P. D. 1997. The world status of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata. - Bird Conserv. Int. 7: 373–397.

Guisan, A. et al. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. - Ecol. Lett. 16: 1424–1435.

Hardouin, L. et al. 2012. Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. - Oikos 121: 804–812.

Hardouin, L. A. et al. 2014. Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. - J. Appl. Ecol.: in press.

Hijmans, R. J. et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. 1978: 1965–1978.

Hingrat, Y. et al. 2006. Habitat use and mating system of the houbara bustard (Chlamydotis undulata undulata) in a semi-desertic area of North Africa: implications for conservation. - J. Ornithol. 148: 39–52.

Hingrat, Y. et al. 2007. Assessing habitat and resource availability for an endangered desert bird species in eastern Morocco: the Houbara Bustard. - Biodivers. Conserv. 16: 597–620.

IPCC 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (VB and PMM Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia and (eds.), Eds.). - Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

IUCN 2012. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations.

Jarvis, A. et al. 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4 available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database at http://cgiar-csi.org/. in press.

Jiguet, F. et al. 2013. Current population trends mirror forecasted changes in climatic suitability for Swedish breeding birds. - Bird Study 60: 60–66.

Kulhanek, S. A. et al. 2011. Using ecological niche models to predict the abundance and impact of invasive species: application to the common carp. - Ecol. Appl. 21: 203–13.

Lebreton, J.-D. et al. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. - Ecol. Monogr. 62: 67.

Lobo, J. M. et al. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. - Glob. Ecol. Biogeogr. 17: 145–151.

Luoto, M. et al. 2007. The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. 34–42.

Marmion, M. et al. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. - Divers. Distrib. 15: 59–69.

Martín, B. et al. 2012. Influence of spatial heterogeneity and temporal variability in habitat selection: A case study on a great bustard metapopulation. - Ecol. Modell. 228: 39–48.

Martínez-Meyer, E. et al. 2007. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. - Oryx 40: 411–418.

Mayaux, P. et al. 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. - J. Biogeogr. 31: 861–877.

Moore, K. a and Elmendorf, S. C. 2006. Propagule vs. niche limitation: untangling the mechanisms behind plant species' distributions. - Ecol. Lett. 9: 797–804.

Moorhouse, T. P. et al. 2009. Effects of habitat quality upon reintroduction success in water voles: Evidence from a replicated experiment. - Biol. Conserv. 142: 53–60.

Nicoll, M. A. C. et al. 2003. Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity. - J. Anim. Ecol. 72: 917–926.

Oliver, T. H. et al. 2012. Population density but not stability can be predicted from species distribution models. - J. Appl. Ecol.: no–no.

Olsson, O. and Rogers, D. J. 2009. Predicting the distribution of a suitable habitat for the white stork in Southern Sweden: identifying priority areas for reintroduction and habitat restoration. - Anim. Conserv. 12: 62–70.

Osborne, P. E. and Seddon, P. J. 2012. Selecting suitable habitats for reintroductions: variation, change and the role of Species Distribution Modelling. - In: Reintroduction Biology: Integrating Science and Management. pp. 528.

Pearce, J. and Lindenmayer, D. 1998. Bioclimatic Analysis to Enhance Reintroduction Biology of the Endangered Helmeted Honeyeater (Lichenostomus melanops cassidix) in Southeastern Australia. - Restor. Ecol. 6: 238–243.

Pearson, R. G. and Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? - Glob. Ecol. Biogeogr. 12: 361–371.

Pigot, A. L. et al. 2010. The environmental limits to geographic range expansion in birds. - Ecol. Lett. 13: 705–15.

Purves, D. W. 2009. The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. - Proc. Biol. Sci. 276: 1477–84.

R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Seddon, P. J. 2013. The new IUCN guidelines highlight the importance of habitat quality to reintroduction success – Reply to White et al. - Biol. Conserv. 164: 177.

Sexton, J. P. et al. 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 415–436.

Stamps, J. and Krishnan, V. V. 2005. Nonintuitive cue use in habitat selection. - Ecology 86: 2860–2867.

Stokland, J. N. et al. 2011. Species distribution modelling - Effect of design and sample size of pseudo-absence observations. - Ecol. Modell. 222: 1800–1809.

Tavecchia, G. et al. 2009. Maximizing re-introduction success: Assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. - Biol. Conserv. 142: 3005–3012.

Thuiller, W. et al. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. - Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 9: 137–152.

Thuiller, W. et al. 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. - Ecography (Cop.). 32: 369–373.

Thuiller, W. et al. 2010. Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. - Biol. Lett. 6: 120–3.

Trabucco, A. and Zomer, R. 2010. Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at http://cgiar-csi.org/. in press.

VanDerWal, J. et al. 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. - Am. Nat. 174: 282–91.

White, T. H. et al. 2012. Psittacine reintroductions: Common denominators of success. - Biol. Conserv. 148: 106–115.

Willis, S. G. et al. 2009. Assisted colonization in a changing climate: a test-study using two U.K. butterflies. - Conserv. Lett. 2: 46–52.

Appendix 1 – Presence data of wild Houbara

We modelled the habitat suitability of the breeding range of wild Houbara population from two types of presence data:

1) We used occurrence data with precise geographical coordinates mainly from monitoring of wild individuals captured from 1997 to 2010 and equipped with satellite-transmitters (backpack solar-powered transmitters, PTT-100 30/45g Solar GPS PTT, Microwave Telemetry, Inc., Maryland, USA) or VHF-transmitters (necklace battery-powered transmitters with mortality signals, 11g model RI-2B-M and 20g model RI-2D-M, Holohil System Ltd., Ontario, Canada).

Table A1: Presence data of wild Houbara used for Species Distribution Models

Type	Individuals number	Occurrences number	Year	Country	Source
VHF monitoring	249	13391	1997-2012	Morrocco, Algeria, Tunisia	ECWP's data
satellite monitoring	31	70169	2002-2012	Morrocco, Algeria, Tunisia	ECWP's data
occurrences & fresh tracks	-	10	2007	Algeria	de Smet *et al.* 2009
occurrences & fresh tracks	-	15	2008-2010	Algeria	Fellous A., in prep.
fresh tracks	-	2	2006	Tunisia	Wacher T., in prep.
captures and nest	-	14	1986-2006	Morrocco, Algeria, Tunisia	Lesobre *et al.* 2009

2) We completed presence data from a random sampling of an equivalent number of coordinates in the digitized and georeferenced map of the historic distribution of the breeding range of the species (Goriup 1997).

References:

de Smet, K., Maziz, S.B., Fellous, A., Belbachir, F., Belbachir-Bazi, A., Commizoli, P. & Wacher, T. 2009. Inventaire de la Faune Sauvage des zones désertiques en Algérie (Grand Erg Occidental). Rapport de mission 3-15 mars, 2007. Sahara Conservation Fund, 28 pp.

Lesobre, L., Lacroix, F., Caizergues, A., Hingrat, Y., Chalah, T., *et al*. (2009) Conservation genetics of Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*): population structure and its implications for the reinforcement of wild populations. *Conservation Genetics*, 11, 1489–1497.

Appendix 2 – Environmental data for Species Distribution Modelling

Table A2: Bioclimatic variables from the Worldclim database (Hijmans et al. 2005)

code	**variables**
BIO1	mean annual temperature
BIO6	minimum temperature of the coldest month
BIO5	maximum temperature of the warmest month
BIO4	temperature seasonality (standard deviations of mean monthly temperatures)
BIO12	annual precipitation
BIO14	precipitation of the driest month
BIO13	precipitation of the wettest month
BIO15	precipitation seasonality (coefficient of variation of monthly precipitations)

Table A3: Summarized land cover variables from Global Land Cover classes

Global Land-Cover classes	**Summarized land cover variables**
Open deciduous shrub land	open shrubland
Sparse grassland	sparse grassland
Croplands (>50%)	
Irrigated croplands	cropland
Tree crops	
Bare rock	bare rock
Stony desert	stony desert
Sandy desert and dunes	sandy desert
Closed evergreen lowland forest	
Degraded evergreen lowland forest	
Montane evergreen forest (> 1500 m)	
Sub-montane forest (>900 m)	
Mangrove	
Mosaic Forest / Croplands	unfavorable
Closed decidous forest (Miombo)	
Deciduous woodland	
Salt hardpans	
Waterbodies	
Cities	

Table A3 shows 19 land cover classes which occur in the study area (North Africa) within the 27 Global Land Cover classes of Africa at a 1km² pixel resolution (Mayaux et al., 2004).

Appendix 3 – Release and monitoring of captive-bred Houbara

Houbara is a lekking bird which inhabits semi-desert steppes. It was red-listed as Vulnerable to extinction by the IUCN primarily because of overhunting and overgrazing which have caused a severe population decline (BirdLife International 2012)4. A restoration program, the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP, http://www.ecwp.org/), started in Morocco in 1995 to reinforce wild populations with captive-born individuals (Lacroix 2003). Two ECWP breeding stations were established in Morocco for captive-breeding (in Missour in 1995 and Enjil in 2005). A detailed description of the breeding program can be found in Lesobre *et al.* (2008), Chargé *et al.* (2010, 2014).

Equipment and monitoring of VHF-equipped individuals

Every captive-bred Houbara was tagged with a unique metal leg band or a subcutaneous microchip (TROVAN RIFD 100, DorsetID).

Before release, each individual was weighed (± 1 g), blood-sampled (for molecular sexing) and (Trovan ID100 Implantable Transponder, Dorset Group, Aalten, Netherlands) in the right tibia (injected via a single-use sterilized needle). Trovan ID100 chips are bio-compatible, pre-sterilized and specifically designed for animal identification. Their use is endorsed by the Captive Breeding Specialist Group (CBSG) of the IUCN. Microchips were implanted one month before release to control for any adverse effects such as infection, migration in the body or rejection.

Table A4: Number and technical characteristics of VHF-transmitters

transmitters model	number of transmitters	attachment type	mortality signal	weight (g)	manufacturer lifespan (week)	manufacturer's name and location
RI-2B-M	412	necklace	Y	11, 16, 19	52, 104, 156	Holohil System Ltd., Ontario, Canada
RI-2D-M	247	necklace	Y	19	156	
RI-2D	143	necklace	N	19	156	
RI-2B	120	necklace	N	11	52	
MortFast backpack-solar +-7P	26	backpack	Y	35	52	Advanced Telemetry System, The Lowell Mallory Group Pty Ltd., Gold Coast, Queensland, Australia
M0D-080	11	backpack	movement signal	43	60	Telonics, Mesa, Arizona, USA
D-Cycle MortFast necklace 3v-1/2A	6	necklace	Y	20	76	
Backpack Solar Merlin	2	backpack	N	22	(solar-powered)	Merlin Systems, Boise, Idaho, USA
PD-2, 2.93g, Tailmnt	1	backpack	N	3	21	Holohil System Ltd., Ontario, Canada
	968					

Two standard protocols are defined for the individual-based monitoring of VHF-equipped individuals. (i) For 90 days (± 10 days) post-release, Houbara were searched for twice a week over the entire study area in Morocco. (ii) After 90 days, Houbara were searched for once a week in Eastern Morocco.

The first protocol was primarily used to get accurate measures of post-release movement. Both protocols were used in combination to determine the movement from the release site and to build capture histories for survival analyses. We doubled the frequency of surveying in the first three months after release to better estimate movement and survival, as Houbara movements and mortality events are known to be greater during this period (based on ECWP surveys conducted from 1998 to 2001).

Houbara were primarily ground-based monitored at their last location within a radius buffer of 5km. Ground radio-tracking was undertaken by direct observation with 4-wheel drive vehicles using a portable scanner-receiver and a 3-element yagi antenna (AF Antronics, Inc., Urbana, Illinois).

When not detected, Houbara were searched for using aerial telemetry (detection up to 80km) for 6 months following an approximate radius of 40km from its last location. Aerial locations were taken from a Maule-7 B-235 aircraft using one 2-element yagi antennas fixed to each wing strut. Houbara were systematically searched for during other aerial telemetry procedures (i.e. when searching for other 'lost' birds). After 6 months without any location, an individual is considered as 'lost' and searching is ceased. Because of the large-spatial scale and intense searching for 'lost' individuals (303 ± 138 flying hours per year), we believe we have a representative sample of the different movement patterns (e.g. long-distance movements), that are usually problematic in studies of open populations (Doligez & Pärt 2008).

References

BirdLife International. (2014). Chlamydotis undulata. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. Retrieved August 09, 2014, from <www.iucnredlist.org>

Chargé, R., & Saint-Jalme, M. (2010). Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. Journal of Animal Ecology, 79, 843–850. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01696.x

Chargé, R., Sorci, G., Saint Jalme, M., Lesobre, L., Hingrat, Y., Lacroix, F., & Teplitsky, C. (2014). Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? Evolutionary Applications. doi:10.1111/eva.12150

Doligez, B. and Pärt, T. 2008. Estimating fitness consequences of dispersal: a road to 'know-where'? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers'

fitness. Journal of Animal Ecology, 77, 1199–1211. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01446.x

Emirates Center for Wildlife Propagation. http://www.ecwp.org/

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Y, J. S., Rautureau, P., & Seabury, J. (2004). Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata undulata. Ibis, 146, 314–322. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00263.x

Lacroix, F. (2003). The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self sustaining population of Houbara bustards in eastern Morocco. Houbara News, 5(2), 2.

Lesobre, L., Lacroix, F., Caizergues, A., Hingrat, Y., Chalah, T., & Saint-Jalme, M. (2009). Conservation genetics of Houbara Bustard (Chlamydotis undulata undulata): population structure and its implications for the reinforcement of wild populations. Conservation Genetics, 11, 1489–1497. doi:10.1007/s10592-009-9979-9

Appendix 4 – Goodness-of-fit and structure of the multi-event capture-recapture models

We verified the fit of the general, time-dependent model with program U-CARE version 2.3.2 (Choquet *et al.* 2009a). Because there is no test available to assess goodness-of-fit (GOF) of the general model when combining live telemetry locations and dead recoveries, we performed GOF tests separately on recaptures and recoveries (Duriez *et al.* 2009).

For dead recoveries, GOF tests indicated that recoveries is higher in the first occasion after release than later (M.ITEC test: $\chi^2 = 241.5$, df = 66, $P < 0.001$) and detect no excess of recoveries concentrated in some later occasions (M.LTEC test: $\chi^2 = 77.2$, df = 86, P = 0.7).For live recaptures, the GOF test was highly significant ($\chi^2 = 6458$, df = 168, $P < 0.001$), primarily due to a positive trap-dependence effect on live recaptures (i.e. higher capture probability at j+1 when individuals are captured at occasion j; $P < 0.001$) that was accounted for following Pradel & Sanz-Aguilar (2011).

We calculated an approximate over-dispersion coefficient using tests M.ITEC and M.LTEC based on recoveries ($\Sigma\chi^2$ / Σdf = 318.7 / 154 = 2.07 = $\hat{c}$) for model selection. Therefore, we considered a modified version of the standard Cormack-Jolly-Seber model incorporating trap-dependence effect to account for this lack of fit (Pradel & Sanz-Aguilar, 2011). We considered 4 states: alive individuals captured at t-1 $[\mathrm{AC}]$ or not captured at t-1 $[\overline{\mathrm{AC}}]$, just dead $[\mathrm{JD}]$ or dead $[\mathrm{D}]$ and 3 events to code for the observed fate of an individual at each occasion (event 0: not observed, event 1: observed as alive individual, event 2: observed as dead individual). The tracking data used for this analysis represent a particular (i.e. continuous) situation violating the general assumptions of a short period in which individuals are recaptured required by capture-recapture models (Lebreton *et al.* 1992). However, this assumption can be violated without biasing survival if recapture rate is >0.2 (O'Brien *et al.* 2005). We defined an occasion as a time step of three months, but as only one event can be coded per occasion, the situation was problematic when two different events occurred within a single occasion (e.g. recaptured then recovered dead at t). Thus, in that case, we postpone the recovery to the next occasion (t+1) to take into account that the individual was known to have survived from t-1 to t. To illustrate this, if a male is released at the first occasion, missed at the second, recaptured at the third occasion and found dead in the same occasion, the history would be coded '1012'.

First, the initial state probability matrix reported the probability of being in a given state when first encounter. In our case, individuals are alive when released.

$$\begin{matrix} \textit{States} & \begin{matrix} \text{AC} & \overline{\text{AC}} & \text{D} \end{matrix} \\ \begin{bmatrix} \mathbf{1} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \end{bmatrix} & \end{matrix}$$

The transition matrix estimated individual (ϕ_t) survival. By convention, 'from states' are in columns and 'to states' are in rows.

$$\begin{bmatrix} & \mathbf{AC} & \overline{\mathbf{AC}} & \mathbf{JD} & \mathbf{D} \\ \mathbf{AC} & \boldsymbol{\Phi} & \mathbf{0} & \mathbf{1}-\boldsymbol{\Phi} & \mathbf{0} \\ \overline{\mathbf{AC}} & \mathbf{0} & \boldsymbol{\Phi} & \mathbf{1}-\boldsymbol{\Phi} & \mathbf{0} \\ \mathbf{JD} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{1} \\ \mathbf{D} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{1} \end{bmatrix}$$

The transition matrix estimated detection probabilities, we considered two detection probabilities at time t 'P*' and 'P' depending on whether an individual was previously captured or not at the previous occasion t-1.

$$\begin{bmatrix} & \mathbf{AC} & \overline{\mathbf{AC}} & \mathbf{JD} & \mathbf{D} \\ \mathbf{AC} & \mathbf{p}^* & \mathbf{1}-\mathbf{p}^* & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \overline{\mathbf{AC}} & \mathbf{p} & \mathbf{1}-\mathbf{p} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{JD} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{1} & \mathbf{0} \\ \mathbf{D} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{1} \end{bmatrix}$$

Finally, the matrix of event probabilities reported the encounter probabilities.

$$\begin{bmatrix} & 0 & 1 & 2 \\ \text{AC} & 0 & 1 & 0 \\ \overline{\text{AC}} & 1 & 0 & 0 \\ \text{JD} & 1-\text{r} & 0 & \text{r} \\ \text{D} & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Event matrix described: r : recovery rate of dead individuals.

References

Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R.. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography*, 32, 1071–1074. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x

Duriez, O., Sæther, S.A., Ens, B.J., Choquet, R., Pradel, R., Lambeck, R.H.D. & Klaassen, M. (2009) Estimating survival and movements using both live and dead recoveries: a case study of oystercatchers confronted with habitat change. *Journal of Applied Ecology*, 46, 144-153. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01592.x

Lebreton, J.-D., Burhnam, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67-118. doi:10.2307/2937171

O'Brien, S., Robert, B. & Tiandry, H. (2005) Consequences of violating the recapture duration assumption of mark-recapture models: a test using simulated and empirical data from an endangered tortoise population. *Journal of applied Ecology*, 42, 1096-1104. doi: 10.1111/j.1365-2664.2005.01084.x

Pradel, R. (2005) Multievent: an extension of multistate capture recapture models to uncertain states. *Biometrics*, 61, 442–447. 10.1111/j.1541-0420.2005.00318.x

Pradel, R & Sanz-Aguilar, A. (2012) Modeling Trap-Awareness and Related Phenomena in Capture-Recapture Studies. *PLoS ONE*, 7(3), e32666.

Appendix 5 – Survival analysis: groups

We created four balanced groups of individuals (following interquartile range) according to predicted values of habitat suitability in release site.

Table A5: Size of groups of released Houbara based on habitat suitability of release sites (HS release site)

interquartile	group name	HS release site	group size			
			total	male	female	sex ratio
0.75 - 1	Q4	0.8881 to 0.9028	269	139	130	1.07
0.5 - 0.75	Q3	0.8589 to 0.8881	214	108	106	1.02
0.25 - 0.5	Q2	0.8398 to 0.8589	236	126	110	1.15
0 - 0.25	Q1	0.6649 to 0.8398	238	117	121	0.97
		total:	957	490	467	1.05

Appendix 6 – Survival analysis: model selection

Table A6: Model selection for long-term survival probabilities $[S_{longT}]$ with recovery and detection probabilities $[P^{*}_{+t} + P_{+t} + R_{longT}]$. See Hardouin *et al.* (2014) for the detailed model selection on detection, recovery, and short-term survival.

Model N°	Long-term survival	Np	Deviance	QAICc	ΔQAICc$_i$	w$_i$
S1	$\mathbf{S_{longT.g(1,2\ 4\ 5,3)+t}}$	**35**	**6432.7**	**3178.1**	**0**	**0.49**
S2	$S_{longT.g(1,2\ 4,3,5)+t}$	36	6431.4	3179.5	1.4	0.24
S3	$S_{longT.g(1,2\ 5,3\ 4)+t}$	36	6432.7	3180.2	2.1	0.17
S4	$S_{longT.g+t}$	37	6431.0	3181.4	3.3	0.09
S5	$S_{longT.g(1,2\ 3\ 4\ 5)+t}$	34	6472.9	3195.5	17.4	0
S6	$S_{longT.g(1,2\ 3\ 5,4)+t}$	35	6472.3	3197.3	19.2	0
S7	$S_{longT.g(1\ 2\ 3\ 4,5)+t}$	34	6487.5	3202.6	24.5	0
S8	$S_{longT.g}$	29	6516.9	3206.6	28.5	0
S9	$S_{longT.hs(Q1,Q2,Q3,Q4)+t}$	34	6533.7	3224.9	46.8	0
S10	$S_{longT.t}$	32	6550.8	3229.1	51	0
S11	$S_{longT.g.t}$	76	6387.4	3240.3	62.2	0

We show here a limited number of relevant models for clarity, ranked by increasing value of QAICc (with ĉ = 2.07), with the best model in bold.

Model deviances, number of estimable parameters (Np), QAICc, $\Delta QAICc_i$ values and QAIC weights (w_i) are given.

Notation:

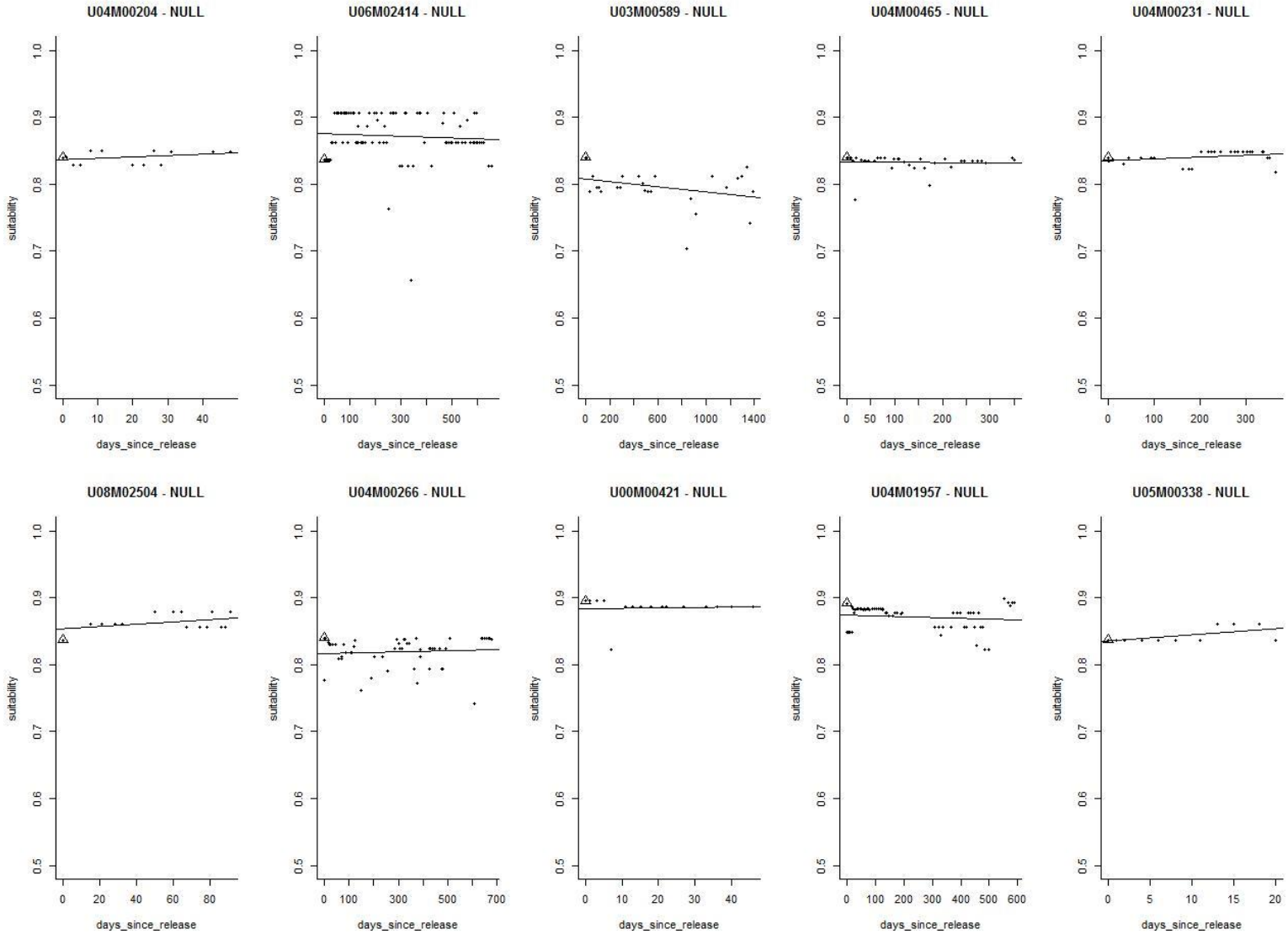
t	time-dependent on a yearly basis.
longT	long-term time-classe

hs groups of individuals according to the habitat suitability of release site following interquartile range, respectively hs(Q1,Q2,Q3,Q4)

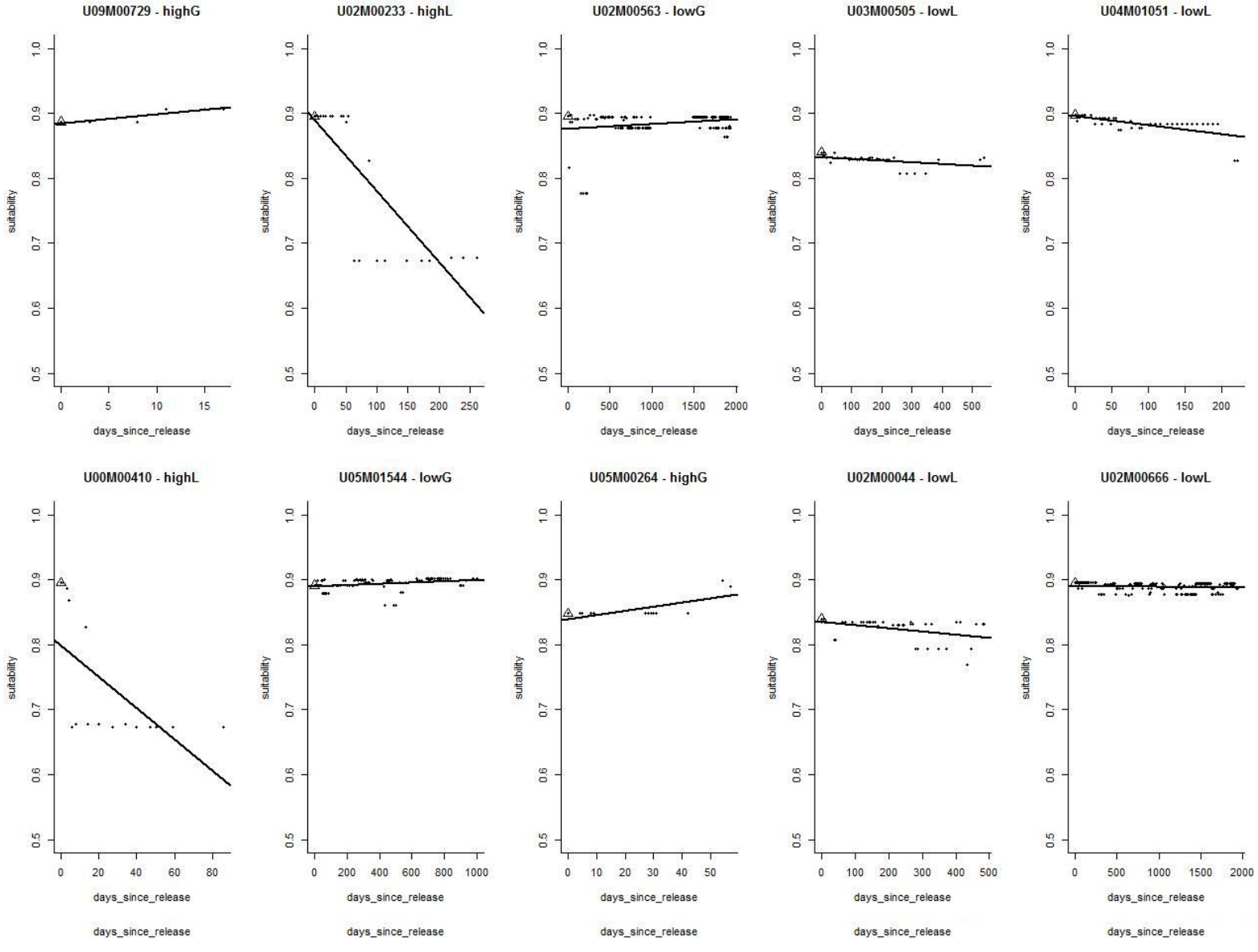
g groups of individuals according to the gain or loss of habitat suitability along movement (HighL, LowL, LowG, HighG, Null), respectively g(1,2,3,4,5)

‘ ’	lumped groups
,	distinct groups
.	interaction effect
+	additive effect

Appendix 7 – Examples of linear regression (P > 0.05) between habitat suitability and time for ten randomly sampled individuals



Appendix 8 – Examples of linear regression (P < 0.05) between habitat suitability and time for ten randomly sampled individuals



Appendix 9 – Comparisons linear *versus* curvilinear regressions between habitat suitability and time

Table A7: Comparisons of results from linear regressions and curvilinear (quadratic and cubic) regressions between habitat suitability and time

CURVILINEAR / LINEAR			quadratic regression				cubic regression			
			number of individuals		percentage of individuals		number of individuals		percentage of individuals	
			P < 0.05	NS	P < 0.05	NS	P < 0.05	NS	P < 0.05	NS
linear regression	P < 0.05	(N = 308)	129	179	41.9	58.1	133	175	43.2	56.8
	NS	(N = 463)	128	335	27.6	72.4	106	357	22.9	77.1
			257	514			239	532		

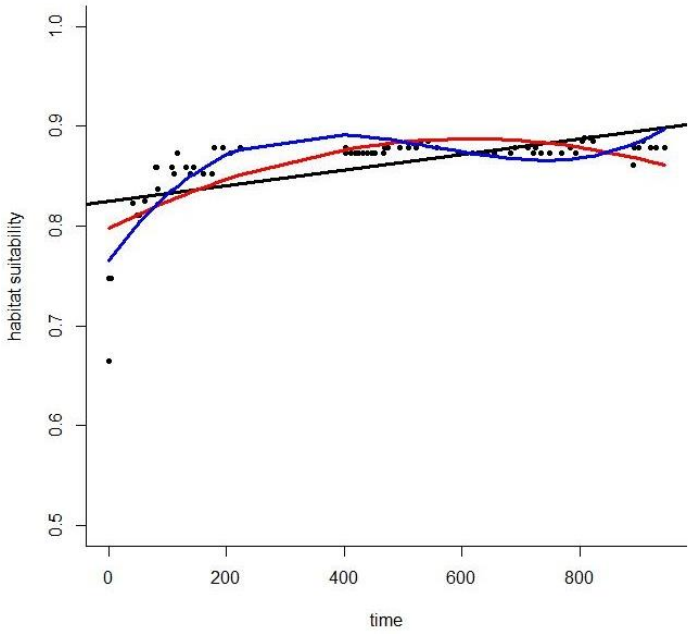


Figure A1: Linear (P < 0.05; in black), quadratic (P < 0.05; in red) and cubic (P < 0.05; in blue) regressions between habitat suitability and time from release for the individual U05M01150.

Table A8: Number and percentage of individuals with convex (upwards) and concave (downwards) curves within the significant quadratic regressions between habitat suitability and time

CURVILINEAR / LINEAR			quadratic regression - p < 0.05			
			number of individuals		percentage of individuals	
			upwards	downwards	upwards	downwards
linear regression	P < 0.05	(N = 129)	57	72	44.2	55.8
	NS	(N = 128)	83	45	64.8	35.2
			140	117		

Appendix 10 – Survival analysis: individual covariates

Table A9: Tests of the effect of the daily movement rate [cov_{MR}] and the habitat suitability of release site [cov_{HSR}] from the best model [$S_{longT.g(1,2\ 4\ 5,3)+t}$].

Model	Best model or - Difference from the best model	Np	Deviance	QAICc
$S_{longT.g(1,2\ 4\ 5,3)+t}$	Best Model	35	6432.7	3178.1
$S_{longT.g(1,2\ 4\ 5,3).cov_{MR}+t}$	- Effect of the daily movement rate on survival assessed separately for each remaining group	38	6425.6	3180.8
$S_{longT.g(1,2\ 4\ 5,3).cov_{HSR}+t}$	- Effect of the release habitat suitability on survival assessed separately for each remaining group	38	6431.7	3183.8

Model deviances, number of estimable parameters (Np), QAICc values and biological interpretations are given.

Notation:

t	time-dependent on a yearly basis.
longT	long-term time-classe
cov_{MR}	daily movement rates as individual covariate
cov_{HSR}	daily movement rates as individual covariate

g groups of individuals according to the gain or loss of habitat suitability along movement (HighL, LowL, LowG, HighG, Null), respectively g(1,2,3,4,5)

‘ ’	lump groups
,	distinct groups
.	interaction effect
+	additive effect

Discussion du chapitre 1

Les processus écologiques impliqués dans la relation espèce-environnement sont complexes. Les modèles de niche, basés sur une approche corrélative, n'intègrent pas de manière explicite les processus écologiques et démographiques qui peuvent contraindre les réponses aux facteurs environnementaux à l'échelle de la population. Ils ont donc des limites inhérentes pour prédire précisément la réponse des espèces à la qualité de l'habitat (Pearson and Dawson, 2003). Dans ce contexte, on ne peut s'attendre à une forte corrélation entre la qualité de l'habitat expérimentée par les individus, telle que prédite par les modèles, et la survie des individus. Cependant, notre étude a montré qu'une telle relation existe entre les changements dans la qualité de l'habitat et la survie des outardes. Les résultats présentés dans ce premier chapitre apportent un support substantiel à la pertinence des modèles de niche pour évaluer la qualité de l'habitat. Dans le chapitre suivant, nous étudierons plus en avant les implications de ces résultats pour l'utilisation des modèles de niche à des fins de conservation dans le cadre du renforcement des populations d'Outardes Houbara (**Manuscrits 2 et 3**).

S'il existe une relation positive entre la qualité de l'habitat expérimentée par les individus lâchés et leur survie, il est inattendu de constater que les individus qui gagnent le plus en qualité d'habitat durant leurs mouvements ont des probabilités de survie intermédiaires. Il est possible que le bénéfice direct, associé à la dispersion vers des habitats les plus favorables, puisse être masqué par des facteurs qui interagissent avec la survie des individus, comme par exemple les effets de densité-dépendance. Nous supposons ici que le manque à gagner en termes de probabilité de survie peut être expliqué, du moins en partie, par la compétition intra-spécifique dans les sites de meilleure qualité où on s'attend à ce que les outardes sauvages et lâchées soient les plus nombreuses. Les données de notre étude ne nous ont pas permis de tester l'effet de la densité. Bien que des comptages standardisés aient été effectués sur la zone d'étude de l'ECWP, ceux-ci ont été réalisés dans des zones localisées et restreintes par rapport à la zone couverte par nos présents travaux (50 169 km²) et ne peuvent pas être extrapolés à l'ensemble de la zone d'observations.

Enfin, dans cette étude, nous n'avons pas trouvé de lien entre la survie et la qualité de l'habitat du site de lâcher, c'est-à-dire la valeur de qualité d'habitat associée au pixel de 4,5km par 4,5km dans lequel l'individu a été lâché. Dans cette étude, les sites de lâchers

sélectionnés par les écologues de l'ECWP indépendamment des prédictions des modèles de niche, sont tous situés dans des zones prédites comme très favorables par les modèles. La faible variance dans la qualité de l'habitat des sites de lâchers résultant de cette sélection ne nous permet peut-être pas de détecter de lien avec la survie. Afin de mieux tester la relation entre la qualité de l'habitat de lâcher et la survie, nous avons répété l'expérience de lâchers sur un plus large gradient de qualité d'habitat prédit par les modèles (**Manuscrit 2**). Les résultats de cette seconde étude sont présentés dans le chapitre suivant.

Chapitre 2 : Estimer l'apport des modèles de niche dans les actions de translocations

Contexte général

La qualité de l'habitat est un paramètre clé du succès de translocation (IUCN/SSC, 2013; Seddon, 2013; Wolf et al., 1998). Si cette notion paraît intuitive et est bien admise depuis les premières translocations d'espèces, sa quantification au sein des programmes fait défaut (Seddon, 2013). Les tests empiriques sur l'effet de la qualité ou du type d'habitat sur le succès de translocation nécessitent un suivi adéquat des individus lâchés ce qui est rare. A ce jour, les rares études ayant formellement testé la relation entre la survie des individus lâchés et la qualité de la zone de lâcher ont mesuré cette dernière à partir de connaissances d'experts sur le type ou la qualité d'habitat de l'espèce candidate à la réintroduction (Moorhouse et al., 2009; White et al., 2012). Ici nous proposons de quantifier la qualité de la zone de lâcher sur la base de l'information fournie par les modèles de niche sur les préférences écologiques de l'espèce (niche réalisée) à l'échelle de l'ensemble de son aire de répartition (**Manuscrit 2**). L'utilisation des prédictions des modèles de niche pour sélectionner les sites de lâcher se fait en complément du dire d'expert, parmi des habitats considérés comme accessibles et non délétères pour l'Outarde houbara (Figure 17).

Dans les dernières lignes directrices de l'UICN relatives aux translocations (IUCN/SSC, 2013) l'accent est mis sur l'importance du suivi à long terme des populations réintroduites pour prendre en compte l'ensemble de la dynamique de la population transloquée : établissement, croissance et régulation (Seddon, 2013). Les connaissances acquises lors du suivi de la translocation peuvent permettre d'adapter les pratiques afin d'augmenter le succès de ces programmes de conservation. Cet apprentissage actif peut être très important pour adapter la méthode de lâcher ou de gestion des populations transloquées (voir par exemple Armstrong et al. 2007) mais également dans la sélection du site de lâcher. Par exemple, des recherches menées sur la dispersion et les préférences écologiques des Gypaètes barbus (*Gypaetus barbatus*) réintroduits dans quatre sites différents ont montré que l'espèce s'établissait préférentiellement dans les massifs calcaires, information qui peut alors être réutilisée pour concentrer l'effort des futurs

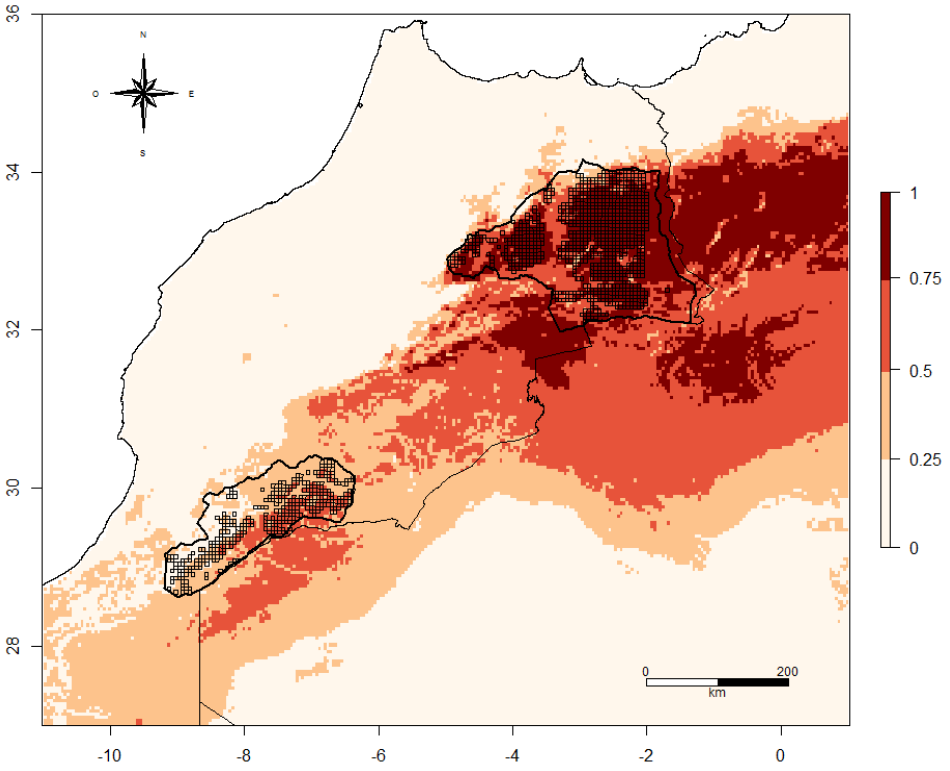


Figure 17: Les carrés correspondent aux habitats identifiés comme favorables à l'Outarde houbara par les experts de l'ECWP dans leur zone d'intervention au Maroc. Le modèle de niche (probabilités de présence, ici visualisées en 4 classes) apporte une information complémentaire sur les préférences de l'espèce à l'échelle de l'ensemble de sa distribution.

lâchers (Hirzel et al., 2004). Un suivi à long-terme suivant la réintroduction de deux espèces de papillons (*Maculinea teleius* et *M. nausithous*) a aussi permis d'identifier l'importance respective de la qualité de l'habitat et de la structuration spatiale du site de lâcher sur le succès d'établissement après translocation (van Langevelde and Wynhoff, 2009). Ces suivis à long-terme de populations transloquées permettent ainsi une validation *a posteriori* et un processus d'apprentissage par la gestion (*adaptive management*, en anglais) éventuelle pour la sélection des sites de lâchers.

Si les prédictions des modèles de niche sont amenées à être intégrées dans le processus de sélection des sites de lâchers, la méthode doit pouvoir être évaluée de la même manière. Il s'agit alors de vérifier si les individus lâchés utilisent la même niche écologique que les populations sauvages. C'est ce que nous avons testé dans le cadre du renforcement de l'Outarde houbara au Maroc en mesurant le chevauchement entre les niches écologiques

modélisées pour les individus lâchés nés en captivité et pour les individus nés dans la nature (**Manuscrit 3**).

Dans cette partie, nous avons testé de manière empirique l’intérêt des modèles de niche comme outil d’aide à la décision dans les programmes de translocations. Pour ce faire, nous avons cherché à répondre à deux questions :

- Est-ce que les individus survivent mieux quand ils sont lâchés dans des sites prédits comme plus favorables ?
- Est-ce que les individus lâchés utilisent la même niche écologique que les individus sauvages ?

Est-ce que les individus survivent mieux quand ils sont lâchés dans des sites prédits comme plus favorables ?

Hypothèses & Prédictions

La survie immédiate, consécutive au lâcher, est souvent caractérisée par une forte mortalité. Les raisons sont multiples : stress associé au transport et aux méthodes de lâcher mais aussi à l'arrivée dans un nouvel habitat (immunologie, alimentation), naïveté des animaux face au danger (prédateurs, lignes à haute tension, braconniers, etc.). La qualité d'habitat du site de lâcher peut ainsi avoir un effet direct sur la survie à court terme (disponibilité des ressources alimentaires par exemple). A plus long terme, on s'attend à ce que la dispersion des individus vers de meilleurs habitats se reflète dans la survie des individus.

Méthodes

Deux lâchers expérimentaux ont été réalisés, respectivement en automne 2012 et automne 2013, le long du gradient de qualité de niche prédit par les modèles de niche. Au total, 180 outardes ont été équipées d'émetteurs satellites afin d'étudier leurs mouvements et leur survie.

Nous avons étudié la survie des individus lâchés avec des modèles de Capture-Marquage-Recapture multi-états sous inférence bayésienne. Nous avons testé l'effet de la qualité du site de lâcher ainsi que celle des habitats expérimentés au cours des mouvements sur la survie associée. Le gradient de qualité de niche a été discrétisé en quatre catégories (A: 0.75 – 1; B: 0.5 – 0.75; C: 0.25 – 0. 5 et D: 0 – 0.25) pour estimer les probabilités de survie dans chaque catégorie ainsi que les probabilités de transition entre catégories. Ces dernières ont été comparées aux probabilités de transition entre les catégories de niche attendues sous hypothèse de dispersion aléatoire, permettant de savoir si les individus gagnent ou perdent davantage en qualité de niche au cours de leur mouvement que ce qui serait attendu si les mouvements se faisaient au hasard. Enfin la capacité d'exploration de l'habitat par les individus a été estimée par la distance quotidienne parcourue.

Résultats

Nous n'avons trouvé aucun effet de la qualité de la niche du site de lâcher sur la survie ni d'effet de la qualité de la niche expérimentée par les individus au cours de leurs

mouvements sur la survie consécutive. Les mêmes résultats sont trouvés quand la qualité de la niche est considérée comme une variable catégorielle : les différences de survie entre les catégories d'habitats ne sont pas significatives.

Cependant nous avons mis en évidence des différences significatives dans la survie et le comportement de dispersion des individus entre les deux grandes zones d'étude : Tata au Sud du Maroc et l'Oriental à l'Est. Les individus lâchés dans la zone de Tata, qui est caractérisée par une qualité de niche globalement plus faible, ont une survie plus faible. Ces individus ont aussi une plus forte propension à explorer leur habitat, mais leurs mouvements au sein du gradient de qualité de niche sont similaires à ceux attendus sous dispersion aléatoire. Le comportement des individus lâchés ne traduit pas de sélection des habitats plus favorables ou au contraire d'évitement des habitats moins favorables (Figure 18), alors que sur la zone de l'Oriental, les oiseaux lâchés montrent des mouvements orientés vers les zones de qualité de niche plus élevée que les sites de lâcher, et une survie globalement plus élevée.

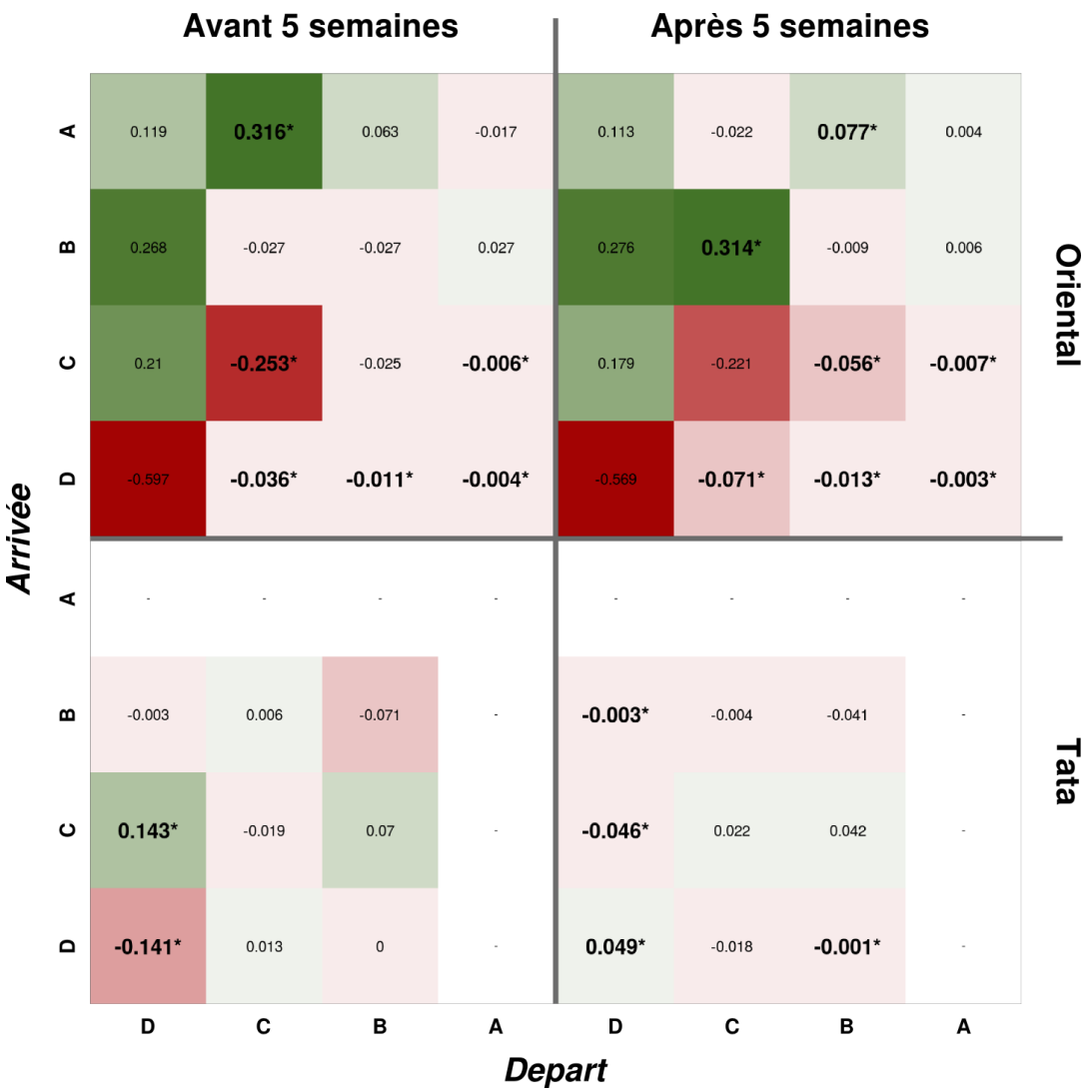


Figure 18: Différences entre la probabilité de transition moyenne observée entre chaque catégorie d'habitat et la valeur attendue par chance sous hypothèse d'une dispersion aléatoire depuis le site de lâcher. Les probabilités de transition ont été estimées pour chaque site d'études (Tata et Oriental) à court et long terme. Le gradient de qualité d'habitat a été divisé en quatre catégories: A: 0.75 – 1; B: 0.5 – 0.75; C: 0.25 – 0. 5 and D: 0 – 0.25. Notons que la catégorie d'habitat optimale (A) n'existe pas dans la zone de Tata. Le gradient de vert indique des probabilités de transition observées plus fortes qu'attendue par chance, et le gradient de rouge des probabilités plus faibles qu'attendues par chance. Les valeurs simulées qui tombent hors de l'intervalle à 95% autour de la moyenne de la probabilité de transition observée sont indiquées en gras avec un astérisque.

Article 2:
An experimental release of houbaras along a niche suitability gradient: link with survival and movement

Anne-Christine Monnet, Stéphane Chantepie, Romain Lorrillière, Loïc Hardouin, Alexandre Robert, Yves Hingrat, Frédéric Jiguet

Article en préparation

An experimental release of houbaras along a niche suitability gradient: link with survival and movement

Anne-Christine Monnet[1,2]

Stéphane Chantepie[1]

Romain Lorrillière[1]

Loïc Hardouin[1,2]

Alexandre Robert[1]

Yves Hingrat[2,3]

Frédéric Jiguet[1]

[1] UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

[2] Emirates Center for Wildlife Propagation, PO Box 47, 33250 Missour, Morocco.

[3] RENECO Wildlife Consultants LLC, PO Box 61741, Abu Dhabi, U.A.E.

Abstract

Habitat quality is considered as a key parameter of the success of conservation translocations, but its relationships with demographic and behavioural processes have rarely been quantified explicitly. Here we propose to use the information provided by Species Distribution Models on the ecological requirements of a species at a wide scale to i) measure the habitat suitability of several release sites and ii) empirically test its relationship between survival and movement patterns in a reinforced population of North African Bustard in Morocco. We performed an experimental release of 180 captive-bred individuals onto two wide study areas (i.e. South and East Morocco). Released sites were sampled in each of these study areas along the whole gradient of habitat suitability as predicted from the modelling of species ecological niche. We found no effect of the habitat suitability of the release site on survival and no effect of the habitat suitability experienced by individuals along movement on their immediate subsequent survival. Nonetheless, we found significant differences in overall survival probabilities and in movement behaviour (with respect to habitat suitability) between the two wide release areas. Overall, our results highlight the importance of the availability of suitable habitat of the release area at a wide spatial scale in species with high movement rates and active movement patterns.

Introduction

Because of their increasing facility of access and use on computing platforms, Species Distribution Models (SDM) have become largely used to predict species distribution by linking species occurrence to predictive environmental variables (Guisan and Thuiller, 2005). While environmental changes and their consequences on species range are now global, this methodological framework provided new insights for long-term restoration of biodiversity at the scale of the whole species range. In translocation programs, SDM are increasingly used to assess ecological requirements of species or habitat suitability of release sites. Although habitat suitability is assessed prior to the release events (Olsson and Rogers, 2009; Pearce and Lindenmayer, 1998; Schadt and Revilla, 2002), to our knowledge, we still have no feedback on the benefit of using the predictions from niche modelling in translocation programs.

Habitat quality was early identified as a key parameter for the success of conservation translocations (Wolf et al., 1998), where living organisms are intentionally moved for conservation purposes (IUCN/SSC, 2013). While this is an intuitive notion commonly accepted as a critical step in translocation programs, few studies have quantified the effect of habitat suitability on translocation success (Ewen and Armstrong, 2007; Seddon, 2013). Until now, studies that linked the habitat suitability of release sites to survival in translocation programs estimated the habitat suitability from expert knowledge about the type or the quality of the potentially suitable release habitat (Bennett et al., 2012; Moorhouse et al., 2009; White et al., 2012). In this study, we propose to use the information provided by SDM on the ecological requirements of a species at a wide scale, in addition to the selection of suitable habitats by experts.

We performed an experimental release of 180 captive-born individuals of a bird species into the wild to evaluate the relationship between the habitat suitability predicted by SDM and the survival and movement probabilities of released. This experiment was done in the context of the reinforcement of the North African Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*, hereafter “Houbara”). This approach responds to a call for a better integration of empirical tests in translocation programs (Sarrazin and Barbault, 1996), in particular to test the effect

of habitat quality which has been largely neglected until now (Ewen and Armstrong, 2007).

In translocation programs, high mortality is regularly observed right after release (Sarrazin et al., 1994; Tavecchia et al., 2009). This can be explained by the higher sensitivity of translocated individuals to predation, environmental stochasticity (Blomberg et al., 2013; Hardouin et al., 2014), by the stress induced by the release or by the absence of experience in the novel environment (e.g., in terms of parasites and diseases, availability and type of resource; Dickens et al., 2010). Therefore, we can expect that variation in the suitability of the release site can also have a direct effect on survival, in particular during the early post-release phase. Individuals that survived to the release phase are then expected to search for optimal habitat during subsequent movement, to settle within an optimal habitat (Bowler and Benton, 2005). We thus tested for (i) the effect of the habitat suitability of the release site on short and long term post-release survival, and (ii) the relationship between the habitat suitability experienced during post-release movement and immediate subsequent survival.

Because low habitat suitability is likely to increase emigration events and the number of exploratory movements (Bowler and Benton, 2005), a pattern observed in reintroduced butterfly individuals (Kuussaari et al., 2014), it is reasonable to expect an effect of the habitat suitability of the release site on the mobility of released individuals. (iii) We tested this hypothesis by linking the habitat suitability of the release site with the amount of movement and estimated the cost of habitat exploration on survival. (iv) We also tested whether individuals settled in more suitable habitat than their release site.

Materiel and Methods

Study areas

In 1995, a restoration program was initiated by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) to reinforce wild populations of Houbara Bustard in North Africa (Lacroix, 2003) with captive-bred individuals. From 1998 to 2013, 9 025 and 64 850 captive-bred individuals were released in two study area respectively, in South Morocco (Tata, 25 590 km²) and in East Morocco (Oriental, 50 169 km²; Figure 1). These two areas are protected from poaching, while hunting is restricted to areas covering respectively 12 591 km² and 18 004 km² (Figure 1).

Niche modelling

As a measure of habitat suitability, we used the probabilities of presence obtained from a distribution model of Houbara Bustard previously published in Monnet *et al.* (in press) at a 2.5 arc-minutes (about 4.5km × 4.5km) resolution. Seven modelling techniques were performed using BIOMOD computer platform to statistically link



Figure 1: Study areas in Morocco: *Tata* in South Morocco and *Oriental* in the East Morocco. Areas in blue are no hunting areas

presence data (from current and historic distribution of Houbara) and eleven predictive environmental variables: three bioclimatic variables (Hijmans et al., 2005), a mean estimate of the slope from the standard deviation of elevations in a 250 m grid (Jarvis et al., 2008), mean annual soil water stress (Trabucco and Zomer, 2010), and percentage covered by seven land cover variables (Mayaux et al., 2004; see details in Supporting Information S1). An ensemble-model has been retained by averaging the predictions of models and the evaluation by the average area under the curve (AUC) criteria showed a high predictive performance (mean = 0.90 ± 0.01, range [0.88-0.93]). Details about the methods of niche modelling are provided in Monnet *et al.* (in press) and are summarized in Supporting Information S1.

Sampling design

We selected 45 release sites (1) in areas protected from poaching by ECWP, and (2) in areas identified as non-deleterious to houbaras by ECWP experts, and (3) distributed along the gradient of habitat suitability as predicted by niche modelling (Figure 2 and Figure 3). We performed releases of 4 tagged individuals (supposedly 2 males and 2 females from biometry) equipped with satellite transmitters at each one of the 45 release sites in Tata and Oriental in fall 2012 (N = 18, release dates: 31st October to 12th December 2012) and fall 2013 (N = 27, release dates: 15th October to 21st November 2013), i.e., 180 birds individually monitored (Table 1). Five release sites were sampled in each 0.1 interval of the gradient of habitat suitability (from 0.1 to 1) to cover the whole gradient of habitat suitability (Figure 2). Because this experiment takes part in the reinforcement program of Houbara population, each group of 4 tagged individuals were released within a group of 12 to 18 individuals.

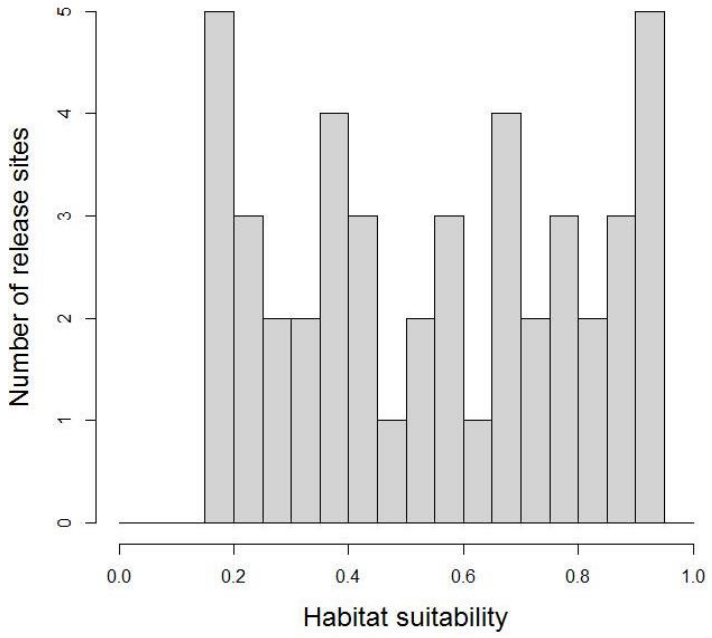


Figure 2: Sampling design – five release sites were sampled in each 0.1 interval of the gradient of habitat suitability (from 0.1 to 1) resulting in 45 release sites to cover the whole gradient of habitat suitability (from 0.15 to 0.95).

Table 1: Number of released individuals (male and female) equipped with satellite-transmitter by area (Tata or Oriental) and by year (2012 and 2013)

		number of released birds			
year	**area**	**female**	**male**	**total**	**by year**
2012	Oriental	6	6	12	72
	Tata	30	30	60	
2013	Oriental	36	40	76	108
	Tata	17	15	32	
	total	89	91	180	

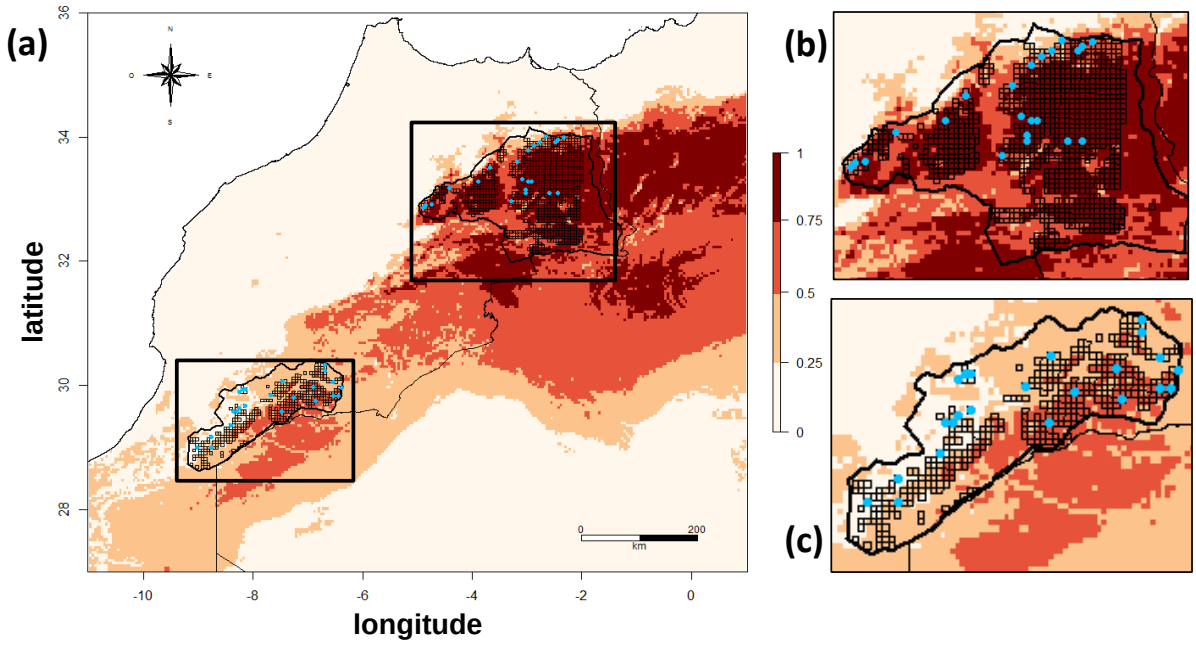


Figure 3: (a) Study area with predictions from niche modelling (niche suitability ranging from 0 to 1 and divided in four classes). Open squares are sites identified as suitable release habitats for Houbara by experts of ECWP. Blue circles are the 45 release sites. Details about (b) study area in East Morocco (*Oriental*) and (c) study area in South Morocco (*Tata*).

Monitoring of released individuals

Captive-born houbaras were released at an average age of 194 ± 12 days, weighting 1604 ± 187 g for males (mean ± SD) and 1197 ± 106 g for females. A detailed description of the captive-breeding program can be found in Lesobre et al. (2009), Chargé et al. (2010, 2014) and in Supplementary Information S2. Before release, each individual was blood-sampled (for molecular sexing) and tagged with a subcutaneous electronic micro-chip (see Supporting Information S2). Satellite-transmitters were backpack solar-powered transmitters (30g Solar GPS-PTT, Microwave Telemetry Inc., Maryland, USA). Transmitters were programmed to record coordinates every 2 hours during daylight and to download the data every 24h. Data were first filtered by precision: we retained GPS locations and ARGOS locations (CLS, Toulouse, France) of class 2 and 3 (i.e., estimated error < 500m in an environmental grid of approximately 4500 ×4500m; 5.53 ± 1.98 locations per day) and we retained: only the first location per day for each individual. Bird coordinates were regularly mapped using a Geographic Information System (GIS) framework to monitor individuals' movements and determine their fate. When no movement was observed for an individual)), fieldworkers then visited its last recorded location to

check for the reason of these stationary locations: possible death, lost transmitter or high site fidelity (e.g. nest of a female). If the transmitter and/or a dead bird were found, they estimated the date (precision < 3 days or indeterminate) and the cause of death (predation, poaching or indeterminate). If nothing was found the bird was considered as lost from its last location. We fixed the end of the study to the 18th of June 2014 for the survival analysis (i.e., 595 days from the first release in 2012 and 209 days from the last release in 2013). Movement analyses were performed only during the minimal duration of monitoring for all individuals (209 days).

Linking the habitat suitability with exploratory behaviour

We estimated a mean daily movement rate by calculating the daily distance from each pair of daily consecutive locations (N = 9232, 98.8% of locations). We then tested the relationship between the habitat suitability of the release site and the mean daily movement rate in each study area (Tata or Oriental) using linear mixed-effects models including a random effect of release sites, using the *nlme* package in R v3.0.3 (Pinheiro et al., 2014; R Core Team, 2014).

Linking the habitat suitability with survival of experienced individuals

We considered as settled the individuals which have survived to the high immediate post-release mortality and were still alive and monitored 29 weeks after release (i.e., the monitoring time common to all individuals, Figure 4). We calculated their gain or loss in habitat suitability value as the difference between the habitat suitability at settlement (the average of habitat suitability of locations visited during the last 10 days of monitoring) and the habitat suitability of the release site.

Survival analyses

Using multi-state capture-mark-recaptures models (Brownie et al., 1993), we combined information from satellite locations of living individuals and recoveries of dead individuals to estimate survival, recapture, recovery rates as well as transition rates between discrete classes of habitat suitability for the 180 released individuals.

The high quality and time frequency of information collected by tags theoretically provides a perfect recapture rate (known-fate model (Williams et al., 2002). Nevertheless, some transmitters did not emit during a couple of days or weeks and prevented us to fix recapture rates to 1. As transmission failures were detected only on few birds and because we did not expect a particular pattern for these events (e.g. temporal or age-dependent pattern), we estimated a constant recapture rate for all models. We also used information from recoveries of dead birds, which was included in models by considering two states corresponding to birds alive and dead (Burnham, 1993). Since the protocol for the recovery of dead birds was unchanged during the period of the study, we considered a constant recovery rate for all models.

To estimate survival probabilities on a biologically meaningful time scale, we pooled daily data to obtain weekly intervals. The heterogeneity in survival probabilities were assessed by testing a limited number of grouping variables as the sex of birds ('sex'), the year of release ('year'), the site of release ('area') and the time from release ('age'). The variable age was set to distinguish short-term post-release survival (weekly intervals for birds released for less than five weeks) from long-term survival (subsequent weekly intervals from five weeks). The pivotal time for age classes was fixed at five weeks to account for the high short-term survival release cost (Hardouin et al., 2014; Tavecchia et al., 2009).

Three sets of models were performed to (i) assess the variables responsible for variation in survival probabilities, independently of habitat suitability (ii) test the relationship between habitat suitability at each location and survival and (iii) estimate the transition probabilities between discrete habitat suitability classes (see below).

In the first set of models, survival was assumed either constant or varied according to sex, year, area and age. In the second set of models, we started with the most parsimonious model describing survival variations from the first set of models and modelled these survival probabilities as linear functions of constant and time-varying individual covariates: we tested the relationship between survival and the habitat suitability of the release site (constant individual covariate), the daily movement rate (constant individual covariate) and the habitat suitability experienced along monitoring (time-varying individual covariate). Note that the few

missing values of habitat suitability experienced by individuals during monitoring were estimated using a Bayesian imputation approach (Bonner et al. 2010). Finally, for the third set of models, we added four five corresponding to the quartiles of habitat suitability: A: 0.75 – 1; B: 0.5 – 0.75; C: 0.25 – 0. 5 and D: 0 – 0.25 and a state of "recently dead" birds (this state allow for a terminal movement just before recovery; see Kery and Schaub (2011) for statistical details). For each bird, a state was assigned according to the last localization of the individual within the weekly interval. In all cases, when more than one variable (e.g., sex, year…) was tested for a given parameter, we tested models with full interaction between variables (*) and those with only additive effects between variables (+). Selection of the best model was based on the Deviance Information Criterion (DIC, Burnham & Anderson 2002) to reach the best compromise between parsimony and explanation power. For transition probabilities, between habitat suitability categories in the third set of models, we assumed started from the best model obtained from the first set of model and tested the effects of 'area' and 'age' either alone, in addition or in interaction and the best model was assessed through DIC comparison.

All CMR models were run under the Bayesian framework using JAGS (Plummer, 2003) and the *R2jags* package in R v3.0.3 (R Core Team, 2014; Su and Yajima, 2014).

Statistical analyses

To test whether individuals tend to gain or lose in habitat suitability along movement more than expected by chance, we compared the observed transition probabilities between classes of habitat suitability to the expected probabilities of a null model of random dispersal. We took into account the actual distribution of habitat suitability in the study sites and, in particular, the variability in spatial aggregation of habitat suitability around each release site. We performed an individual-based model (IBM) that generated, for each release site, weekly localizations for 1000 individuals assuming random movement. The weekly distances and total duration of monitoring were sampled in the distribution of observed data (see details in Supporting Information S3).

Results

Fate of released individuals

13% of the individuals released in 2013 (N = 14) and 15.3 % of the individuals released in 2012 (N = 11) were still alive at the end of the study (18th June 2014, after at least 79 weeks of monitoring for the 2012 releases and 29 weeks for the 2013 releases). 11.7% (N = 21) of birds were lost during monitoring (i.e., transmitter did not send information anymore and birds were not found in the field). A death date was precisely estimated for 90.4% (N = 122) of the 135 dead recoveries. The cause of death was identified in 40% of death recoveries: 41 birds died due to natural causes (e.g., predation) and 13 due to poaching. We excluded from survival analyses individuals with indefinite dates of death (N = 13) and death from anthropogenic cause (N = 13), and thereby retained 109 dead recoveries (61%). Figure 4 shows variation in percentage of living individuals monitored over time from release.

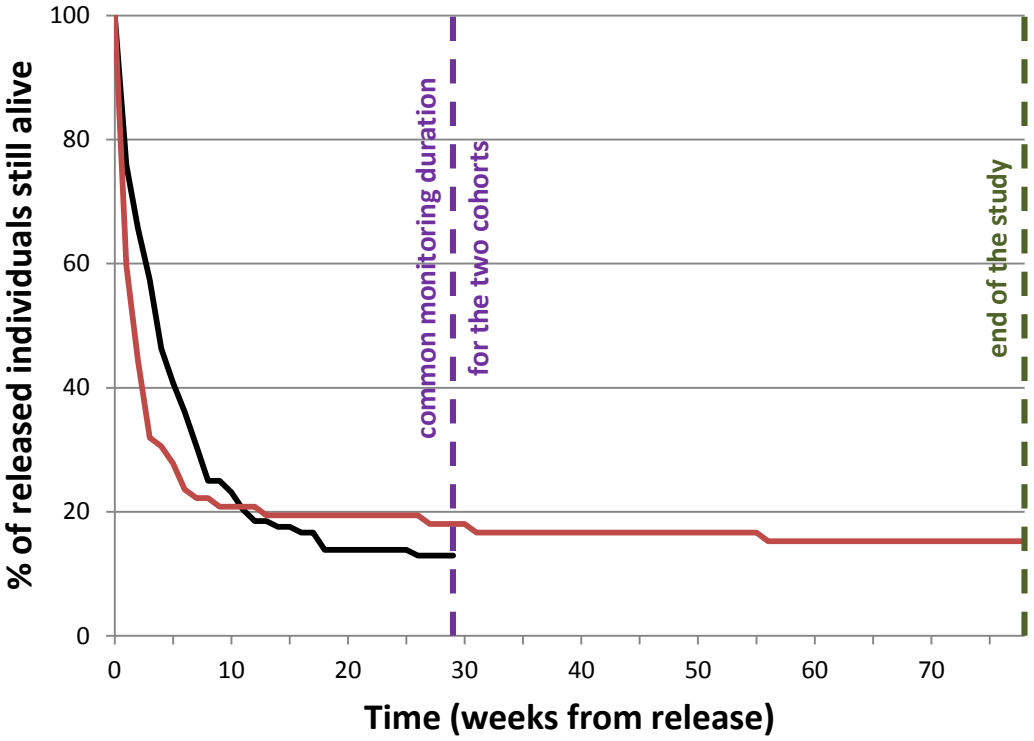


Figure 4: Percentage of individuals still monitored over time (in week) from release in 2012 (in red) and 2013 (in black). All individuals have been monitored at least 29 weeks (purple line) and to 78 weeks for individuals released in 2012 (green line).

The best model from the first step of model selection (S1 S [age × area]) highlighted the influence of the interaction between the study area (*area*, Tata or Oriental) and age-class (*a*, short or long term; Table 2).

Table 2 : Model selection on survival probabilities performed through DIC values and ranked by increasing order, with the best model (lowest DIC) in bold. For all models, recovery and detection probabilities are constant over time. We tested for the effects of sex, area (*area*, Tata or Oriental), release year (*year*, 2012 or 2013) and age classes (*age*, short- and long-term) on survival.

Rank	Model	DIC
S1	**age*area**	**6772.6**
S2	age*year	6772.9
S3	age*sex *area	6774.3
S4	(age*area)+sex	6775.4
S5	age+area+sex	6776
S6	age+area+year+sex	6778.1
S7	age +area+ year	6779
S8	age*area*year	6779.6
S9	(age*area)+year	6780
S10	age	6781.9
S11	(age*area)+year+sex	6784.1
S12	age*sex	6784.7
S13	age+area	6791.2
S14	constant	6882
S15	year	6887.2
S16	area	6895.4
S17	sex	6895.9
S18	sex*year	6904.1
S19	area*year	6913
S20	area*sex	6928.8

Habitat suitability and survival

Capture-Mark-Recapture models fitted with habitat suitability as individual covariate did not reveal any significant linear relation between the habitat suitability of the release site and subsequent survival probabilities (Table 3). Similarly, no relationship between the habitat suitability along an individual's movement path and its survival was found (Table 3). We found a significant positive relationship between the mean daily movement rate and survival in the Oriental area, at short-term (slope = 0.85 [0.22-1.5], mean [95% confidence interval]) and at long-term (slope = 1.32 [0.03-2.53]), but no such relationship in the Tata area.

Table 3: Estimate of the slope and 95% confidence interval (CI) of the linear relation between survival probabilities (by area: Tata or Oriental, and by age classes: short or long term) and the habitat suitability of release site (constant individual covariate), the habitat suitability along the individual movement path (time-varying individual covariate) and the mean daily movement rate (constant individual covariate). Coefficients are in bold where CIs do not include zero.

	area / age class	Tata	Oriental
habitat suitability of the release site	short	-0.04 [-0.50:0.40]	-0.33 [-0.83:0.17]
	long	-0.42[-1.06:0.28]	0.12 [-0.66:0.79]
habitat suitability along individual movement path	short	0.16 [-1.71:2.09]	-1.79 [-4.02:0.50]
	long	-0.80 [-3.69:2.21]	1.46 [-3.34:5.54]
mean daily movement rate	short	-0.29 [-0.55:0.01]	**0.85 [0.22:1.50]**
	long	-0.21 [-1.11:0.70]	**1.32 [0.03:2.53]**

Similar results were provided by models that considered for habitat suitability (HS) as a categorical variable. The best model (T1 S [(age × HS) + area]) selected through DIC comparison assumed different survival probabilities between age classes (*age*, short-term versus long-term time since release) and an additive effect of the study area (*area*, Tata or Oriental; Table 4) with lower survival probabilities in the Tata than in the Oriental area (Figure 5). However, the differences in survival probabilities were not significantly different among HS categories for a given age class. This model was also the most parsimonious model with respect to the transitions between habitat suitability classes (T1, Table 4). It assumed that transition probabilities were age dependant, in interaction with the area of release (Table 4). Recovery and detection probabilities were high, r = 0.68 and p = 0.94, respectively.

Table 4: Model selection for transition probabilities performed through DIC comparison and ranked by increasing DIC order, with the best model (lowest DIC) in bold. For all models, recovery and detection probabilities are constant over time. We tested for the effects of the release area (*area*, Tata or Oriental), the category of habitat suitability (*HS*) and the age-class (*a*, short- and long-term) on survival and transition rates between categories.

Rank	Survival	Transition	DIC
T1	**(HS*age)+ area**	**age*area**	**3225.3**
T2	age*area*HS	age*area	3228.9
T3	(HS*area)+age	age*area	3232.8
T4	HS+age+area	age*area	3236.5
T5	age*area*HS	age*area*year	3237.9
T6	age*area*HS	area	3239.6
T7	(HS*age)+area	age+area	3314.8
T8	HS*age*area	age+area	3318.5
T8	HS+age area	age+area	3318.9
T9	(HS*area)+age	age+area	3329.1
T10	age*area*HS	age	3338

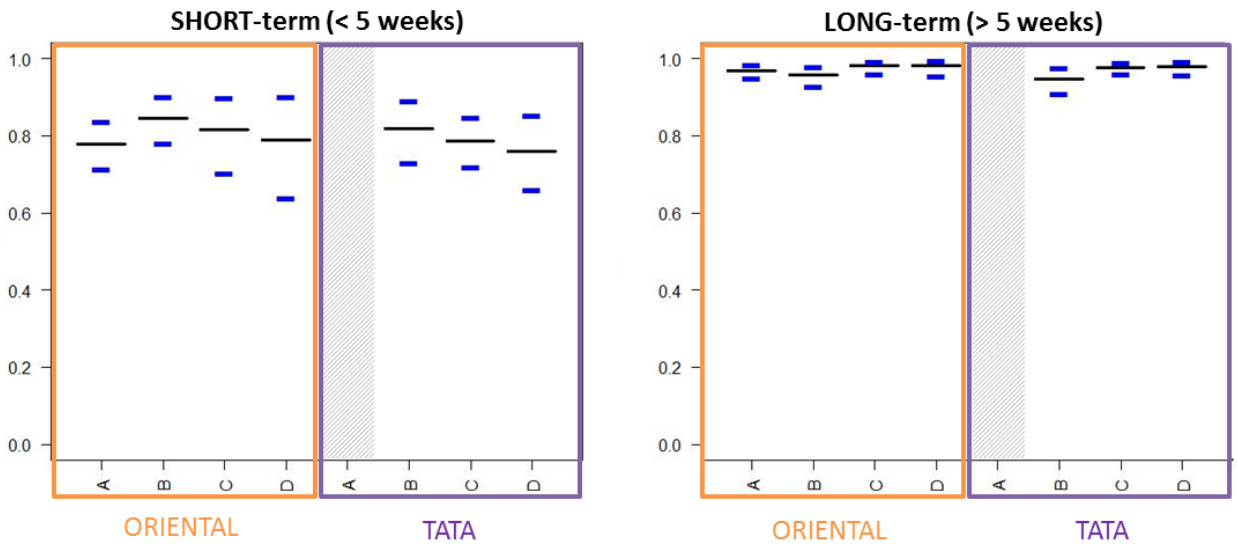


Figure 5: Mean (black line) and 95% confidence interval (blue lines) of the distribution of survival probabilities at short-term (right-hand panel) and long-term (left-hand panel) in the study areas of Tata (orange panels) and Oriental (purple panels) for each category of habitat suitability: A: 0.75 – 1; B: 0.5 – 0.75; C: 0.25 – 0. 5 and D: 0 – 0.25. Note that the optimal category of habitat suitability (A) did not exist in Tata.

Transition probabilities between the categories of habitat suitability

We extracted mean values of probabilities of transition (and 95% confidence intervals) estimated by age classes in each study area from the best model (Table 4) and compared them to the values expected by chance under a random movement model from the release sites (Figure 6).

In Tata, the observed mean transitions were close to the expectations from the null model (N = 2 significantly different transitions among 9 possible transitions, ranging from -0.141 to 0.143 at short-term; N = 4 among 9, ranging from -0.046 to 0.049 at long-term).

Results were completely different for the Oriental area, in which most of the mean observed values of transition rates to an upper (i.e., more suitable) category (i.e., values above the diagonal in Fig. 6, for example from B to A) were higher than expected by chance. In contrast, transitions to a less suitable category (i.e., values below the diagonal) were generally lower than expected by chance. Some limited departure from this global pattern occurred when age classes were considered. Significant differences between simulated and observed transition probabilities ranged from -0.253 to 0.316 at short-term (N = 6 among 16 possible transitions) and from -0.071 to 0.314 at long-term (N = 7 among 16).

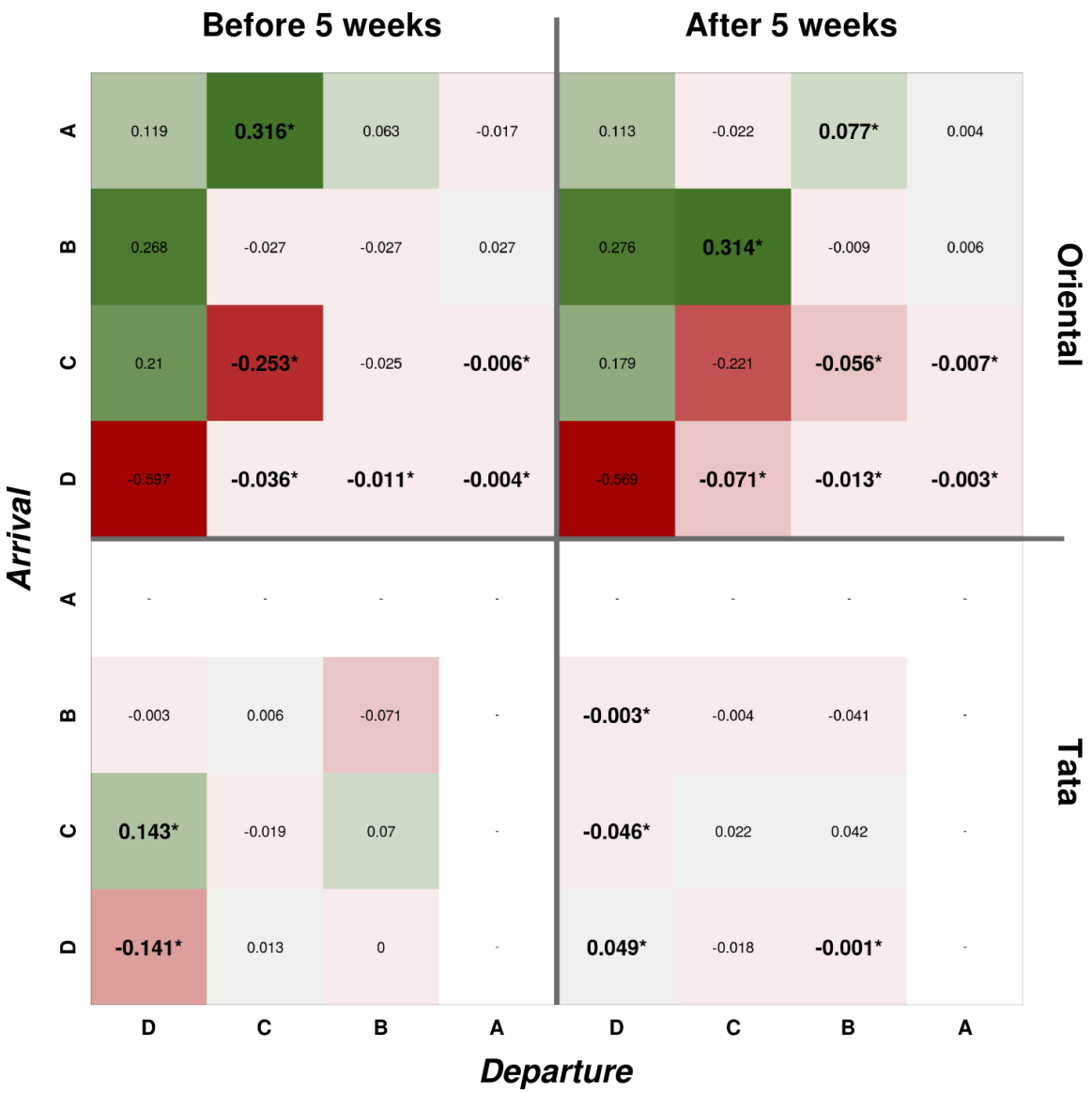


Figure 6: Differences between the mean observed probability of each transition from one category (departure) of habitat suitability (HS) to another (arrival) and the value expected by chance (assuming random movement from the release site, see Methods section and Supporting information S3) in the Tata (lower panels) and Oriental (upper panels) areas, at short- (left-hand panels) and long-term (right-hand panels). The gradient of HS was divided in 4 categories: A: 0.75 – 1; B: 0.5 – 0.75; C: 0.25 – 0. 5 and D: 0 – 0.25. Note that the optimal HS category A did not exist in Tata. A difference with darker green indicated a mean observed value higher than expected by chance. A difference with darker red indicated a mean observed value lower than expected by chance. Expected values that fall out of the 95% confidence interval of the mean observed value are highlighted in bold with an asterisk (*).

Habitat suitability and exploratory behaviour

We found no relationship between the mean daily movement rate of individuals over their monitoring period and the habitat suitability of their release site in the study area in East Morocco (Oriental; r = 0.006, df = 20, P = 0.99) but a positive relationship in the study area in South Morocco (Tata; r = 2.37, df = 21, P = 0.04, Figure 7).

The daily movement rate was on average higher for the individuals released in Tata (2.1 ± 1.2 km per day, mean ± SD) than for those released in Oriental (1.3 ± 0.5 km per day, mean ± SD).

Habitat suitability and survival of experienced individuals

There was a very strong positive and linear relationship between the HS value of the release site and the HS value at settlement, especially for the birds release in the Tata area (Tata, estimate = 0.95, P < 0.001; Oriental : estimate = 0.09, P = 0.51; Figure 8). However, in accordance with results from Capture-Mark-Recapture models, individuals settled on average into more suitable habitats than their release site (0.04 ± 0.16, mean ± SD, i.e., there was an excess of points above the bissectrice in Figure 8).

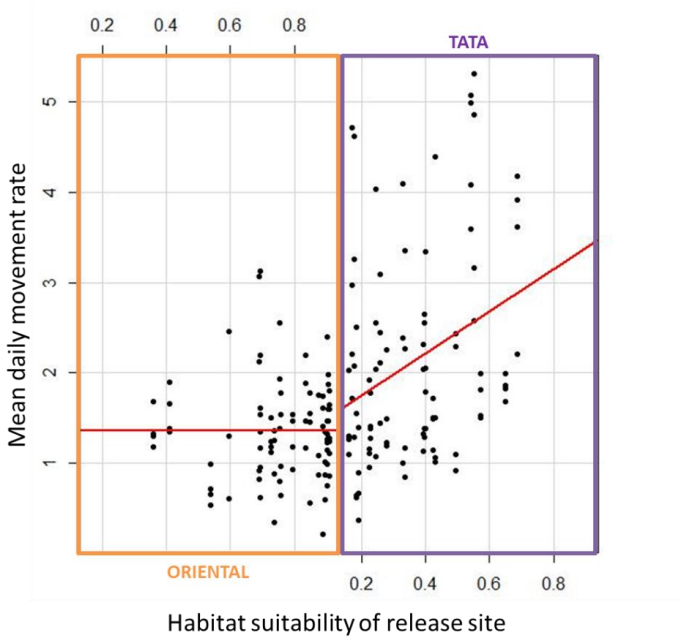


Figure 7: Relationship between mean daily movement rate of individuals (in kilometers) and the habitat suitability of their release site in Oriental (left-hand panel) and in Tata (right-hand panel).

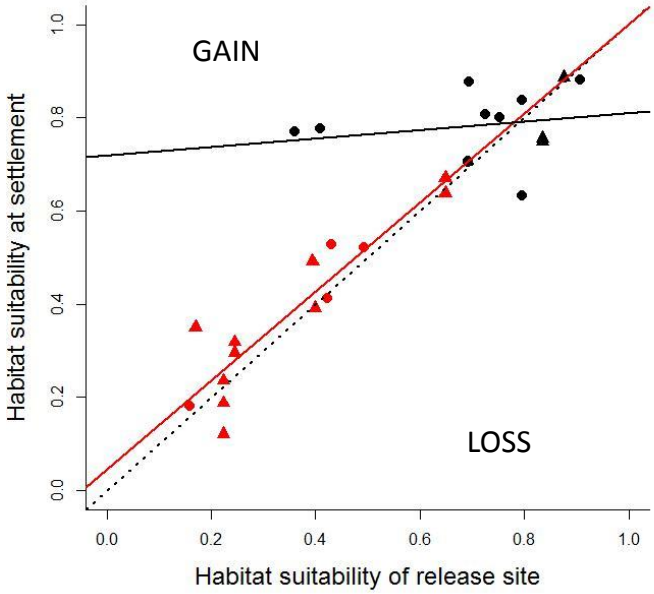


Figure 8: Gain or loss in habitat suitability between the release site and the settlement site (defined as the last location of the 27 individuals still alive at 29 weeks of monitoring) according to the habitat suitability of the release site in Tata (in red) and in Oriental (in black). Releases in fall 2012 are represented by triangles and releases in fall 2013 by circles. The dotted line is the bissectrice and red and black continuous lines are the linear regression for Tata and Oriental, respectively.

Discussion

Species translocations offer opportunities to conduct *in situ* experiments of behavioural, population or community ecology (Sarrazin and Barbault, 1996). Three limiting issues have been raised by Ewen & Armstrong (2007) with respect to assessment of the relationship between habitat suitability and reintroduction success: (i) the generally small sample size, (ii) the repeatability of experiments and (iii) ethical concerns related to releases in sites of low quality as control experiments. Here we overcame the first two limitations by setting a standardized protocol of replicated translocations onto sites with contrasting values of habitat suitability with a substantial individual-based monitoring of 180 birds tagged with satellite transmitters. While translocation programs for rare and endangered species should focus their efforts on a restricted gradient including only the highest values of habitat suitability to maximize translocation success, the restoration program of Houbara populations offers the opportunity to integrate experimental approaches within the reinforcement program. Finally, by releasing birds only in sites first identified as non-deleterious to houbaras by experts, we reduced concerns of using unfavourable habitats as control experiment. Then, using multi-states capture-mark-recapture models in a Bayesian framework, we rigorously tested for the effect of the whole gradient of habitat suitability on survival and movement of translocated individuals into the wild.

In another study (2001-2009) focused on the (non experimental) releases of nearly a thousand of individuals in habitats of high and equivalent habitat suitability and monitored by radio-tracking, we found a relationship between the loss or gain in habitat suitability experienced by released individuals along movement and long-term survival (at one year on average; Monnet et al. in press). Here, our experimental approach deals with a more restricted number of individuals continuously monitored by satellite on a shorter time frame and released in a more complete gradient of habitat suitability. Our objective was to better understand the direct effect of release habitat on survival cost and follow the fate of released individuals according to the habitat suitability they experienced during their early life. Indeed, while short-term post-release steps have strong population dynamics implications (Sarrazin and Legendre, 2000) and raise concerns in translocation

programs, translocation success also encompasses the long-term demography and persistence of species beyond such short-term mortality.

Release cost and habitat suitability of the release site

While we might expect an effect of habitat suitability of the release site on survival probabilities in a short time after release, no such relationship was found. First, mortality rate was especially high within the release experiment with only 13% of the individuals released in 2013 and 15.3 % of the individuals released in 2012 being alive at the end of the study. In the case of the Houbara reinforcement program, Hardouin et al. (2014) showed the importance of meteorological conditions to explain annual variation in post-release survival probabilities. Changes in Moroccan climate recorded over the last 10 years has been documented to negatively affect the survival rate of released individual (Hardouin et al., 2014). Combined to this general trend, severe droughts observed in 2012 and 2013 may explainedthe low survival rates observed in our experiment. Then multiple other factors can affect the post-release survival and mitigate the relative importance of habitat suitability. Translocated individuals are especially sensitive to stress due to release procedure, novelty of environment (Dickens et al., 2010) or to predation (Blomberg et al., 2013).

The importance of the habitat suitability of the release site can also be balanced by the time individuals spent in release site before dispersing. That is why the IUCN Guidelines for Reintroduction (2012) distinguished the *release site* (where actual releases occur) from the *release area* (habitats in which released organisms are expected to disperse), a distinction particularly important for actively dispersing organisms like birds. Here we thus considered further not only the habitat suitability of the release site but also the habitat suitability of the sites visited after release during the early life of individual in the wild.

Survival, movement and habitat suitability visited along the early life of individuals

The study areas of Tata (South Morocco) and Oriental (East Morocco) differed in terms of habitat suitability. Along their life, individuals released in Tata visited locations with an average habitat suitability of 0.36 ± 0.34 (mean ± SD and ranged

0.10 to 0.72), whereas in Oriental the habitat suitability was 0.78 ± 0.8 (mean ± SD and ranged 0.05 to 0.9; Figure 3). These differences in global habitat suitability between the two areas were related with overall differences in survival. We found higher survival probabilities in Oriental as compared with the Tata area (additive effect of area in survival analysis). We also found differences in movement behaviour among habitat suitability sites related with the area of release.

In Tata, released individuals had on average a higher propensity to explore their habitat than in Oriental. Their movements along the gradient of habitat suitability were similar to those expected from a random movement through available sites (Figure 6): they did not reflect any selection for more suitable habitats or avoidance of less suitable habitats. The low availability of highly suitable habitats in Tata could imply an increasing searching time for optimal habitat (Figure 3). In contrast to our initial expectations, individuals released in the more suitable habitats in Tata dispersed more than individuals released in less suitable habitat, with no particular effect on survival probabilities. This pattern was not observed in Oriental suggesting that the availability of good quality habitat in this region may buffer a potential difference in means of daily movement rate between birds released in different habitat suitability. Tata covered release sites at the lower end of habitat suitability, potentially with limited resource which might have constrained the energy budget available for dispersal and exploring the area. While habitat suitability affected dispersal in Tata, we found no significant differences in survival between categories of habitat suitability.

In the Oriental, a higher propensity to explore habitat was linked to higher survival probabilities. This result was contrary to our initial expectations and suggested, in this area of high habitat suitability, a strong benefit of movement, or a higher movement propensity of the fittest individuals, as well as a low exploration cost on survival. In a similar study on the survival and post-release movement of reintroduced Brown Treecreepers, Bennett et al. (2012) did not observe a higher mortality for individuals that explored their habitat for longer before to settle, suggesting a low survival-related cost of exploratory behaviour. Moreover, the low cost of habitat exploration can be explained, at least partly, by a high capacity of individuals to select suitable habitats. Indeed, in Oriental, movements were oriented to more suitable habitats and against less suitable habitats (Figure 6).

However, transition probabilities to and from the unsuitable category of habitat (D) may result there not only from an effect of the habitat suitability but also from a geographic constraint. Relief in North-West of the study area may act as a barrier to dispersal and accentuate the differences between the observed and expected transition probabilities. The less suitable habitats near to Oriental were less explored presumably because they are less accessible.

Conclusions

Overall, we found no effect of the habitat suitability experimented by individuals along the movement path on survival and, among the two broad release areas, no variation in immediate subsequent survival between categories of habitat suitability. However, both movement patterns and overall survival rates were completely different in the two areas. These results highlight the critical importance of large scale habitat suitability patterns (i.e., between release areas *sensu* IUCN 2012). The important demographic consequences of these differences are illustrated by the different patterns of relationship between the release and settlement habitat suitabilities obtained for the two release areas (Figure 8). In the Tata area, a strong linear positive relationship, very close to the bissectrice, was obtained between the HS values of the release and settlement sites. This pattern implies that, for a given individual, the habitat suitability of the release site is a good predictor of the suitability of the settlement site and suggests that habitat selection behaviour is poorly efficient in Tata, in agreement with (1) our movement analysis suggesting random movements, and (2) a low overall survival rate of these individuals. In contrast, in the Oriental area, the relationship between release and settlement suitabilities is weak, as most individuals settled in sites with high suitability values, suggesting either a more efficient habitat selection behaviour or selective mortality with respect to the suitability values of sites experienced during movement. Our survival and movement results suggest that this pattern is primarily related to effective habitat selection patterns rather than survival, although cumulative effects of low habitat suitability experienced during movement on mortality cannot be excluded.

These first results on movement of individuals, estimated from the mean daily movement rate according to the release site and among release areas, invite us to characterize more finely movements (emigration rate, time spent in the release

site). By distinguishing staging phases from dispersal movement, we should better understand how post-release movements can interact with habitat suitability over time. In this way, we could isolate the commonly observed post-release dispersal subsequent to release event, likely independent of search for suitable habitat to settle. Another important perspective of this work is the assessment of cumulative, rather than immediate, effects of the habitat suitability experienced by individuals on survival.

Expert knowledge on habitat quality often requires large efforts involving intensive survey performed at the release site. Due to logistic constraint and limited resources, habitat quality assessement can rarely be deployed at the scale of the entire release area. Although selection of release sites will be determined by conservationists, the overall release area will depend on species dispersal behaviour and movements before settlement. SDM represents the easiest way to assess the quality of a release site and its surrounding environment where animal are expected to disperse. Because release sites that are considered to be locally equivalent can be imbeded in areas that differ in habitat suitability, information covering the entire release area will clearly contribute to the selection of optimal release sites. Based on our SDM results, sites that are considered to be localy suitable within Tata would not have been selected for release as they are generally isolated and surrounded by unsuitable areas. Our study shows that release area with globally low habitat suitability provides few opportunities to birds of reaching more suitable habitats. On the other hand, in suitable areas such as in Oriental, bird may disperse towards more suitable habitats and gain experience which may influence survival. This example illustrates the importance of assessing the quality of habitat in a broad geographic area to improve the selection process of a precise release site. Because Species Distribution Models based on correlative approaches do not integrate ecological or demographical processes that constrain species responses to environmental factors, SDM have inherent limitations to accurately predict probabilities of species occurrence. Despite the limitations, the importance of habitat suitability for survival and movement of released individuals bring a support to the use projections from SDM in conservation translocation studies.

References

Bennett, V. a, V. a J. Doerr, E. D. Doerr, A. D. Manning, D. B. Lindenmayer, and H.-J. Yoon. 2012. Habitat selection and post-release movement of reintroduced brown treecreeper individuals in restored temperate woodland. PloS one **7**:e50612. Available from http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3515574&tool=pmcentrez&rendertype=abstract (accessed March 25, 2014).

Blomberg, E. J., D. Gibson, J. S. Sedinger, M. L. Casazza, and P. S. Coates. 2013. Intraseasonal variation in survival and probable causes of mortality in greater sage-grouse Centrocercus urophasianus. Wildlife Biology **19**:347–357. Available from http://www.bioone.org/doi/abs/10.2981/13-001 (accessed July 11, 2014).

Bowler, D. E., and T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biological Reviews **80**:205–225. Available from http://doi.wiley.com/10.1017/S1464793104006645 (accessed May 22, 2014).

Brownie, C., J. E. Hines, J. D. Nichols, K. H. Pollock, and J. B. Hestbeck. 1993. Capture-Recapture Studies for Multiple Strata Including Non-Markovian Transitions. Biometrics **49**:1173. Available from http://www.jstor.org/stable/2532259?origin=crossref (accessed November 4, 2014).

Burnham, K. P. 1993. A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. Marked Individuals in the Study of Bird Population. Pages 199–213 in J.-D. L. & P. M. North, editor. Birkhauser-Verlag, Basel.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Page 4882e édition.

Chargé, R., M. Saint-Jalme, F. Lacroix, A. Cadet, and G. Sorci. 2010. Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. The Journal of animal ecology **79**:843–50. Available from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20412349 (accessed March 24, 2014).

Chargé, R., G. Sorci, M. Saint Jalme, L. Lesobre, Y. Hingrat, F. Lacroix, and C. Teplitsky. 2014. Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? Evolutionary Applications **7**:521–532. Available from http://doi.wiley.com/10.1111/eva.12150 (accessed May 28, 2014).

Dickens, M. J., D. J. Delehanty, and L. Michael Romero. 2010. Stress: An inevitable component of animal translocation. Biological Conservation **143**:1329–1341. Elsevier Ltd. Available from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S000632071000073X (accessed January 10, 2014).

Ewen, J. G., and D. P. Armstrong. 2007. Strategic monitoring of reintroductions in ecological restoration programmes. Ecoscience **14**:401–409. Available from http://www.bioone.org/doi/abs/10.2980/1195-6860%282007%2914%5B401%3ASMORIE%5D2.0.CO%3B2 (accessed October 11, 2014).

Fielding, A. H., and J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environmental Conservation **24**:38–49. Available from http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0376892997000088.

Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters **8**:993–1009. Available from http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x (accessed July 13, 2012).

Hardouin, L. A., A. Robert, M. Nevoux, O. Gimenez, F. Lacroix, and Y. Hingrat. 2014. Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. Journal of Applied Ecology:n/a–n/a. Available from http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2664.12302 (accessed June 12, 2014).

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology **25**:1965–1978. Available from http://doi.wiley.com/10.1002/joc.1276 (accessed July 9, 2014).

IUCN/SSC. 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Page 57. Gland, Switzerland.

Jarvis, A., H. Reuter, A. Nelson, and E. Guevara. 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4 available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database at http://cgiar-csi.org/.

Kery, M., and M. Schaub. 2011. Bayesian population analysis using WinBUGS. A hierarchical perspective. Page 554Academic P.

Kuussaari, M., M. Saarinen, E.-L. Korpela, J. Pöyry, and T. Hyvönen. 2014. Higher mobility of butterflies than moths connected to habitat suitability and body size in a release experiment. Ecology and Evolution:n/a–n/a. Available from http://doi.wiley.com/10.1002/ece3.1187 (accessed September 12, 2014).

Lacroix, F. 2003. The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self sustaining population of Houbara bustards in eastern Morocco. Houbara News **5**:2.

Lesobre, L., F. Lacroix, A. Caizergues, Y. Hingrat, T. Chalah, and M. Saint Jalme. 2009. Conservation genetics of Houbara Bustard (Chlamydotis undulata undulata): population structure and its implications for the reinforcement of wild populations. Conservation Genetics **11**:1489–1497. Available from http://www.springerlink.com/index/10.1007/s10592-009-9979-9 (accessed May 28, 2014).

Mayaux, P., E. Bartholomé, S. Fritz, and A. Belward. 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. Journal of Biogeography **31**:861–877. Available from http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2699.2004.01073.x/full (accessed August 28, 2014).

Monnet, A.-C., L. A. Hardouin, A. Robert, Y. Hingrat, and F. Jiguet. (n.d.). Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population. Oikos.

Moorhouse, T. P., M. Gelling, and D. W. Macdonald. 2009. Effects of habitat quality upon reintroduction success in water voles: Evidence from a replicated experiment. Biological Conservation **142**:53–60. Elsevier Ltd. Available from

http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320708003650 (accessed May 22, 2014).

Olsson, O., and D. J. Rogers. 2009. Predicting the distribution of a suitable habitat for the white stork in Southern Sweden: identifying priority areas for reintroduction and habitat restoration. Animal Conservation **12**:62–70. Available from http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-1795.2008.00225.x (accessed November 27, 2012).

Pearce, J., and D. Lindenmayer. 1998. Bioclimatic Analysis to Enhance Reintroduction Biology of the Endangered Helmeted Honeyeater (Lichenostomus melanops cassidix) in Southeastern Australia. Restoration Ecology **6**:238–243.

Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Core Team. 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Available from http://cran.r-project.org/package=nlme.

Plummer, M. 2003. JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003), March 20–22, Vienna, Austria. Available from http://www.ci.tuwien.ac.at/Conferences/DSC-2003/.

R Core Team. 2014. R: A language and environement for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Sarrazin, F., and R. Barbault. 1996. Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. Trends in Ecology & Evolution **11**:474–478. Available from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0169534796200928 (accessed September 12, 2014).

Sarrazin, F., B. C., J. L. Pinna, E. Danchin, and J. Clobert. 1994. High Survival Estimates of Griffon Vultures (Gyps Fulvus Fulvus) in a Reintroduced Population. The Auk **111**:853–862. Available from http://www.jstor.org/stable/info/10.2307/4088817 (accessed October 27, 2014).

Sarrazin, F., and S. Legendre. 2000. Demographic Approach to Releasing Adults versus Young in Reintroductions. Conservation Biology **14**:488–500. Available from http://doi.wiley.com/10.1046/j.1523-1739.2000.97305.x (accessed November 4, 2014).

Schadt, S., and E. Revilla. 2002. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. Journal of Applied Ecology:189–203. Available from http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2664.2002.00700.x/full (accessed December 9, 2013).

Seddon, P. J. 2013. The new IUCN guidelines highlight the importance of habitat quality to reintroduction success – Reply to White et al. Biological Conservation **164**:177. Elsevier Ltd. Available from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320713001717 (accessed September 24, 2013).

Su, Y.-S., and M. Yajima. 2014. R2jags: A Package for Running jags from R. Available from http://cran.r-project.org/package=R2jags.

Tavecchia, G., C. Viedma, A. Martínez-Abraín, M.-A. Bartolomé, J. A. Gómez, and D. Oro. 2009. Maximizing re-introduction success: Assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. Biological Conservation **142**:3005–3012. Elsevier Ltd. Available from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320709003607 (accessed August 12, 2013).

Trabucco, A., and R. Zomer. 2010. Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at http://cgiar-csi.org/.

White, T. H., N. J. Collar, R. J. Moorhouse, V. Sanz, E. D. Stolen, and D. J. Brightsmith. 2012. Psittacine reintroductions: Common denominators of success. Biological Conservation **148**:106–115. Elsevier Ltd. Available from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320712000572 (accessed August 12, 2013).

Williams, B. K., J. D. Nichols, and M. J. Conroy. 2002. Analysis and Management of Animal Populations. Page 817Academic P. San Diego, California.

Wolf, C. M., T. G. Jr, and B. Griffith. 1998. Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. Biological conservation **86**. Available from http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320797001791 (accessed December 9, 2013).

Appendix S1 – Summary of the methods of niche modelling for Houbara Bustard from Monnet et al. (in press)

Presence data

- Precise geographical coordinates primarily from monitoring of wild individuals equipped with satellite and VHF transmitters, selected during the breeding period (from February to May; N = 83,560)

- Random sampling of an equivalent number of coordinates in the historic distribution of the breeding range of the species (Goriup 1997).

Data are summarized in a grid of presence according to the 2.5 arc-minutes (approximatively 4.5km × 4.5km) grid of Worldclim database.

Environmental data:

- Climate data : the three first axes of the principal components analysis calibrated on eight bioclimatic variables (temperature / precipitation)

Source: Worldclim database (Hijmans et al. 2005)

- standard deviation of elevation

Source: CIGAR-CSI SRTM 250m database (Jarvis et al., 2008).

- mean annual soil water stress

Source: CGIAR-CSI Global Soil-Water Balance Database at a 30 arc-seconds resolution (Trabucco and Zomer, 2010)

- the percentage covered by these seven land cover classes: open shrubland, sparse grassland, cropland, bare rock, stony desert, sandy desert and unfavourable habitat.

Source: Global Land Cover classes at a 1km² resolution (Mayaux et al., 2004)

Modelling techniques

Seven modelling techniques performed with the BIOMOD computer platform (Thuiller et al. 2009):

- generalized linear models (GLM),

- generalized additive models (GAM),
- generalized boosted models (GBM),
- classification tree analysis (CTA),
- artificial neural networks (ANN),
- random forests (RF)
- multivariate adaptive regression splines (MARS)

Models evaluation

- Calibration of the models on a random subset of 70% of the data and evaluation against the remaining 30% by cross-validation.

- We used a graphical method, the area under the receiver operating characteristics (ROC) curve (AUC) (Fielding and Bell, 1997)

We averaged the predictions of models across pseudo-absences and data-splitting runs from the seven modelling techniques (Marmion et al. 2009)

References

Fielding, A. H. and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment 510 of prediction errors in conservation presence/absence models. - *Environ. Conserv*. 24: 38–49.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *25*(15), 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276

Jarvis, A. et al. 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4 available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database at http://cgiar-csi.org/.

Marmion, M. et al. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. - *Divers. Distrib*. 15: 59–69.

Mayaux, P. et al. 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. - *J. Biogeogr.* 31:861–877.

Thuiller, W. et al. 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. - *Ecography* (Cop.). 32: 369–373.

Trabucco, A. and Zomer, R. 2010. Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at http://cgiar-csi.org/.

Appendix S2 - Captive-breeding program and preparation for release

Two ECWP breeding stations were established in Morocco for captive-breeding (in Missour in 1995 and Enjil in 2005). Eggs were collected under official agreement between 2001 and 2006 and hatched in captivity to increase the number of founders. Houbaras were bred using artificial insemination program and genetic management with the objective of equalizing the founder's contribution and avoiding inbreeding (Saint-Jalmes et al. 1994, Lesobre et al. 2008, Chargé et al. 2010). Breeding houbaras are housed in individual cages. Food and water are provided *ad libitum*. Eggs are collected daily and transferred to an incubator in standard condition until hatching. Chicks are hand-reared for ten days. They are then transferred in 9×15m outdoor aviaries by groups of 5 or 6 birds until their release into the wild. During this phase and contrary to birds kept to increase the captive breeding flock, human contacts are limited to avoid habituation and houbaras are progressively accustomed to wild conditions (mainly in terms of food and water intake).

A detailed description of the breeding program can be found in Lesobre *et al.* (2008) and Chargé *et al.* (2010, 2014).

Before release, all birds were checked for disease by the ONSSA ("Office National de Sécurité Sanitaire des Produits Alimentaires"). Houbaras were tagged with a subcutaneous micro-chip (Trovan ID100 Implantable Transponder, Dorset Group) in the right tibia (injected via a single-use sterilised needle). Trovan ID100 chips are bio-compatible, pre-sterilised and specifically designed for animal identification. Their use is endorsed by the Captive Breeding Specialist Group (CBSG) of the IUCN. Microchips were implanted one month before release to control for any adverse effects such as infection, migration in the body or rejection. Bird handling and tagging were performed by trained bird keepers or doctors of veterinary medicine of the ECWP to minimize any adverse effects (e.g. myopathy, trauma).

All releases were recorded by the "Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification".

Appendix S3 – Individual-based model of random movement

1) Input data:

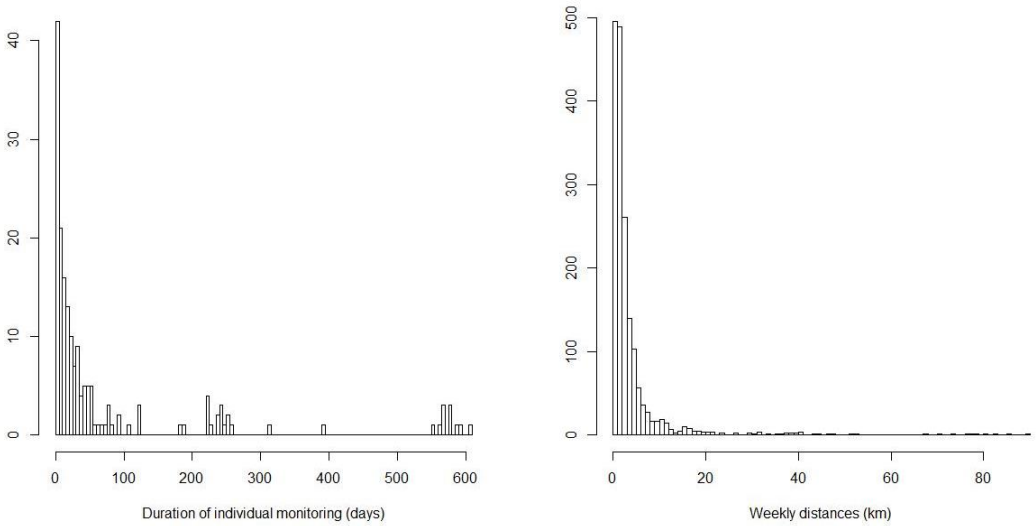


Figure S1: Distributions of the duration of individual monitoring (left panel) and of the weekly distances moved by individuals (right panel)

2) Parameterization:

For each of the 45 release sites, 1000 random movement paths were simulated, using the following rules:

- Weekly **distances** were randomly sampled in the distribution of observed distances (Fig S1, right-hand panel).
- The **duration** (days) of the simulated dispersal was drawn from a Poisson distribution with mean defined as the mean duration of individual monitoring (Fig S1, left-hand panel).
- The **direction** was randomly sampled from 0 to 360 degrees.

Coordinates of each new destination point were calculated along a circle, given the starting point, weekly distance and direction drawn, using the function destPoint of the geosphere package in R v3.0.3 (Hijmans, 2014).

We extracted the habitat suitability of resulting simulated coordinates and transition probabilities between the categories of habitat suitability were then calculated over a weekly interval.

3) Diagnostic graphs: comparison between observed and simulated data

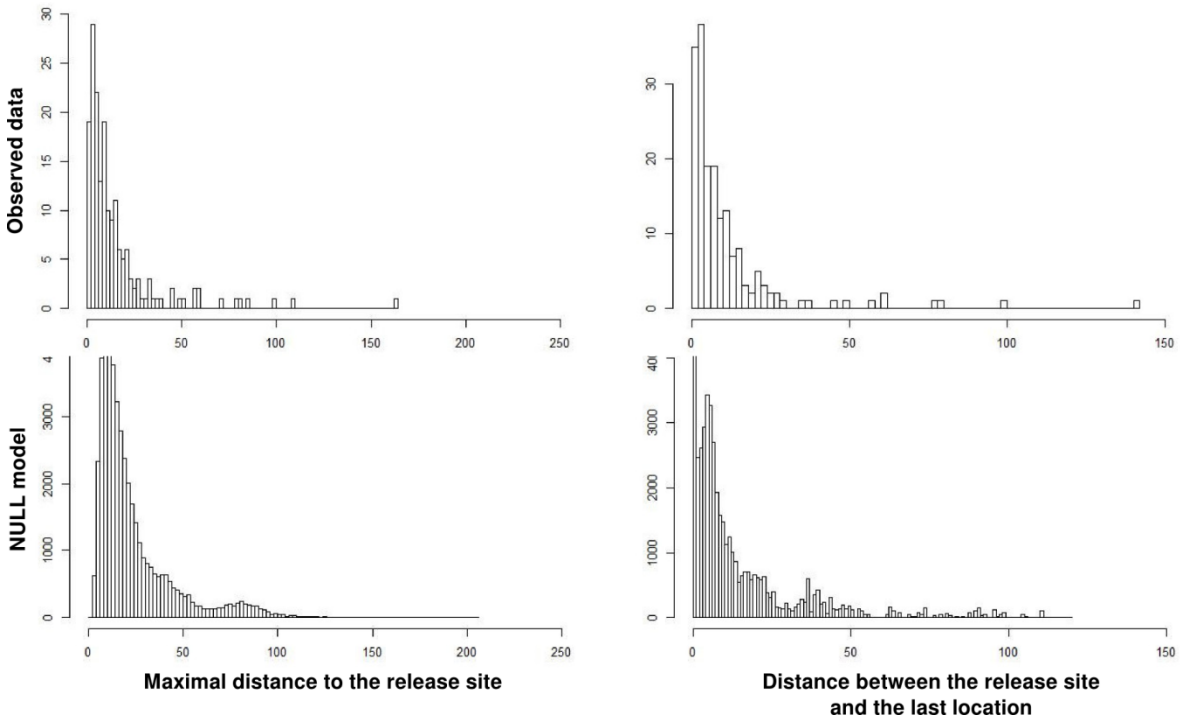


Figure S2: Distributions of the maximal distances to the release site in observed (upper left panel) and simulated (lower left panel) data and of the distances between the release site and the last location in observed (upper right panel) and simulated (lower right panel) data.

References

Hijmans, Robert J. (2014). geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.3-8. http://CRAN.R-project.org/package=geosphere

Est-ce que les individus lâchés utilisent la même niche écologique que les individus sauvages ?

Hypothèses & Prédictions

Si les individus élevés en captivité sont bien adaptés aux conditions environnementales naturelles, alors on s'attend à ce que leur occupation de la niche écologique de l'espèce soit similaire à celle des individus sauvages. Une utilisation préférentielle d'une part spécifique de la niche écologique de l'espèce suggèrerait un manque d'adaptation des individus lâchés à certaines conditions environnementales spécifiques aux sauvages. Une utilisation d'un espace non privilégié par les individus sauvages signifierait une non-adaptation des individus lâchés ou une exclusion compétitive avec les populations sauvages relictuelles.

Méthodes

L'évaluation a été menée *a posteriori* grâce au suivi individuel par émetteur satellite ou radiopistage d'individus lâchés de 2001 à 2009 au Maroc. L'utilisation de l'espace environnemental de 446 individus reproducteurs élevés en captivité et lâchés a été comparée aux conditions environnementales de populations sauvages grâce au suivi individuel de 233 individus sauvages matures, qui peuvent être de souche sauvage ou des descendants né en nature d'individus lâchés.

Résultats

Les individus sauvages et lâchés partagent une large part de leur espace écologique respectif : leurs niches sont plus similaires qu'attendues par chance bien qu'elles ne soient pas statistiquement équivalentes. La niche modélisée des individus lâchés n'est pas restreinte à une part périphérique de la niche des individus sauvages. Cependant les individus sauvages notamment les femelles, utilisent une plus large gamme de conditions environnementales. Ceci peut s'expliquer par des différences de classes d'âge et d'expérience entre les individus des deux catégories. Les femelles sauvages qui sont en moyenne plus âgées que les femelles lâchées dispersent en effet vers des habitats plus arides (Figure 19). Chez les mâles, alors que les individus élevés en captivité et les sauvages ont des distributions géographiques différentes, leur niche écologique est équivalente, suggérant un succès dans l'établissement de nouveaux sites de parade dans une zone plus large spatialement.

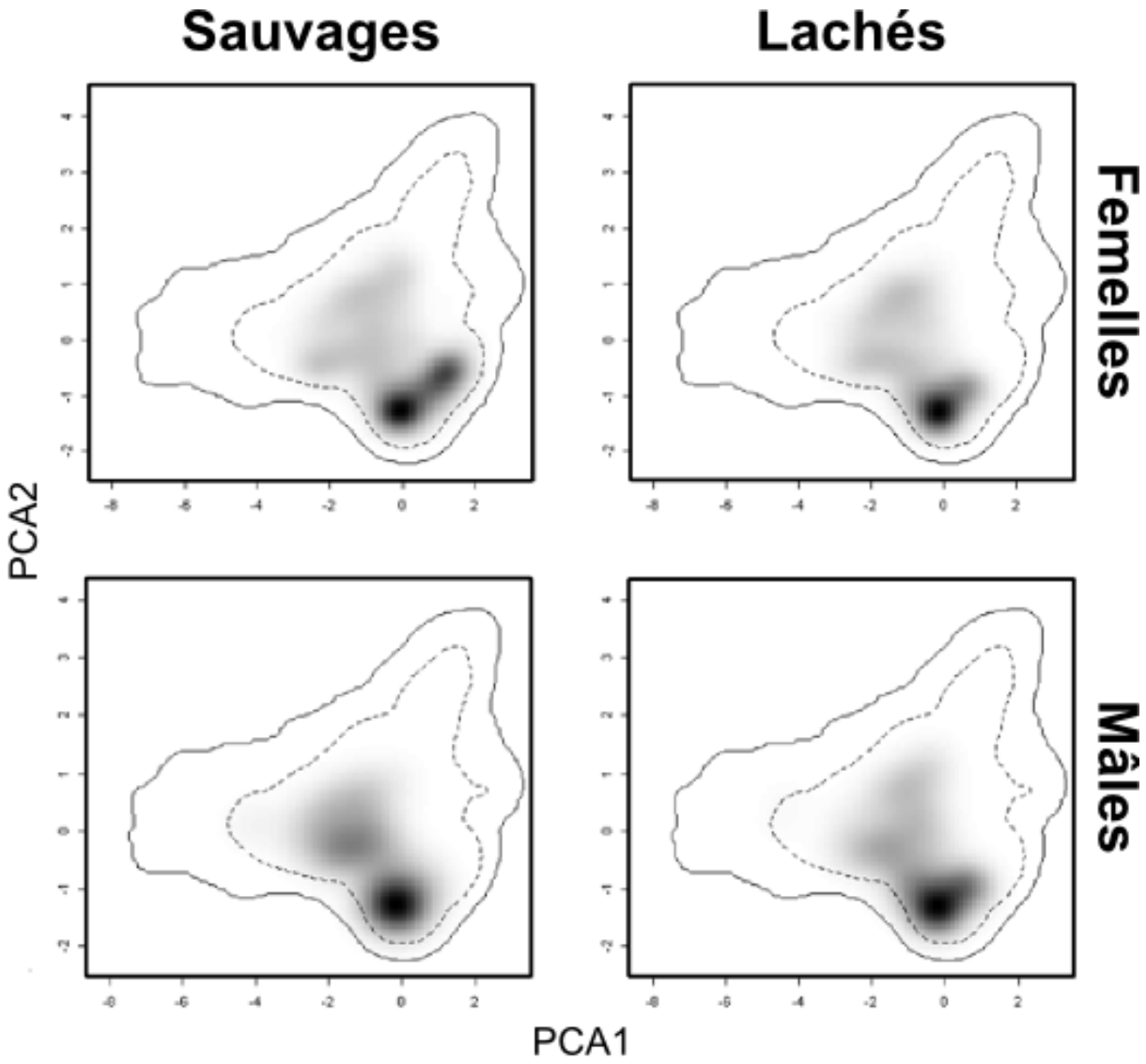


Figure 19: Comparaison de l'utilisation de l'environnement par les individus sauvages et lâchés (mâles et femelles séparés) par une analyse en composantes principales calibrée sur tout l'espace environnemental de la densité lissée des occurrences (ombre grisée) des individus. Détails et contributions des variables environnementales dans les figures 3 et 4 du Manuscrit 3.

Article 3 :
The realized niche of captive-bred Houbara bustards translocated in Morocco meets expectations from the wild

Anne-Christine Monnet, Yves Hingrat, Frédéric Jiguet

Article en révision dans Biological Conservation

The realized niche of captive-bred Houbara bustards translocated in Morocco meets expectations from the wild

Anne-Christine Monnet[1,2]

Yves Hingrat[2,3]

Frédéric Jiguet[1]

[1] UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

[2] Emirates Center for Wildlife Propagation, PO Box 47, 33250 Missour, Morocco.

[3] RENECO Wildlife Consultants LLC, PO Box 61741, Abu Dhabi, U.A.E.

Corresponding author: Anne-Christine Monnet

Phone: +33 1 40 79 80 07

Fax: +33 1 40 79 38 35

E-mail: acmonnet@mnhn.fr

Abstract

Ecological niche models may become widespread as a methodological aspect of conservation translocations to assess the ecological suitability of release areas. However, the post-release use of the species ecological niche by translocated individuals has seldom been studied. We modeled the species ecological niche of the North African Houbara bustard and further studied the use of these environmental conditions characterizing the niche by captive-born individuals translocated to reinforce the population. We used locations from radio or satellite monitoring of 233 wild-hatched and 446 captive-born individuals from their first breeding record. We measured the between-sex similarity of the ecological niches and of the geographical distributions. We found that wild- and captive-born individuals shared a large part of the species ecological space. Although released individuals could have been excluded from optimal portions of the niche by wild-hatched individuals, the modeled niche of captive-born individuals was not restricted to a peripheral part of the species ecological niche. These results suggest a successful adaptation of captive-born individuals. However, the wild-hatched individuals used a broader range of environmental conditions, driven by females which were on average older than captive-born females and dispersed toward more arid environments. Although the wild- and captive-born males had different geographical distributions, they had statistically equivalent ecological niches. These results suggest that released Houbaras succeeded in settling new lekking grounds within a similar ecological niche over a larger extent. We stress the importance of such feedback from post-release monitoring as a validation step to support the subsequent use of niche modeling within translocation programs.

Keywords:

Adaptive management – Captive breeding – *Chlamydotis undulata* – niche similarity – species distribution – model translocation

Highlights:

- We study the use of the species ecological niche by translocated individuals.
- Wild and captive-born individuals share a large part of the species ecological space.
- Released males settle within the species ecological niche over a larger extent.
- We stress the importance of post-release monitoring within translocation programs.

1. Introduction

Habitat suitability was identified early as a key parameter of success in conservation translocations (Wolf et al., 1998), the intentional movements and releases of a living organism(s) for conservation purposes (IUCN/SSC, 2013). A quantitative assessment of a species' ecological requirements has been subsequently advocated to select suitable release areas during the first stages of a translocation project (Wolf et al., 1998). Because they are becoming increasingly easy to access and use on computing platforms, ecological niche models (ENMs, also called species distribution models when projected geographically) have rapidly become a complementary tool to assess the ecological requirements of species or the habitat suitability of release areas. At a time when climate change and its consequences for species distributions are becoming worldwide phenomena, this methodological framework has provided new perspectives for long-term conservation of biodiversity at the range-wide scale. Current or future projections of environmental suitability, including land use and climate, calibrated from remnant or historical distributions of species, can be directly used to select release areas.

Although ENMs are increasingly being proposed prior to release events, they are still rarely applied (Guisan et al., 2013), and there are few follow-up studies on the *a posteriori* use of modeled ecological space by released individuals. Nevertheless, the knowledge of the use of ecological space by released individuals can be very informative in translocation programs, as exemplified by post-release investigations on the ecological requirements of captive-born bearded vultures (Hirzel et al., 2004), which could guide future releases. Such examples of adaptive management remain scarce even though feedback from post-release monitoring can be critical to estimate reintroduction success (Armstrong et al., 2007; Seddon, 1999). In the case of population reinforcement, i.e., the release of individuals into an existing population of conspecifics, we poorly understand whether released individuals use the same ecological niche as the rest of the population. To date, comparisons of ecological requirements have been focused on the local scale (Islam et al., 2013) and have never been conducted, to our knowledge, at larger spatial scales according to the land-use patterns and bioclimatic envelope characteristic of the

species. An appropriate post-release monitoring effort can furnish this missing step that should shape the later use of niche projections.

In this study, we first modeled the species ecological niche using distribution data for wild-hatched individuals and environmental layers. We further studied the use of these environmental conditions characterizing the niche by captive-born individuals in the context of the reinforcement scheme of the North African Houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*, Otidiformes, Otididae; hereafter "Houbara"). The Houbara is a lekking bird that inhabits semi-desert steppes. It is red-listed as *vulnerable to extinction* by the International Union for Conservation of Nature because of a severe population decline caused primarily by overhunting and overgrazing (BirdLife International, 2014). Wild Houbara populations are intensively reinforced with captive-born individuals, primarily in eastern Morocco, by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP), which was initiated in 1995 (Lacroix, 2003). This translocation program provides a convenient framework, as we can model the ecological requirements of wild Houbara from monitoring of wild-hatched individuals and compare these requirements with those of captive-born individuals from their post-release monitoring.

Conservation translocations are primarily used with small or declining populations that are often locally extinct or restricted to refugial areas. As human activities can limit species distributions to suboptimal areas, the current distribution of a species may not indicate the only suitable habitats (Osborne and Seddon, 2012). Conversely, historical locations may no longer indicate suitable habitats (Osborne and Seddon, 2012). Modeling the ecological niche of species that are subjected to conservation translocations can thus be challenging. While the fundamental niche is the range of environmental conditions under which the populations of a species can thrive, we study here the realized niche, the part of the available environmental space that is actually occupied and may reflect the outcomes of biotic interactions. Moreover, a species does not necessarily occur in all suitable locations when ecological space is translated into geographical space. Therefore, we used two recently developed methods to complementarily compare the ecological niche of wild-hatched and captive-born Houbaras. We measured the overlap between their ecological niches (Broennimann et al., 2012) to reveal a potential niche shift in released populations, independent of the sampling effort and of the spatial

resolution of the environmental grid. To evaluate how similarity in ecological requirements translated into geographical space, we also measured the similarity of their geographical distributions, using the method proposed by Godsoe (2014).

To identify and model environmental conditions used by both wild- and captive-born individuals, we compared the ecological requirements of mature individuals from their first breeding record onward, thus avoiding strong post-release effects associated with translocated, immature individuals (Hardouin et al., 2014). If captive-born individuals are suited to natural environmental conditions, we expect their occupation of the species ecological niche to be similar to that of wild-hatched individuals. Otherwise, a different use of the environmental space could have various explanations. A preferential use of a different part of the species ecological niche would suggest a lack of adaptation of captive-born individuals to environmental conditions characterizing the niche. A restricted use of the species ecological niche could result from competition with remnant wild-hatched populations, potentially excluding released individuals from optimal portions of the niche. Because different sexes have different activities, often exhibit different dispersal strategies in lekking species (Morales et al., 2001) and can have different ecological requirements (Hingrat et al., 2008), we also performed sex-specific analyses to test for potential different uses of the species ecological niche by wild- and captive-born males and females. In this way, we assessed the niche wilderness of translocated captive-born individuals from their post-release use of the species ecological niche. The results might help to evaluate the relevance of releases of captive-born individuals and to adjust translocation management practices.

2. Methods

2.1. Occurrences of wild- and captive-born Houbaras

We used data on the occurrences in Eastern Morocco of both captured (wild-hatched) and translocated (captive-born) Houbaras equipped with satellite or VHF transmitters (Figure 1).

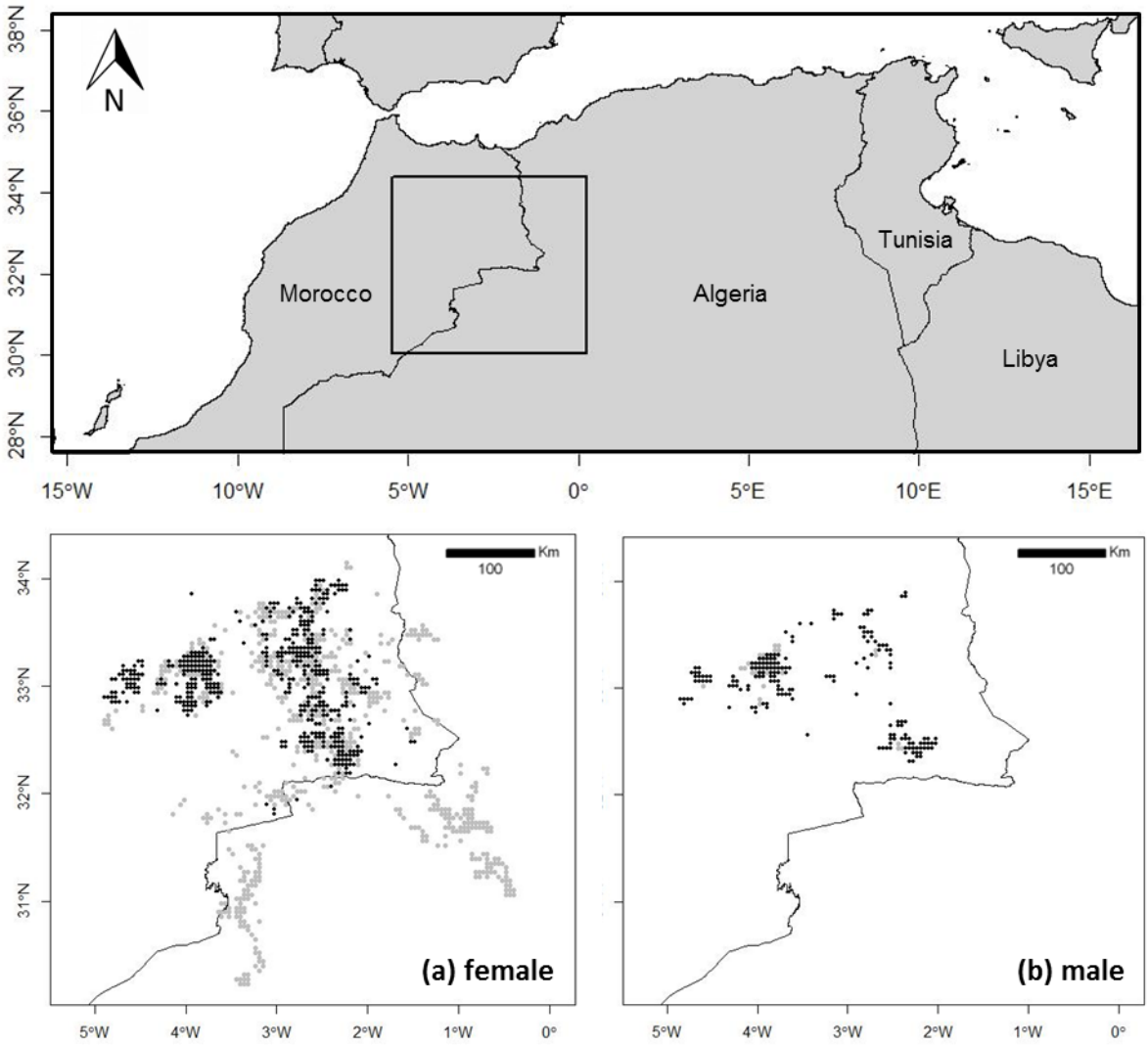


Figure 1: Location of the study area in North Africa. Locations of pixels where wild-hatched (gray circles) and captive-born (black circles) (a) female and (b) male Houbaras were recorded within the 2.5 arc-minutes (approximately 4.5 km × 4.5 km) grid of the Worldclim database.

A detailed description of the captive breeding program can be found in Chargé et al. (2014). Details about the capture, release, and monitoring of wild- and captive-born Houbaras are provided in Appendix A. From 1998 to 2013, 233 adult wild-hatched and 3560 captive-born individuals were equipped with transmitters. The wild-hatched individuals were all adult breeders, as they were captured at their displaying site (93 males) or at their nest (120 females) (Table 1, Appendix A). Among captive-born Houbaras, we recorded breeding events (male in display, incubating/brooding female) for 446 individuals. Their first breeding event was recorded at an average age of (mean ± SD) 842 ± 443 days, and we considered only occurrences subsequent to the first breeding event (Table 1). Finally, for all individuals, we considered only occurrences during breeding seasons, from February to May (for details of breeding survey, see Appendix A). On average, Houbaras were monitored for two breeding seasons (mean ± SD of monitoring duration for all individuals: 504 ± 704 days from the first known breeding event, details in Table 1). We assigned each occurrence, considering bird origin and sex, to its geographic location in the 2.5 arc-minute (approximately 4.5 km²) grid of the Worldclim database, removing the duplicated occurrences within each grid cell. These grids of presence were then used for ecological niche modeling and measures of niche overlap.

Table 1: Monitoring of wild- and captive-born Houbaras according to sex and to the type of transmitters: duration and number of 4.5 km² pixels where individuals were recorded from their first known breeding site.

origin	transmitters	sex	number of individuals	number of pixels	monitoring period from first breeding (mean ± SD, in days)
captive-born	satellite	female	3	35	597 ± 772
	VHF	female	348	428	239 ± 427
		male	95	180	
wild-born	satellite	female	20	488	982 ± 701
	VHF	female	120	406	1006 ± 859
		male	93	56	

2.2. Ecological niche modeling

We modeled ecological niches for six categories of birds, separated by their origin and by their sex (Table 1): all wild-hatched, all captive-born, wild-hatched females, captive-born females, wild-hatched males and captive-born males. To describe the environmental space, we used the method of Leroy et al. (2013) to select eight uncorrelated environmental predictors from a comprehensive set of 14 environmental variables: bioclimatic, land-use, topographic and hydrological variables (methodological details in Appendix B). We performed an ensemble of seven modeling techniques using the biomod2 package (Thuiller et al., 2013a) in R v3.0.1 (R Core Team, 2013): (1) generalized linear models (GLM), (2) generalized additive models (GAM), (3) generalized boosted models (GBM), (4) classification tree analysis (CTA), (5) artificial neural networks (ANN), (6) random forests (RF) and (7) multivariate adaptive regression splines (MARS). All of these modeling techniques require both presence and absence data. Because our datasets do not provide true absences, we generated 1000 artificial absence records (pseudo-absences) by randomly sampling from the grid cells of the whole study area. This approach by random sampling has recently been advocated in preference to the exclusion of pseudo-absences from spatial or environmental extents where presence occurrences were recorded (Barbet-Massin et al., 2012a). Because different pseudo-absence samples can provide different results, we ran models for five pseudo-absence samples. Each model was calibrated on a random subset of 70% of the data and evaluated against the remaining 30% by cross-validation. We replicated five times this data-splitting into “evaluation” and “calibration” subsets. We used the true skill statistic (TSS) (Allouche et al., 2006) to evaluate the predictive performance of each modeling technique. The final calibration of each model used 100% of the available data for making projections. Among the niche modeling techniques available and the high inter-model variability in predictive performance, consensus methods (or “ensemble forecasting”) retain the central tendency given by different models and are preferred to single-model approaches because they provide the best predictive performance (Araújo and New, 2007; Marmion et al., 2009). We followed one of the most robust methods identified by Marmion et al. (2009) to provide ensemble predictions: we averaged the predictions of models from the seven modeling techniques, removing models below a TSS quality threshold of 0.5. We calculated the average values of TSS across

pseudo-absence and data-splitting runs to evaluate the ensemble model. We calculated and mapped the coefficient of variation (i.e., SD/mean) of models' predictions within the ensemble model as a measure of uncertainty.

2.3. Measurement of the similarity of distributions

From the predictions of models for wild-hatched and captive-born individuals (separately for males and females, as well as for both sexes together), we compared the similarity of spatial distributions by calculating the expected fraction of shared presences (ESP), as recently proposed by Godsoe (2014). A generalization of Sørensen's similarity, the ESP ranges between 0 and 1.

2.4. Measurement of ecological niche overlap

To quantify the similarity in the ecological requirements of wild- and captive-born individuals, we calculated Schoener's D (Schoener 1968, reviewed by Warren et al. 2008), a measure of the amount of niche overlap within the environmental space, which varies from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap). We then performed statistical tests of niche hypotheses (equivalency and similarity, Warren et al. 2008). To test a niche equivalency hypothesis, 100 datasets with the same initial number of occurrences were randomly drawn from the pool of all occurrences (considered separately for males, females, or both sexes and for captive- and wild-hatched individuals). We then calculated the simulated values of D. If the observed value of D falls within the range of 95% of the simulated values, the null hypothesis cannot be rejected, and the niches are considered statistically equivalent (Broennimann et al., 2012). The niche similarity test, less conservative, determines whether niches are more similar than expected at random. We calculated the overlap between the niche of captive-born Houbaras and the randomly shifted density of occurrences of wild-hatched and *vice versa*. This process was repeated 1000 times. The null hypothesis (i.e., niches are no more similar to one another than expected at random) was rejected if the observed overlap was greater than 95% of the simulated values of overlap.

Following Broennimann's analysis framework (2012), we computed these measures and tests of niche overlap from the density estimates in environmental space to correct for bias related to the availability of environmental space for the species.

We then performed a principal components analysis (PCA) directly from the occurrences of wild- and captive-born individuals (separately for males, females, and for both sexes). The niche comparison was thus independent of the niche modeling methods and of uncertainty in the predictions of species distribution (Smith and Donoghue, 2010). The PCA was calibrated on the entire environmental space of the study area (hereafter called PCA-env), the most robust approach selected by Broennimann et al. (2012) to quantify the niche overlap. To describe the environmental space, we used the same eight environmental variables that were selected for ecological niche modeling (see details in Appendix B). The scores of the occurrences on the first two axes of PCA-env were projected onto a 100 × 100 grid, and a smoothed density of occurrences in environmental space was calculated using a kernel density function (using the default settings of Broennimann et al., 2012) to compare ecological niches independently of sampling effort and of the spatial resolution of the environmental grid. The measures and tests of niche overlap were performed from the script provided by Broennimann et al. (2012) in R v3.0.1 (R Core Team, 2013).

3. Results

3.1. Ecological niche modeling and similarity of distribution

The average values of the true skill statistic (TSS) across the seven modeling techniques of each of the six ensemble models were high (TSS: mean = 0.816 ± 0.109). Figure 2 shows the predicted distributions of wild- and captive-born individuals from ensemble models (i.e., the probability of presence). The uncertainty in each ensemble model, estimated from the coefficient of variation of predictions of constituent models, is shown in Appendix C. The expected fraction of shared presence (ESP) between wild- and captive-born Houbaras was 0.425 for both sexes, 0.403 for females, and 0.258 for males.

3.2. Ecological niche overlap

The amount of niche overlap between wild- and captive-born Houbaras was high (D = 0.691). The hypothesis of niche equivalency was rejected: the difference between the niches was significant (P = 0.0198). A two-way test of niche similarity showed

that the niches of wild- and captive-born Houbaras were more similar than expected by chance (similarity test, $P < 0.01$).

The first two PCA-env axes explained almost 60% of the total variation of environmental background. PCA-env showed a distribution of Houbaras structured according to the first axis (36.83% variation explained) by a decreasing elevation gradient (associated, on average, with higher minimum and maximum temperatures and a lower proportion of open grassland) and according to the second axis (22.2% variation explained) by an aridity gradient (associated, on average, with higher maximum temperatures, more precipitation seasonality, a higher proportion of sandy desert and a lower proportion of stony desert) (Figure 3 and Figure 4). While the environmental space was largely shared by wild- and captive-born Houbaras, a portion specific to the wild-hatched Houbaras was characterized by lower elevation and associated with higher minimum and maximum temperatures (axis 1) and a more arid environment (axis 2) (Figure 3 and Figure 4).

Sex-separated comparisons between wild- and captive-born Houbaras showed a higher overlap for males ($D = 0.858$) than for females ($D = 0.685$). The niches of wild- and captive-born males were statistically equivalent (equivalency test, $P = 0.36$) and more similar than expected by chance (two-way test of similarity, $P < 0.01$). The niches of females were not equivalent (equivalency test, $P = 0.0198$) but more similar than expected by chance (two-way test of similarity, $P < 0.01$).

Figure 2: Predictions (probability of presence) of ecological niche models for

(a) wild-hatched (left) *vs.* captive-born (right) males and females

(b) wild-hatched (left) *vs.* captive-born (right) females

(c) wild-hatched (left) *vs.* captive-born (right) males

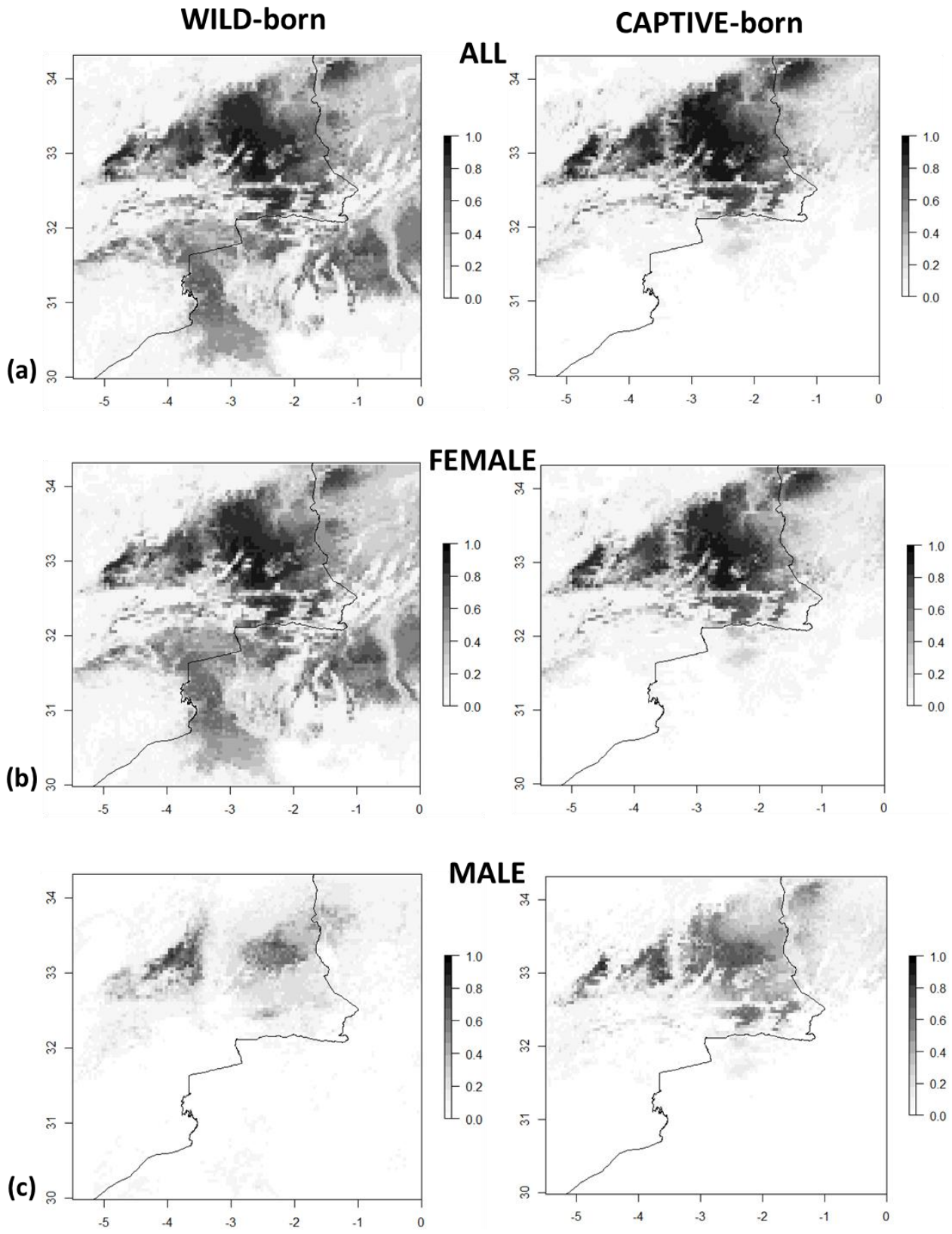

WILD-born
CAPTIVE-born
ALL
FEMALE
MALE
(a)
(b)
(c)
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
34
33
32
31
30
-5
-4
-3
-2
-1
0

Figure 3: Comparison of the use of environment by wild-hatched and captive-born Houbaras using a principal components analysis calibrated on environmental background (PCA-env) of smoothed density of occurrences (gray shading) of:

(a) wild-hatched (left) *vs.* captive-born (right) males and females

(b) wild-hatched (left) *vs.* captive-born (right) females

(c) wild-hatched (left) *vs.* captive-born (right) males

Solid and dotted lines correspond to 100% and 50% of the available environment space, respectively.

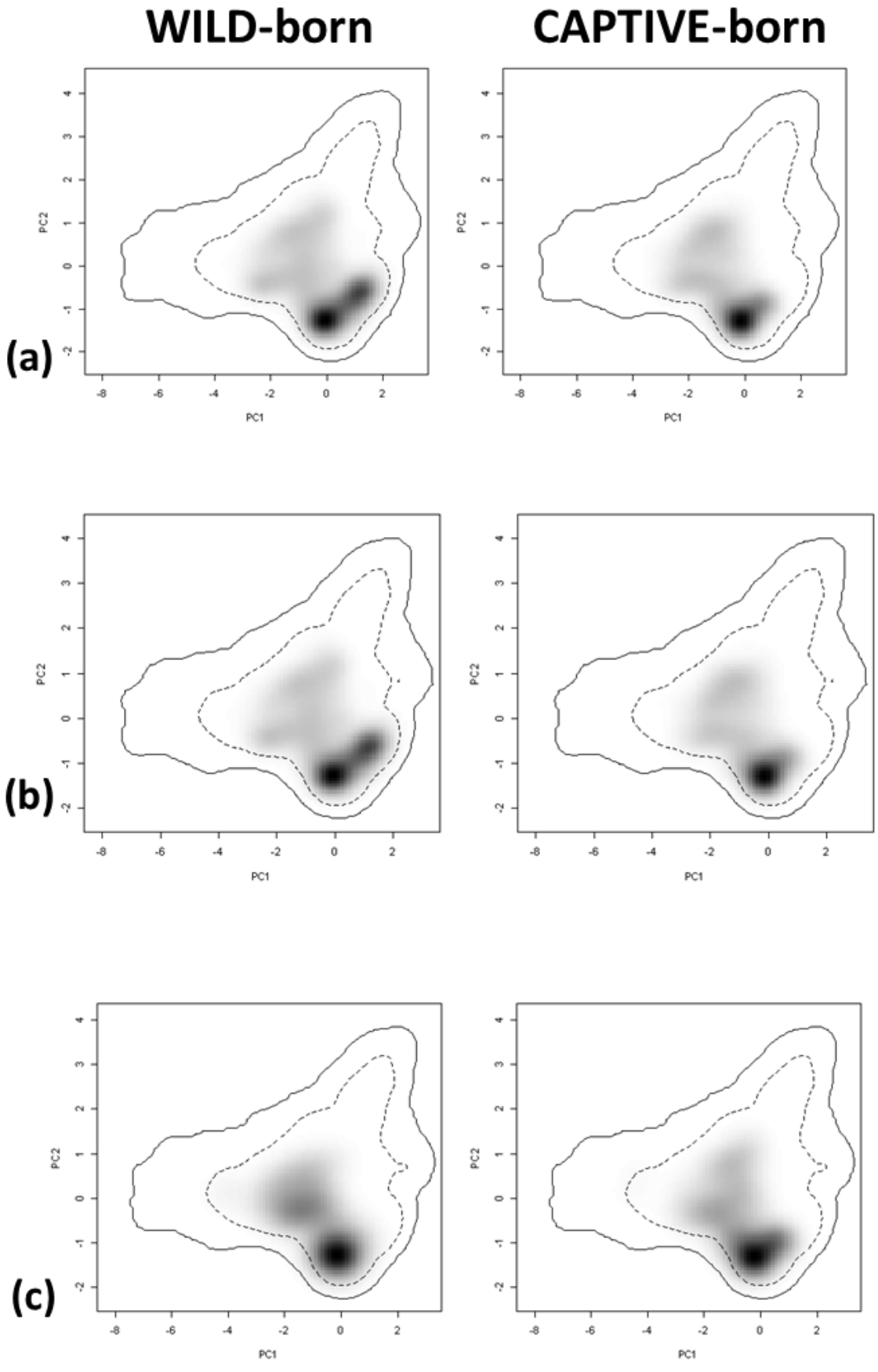
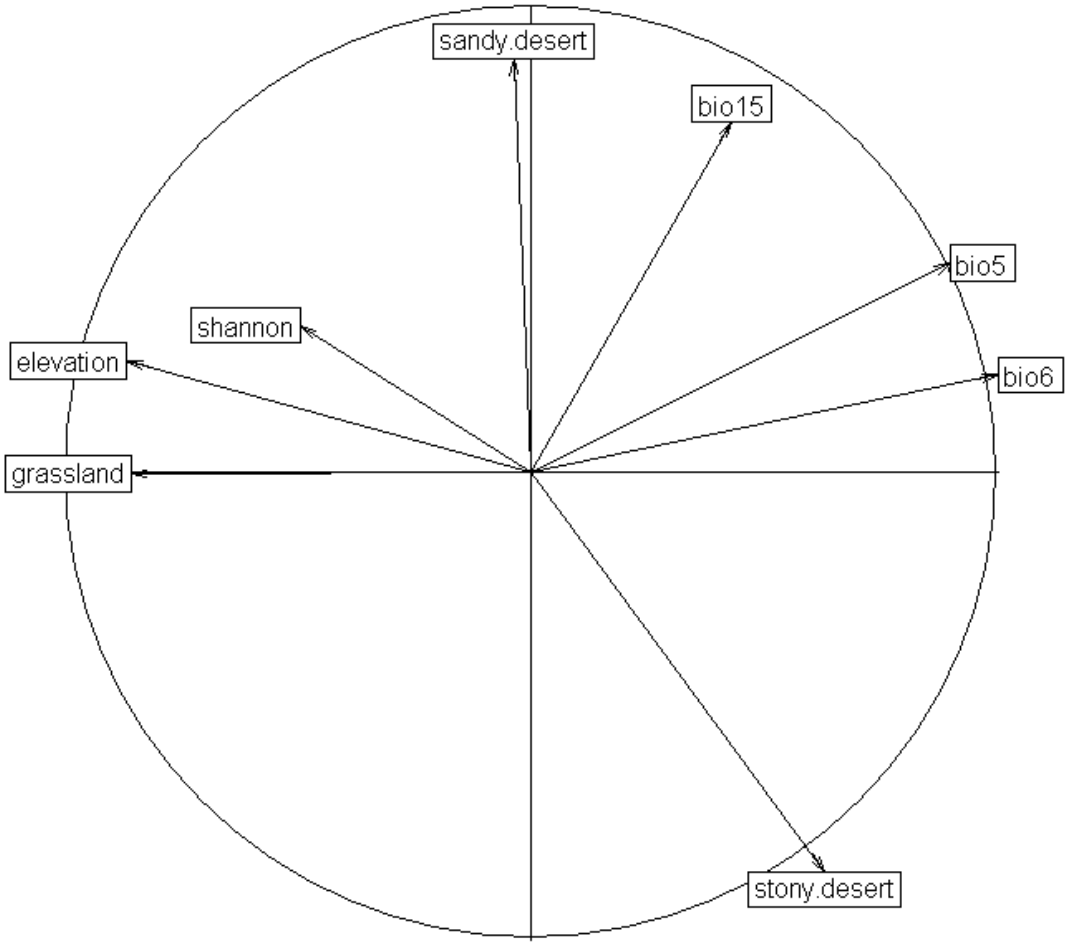

WILD-born
CAPTIVE-born
(a)
(b)
(c)
PC1
PC2

Figure 4: Loadings of environmental variables on the two first axes of the principal components analysis (PCA-env):

minimum ("bio6") temperature of the coldest month and maximum ("bio5") of the warmest month, precipitation seasonality ("bio15"), percentage of pixels covered by sandy desert, stony desert and sparse grassland ("sandy desert", "stony desert" and "grassland", respectively), Shannon's index ("Shannon"), and standard deviation of elevation ("elevation").



4. Discussion

Although Osborne & Seddon (2012) advocated the use of predictions from niche models to assess the quality of potential release areas for conservation translocation programs, there are few assessments of the post-release use of a species ecological niche by translocated individuals. This lack of information is primarily due to the difficulties in monitoring a large number of released individuals at large spatial and temporal scales. In this study, we benefited from monitoring data gathered from a large-scale long-term reinforcement program dedicated to the Houbara in Morocco (Hardouin et al., 2014; Lacroix, 2003), with hundreds of mature wild-hatched and captive-born individuals tracked with radio or satellite transmitters, to model and compare the niches of wild-hatched and of captive-born translocated individuals. Niche models are usually developed using presence data, i.e., all locations where a species has been observed, with generally very few spatial replicates for the same individual, but they are also efficient when using the tracks of marked individuals, e.g., if the same individual provides a large number of presence locations (Jiguet et al., 2010). Using tracks is also a way to partly avoid biases due to heterogeneous sampling effort and the varying detection probability of a species across different habitats and spatial areas.

We first modeled the ecological niche of the wild-hatched individuals, using bioclimatic, land use, and topographic variables. We projected this ecological space onto the geographical space. By further studying the use of this 'wild' ecological niche by captive-born released individuals, we found that wild- and captive-born individuals share a large part of the species ecological space: their niches are statistically similar, although they are not equivalent. Assessing the niche wilderness of released individuals should be a critical step in the case of reinforcement programs, which aim to reintegrate captive-born individuals in small or declining wild populations. A niche shift between captive- and wild-hatched individuals could potentially ensue from different evolutionary processes affecting the fundamental niche, such as differences in genetic diversity, evolution of competitive ability or hybridization, which may arise from the pool of captive-breeding birds (Blossey & Nötzold 1995) or from different outcomes of biotic interactions affecting the realized niche (e.g., Keane & Crawley 2002; Dietz & Edwards 2006).

We found that captive-born Houbaras use the species ecological niche similarly to wild-hatched individuals: their respective modeled niches are more similar than expected by chance, with a high level of overlap, a pattern also found for males and females when analyzed separately. A difference in biotic constraints on captive- and wild-hatched individuals, e.g., in terms of predation, competition, parasitism, or pathogens, could result in difference between the modeled niches of the two group (Wisz et al., 2013). Here, we can hypothesize that the outcomes of biotic interactions shaping the realized niche of wild- and captive-born individuals do not differ, at least for individuals that survived to maturity. Indeed, within the reinforcement program considered in this study, the release sites of captive-born individuals initially hold relict wild populations (Figure 1, Appendix D). Nevertheless, when faced with similar biotic constraints, captive-born released individuals and wild-hatched individuals could have responded differently. For example, mortality is often high immediately after release in translocation programs (Tavecchia et al., 2009), as captive-born individuals are more sensitive to predation or to environmental stochasticity (Blomberg et al., 2013; Hardouin et al., 2014). In this case of population reinforcement, captive-born individuals might encounter high intraspecific competition on release sites because of the presence of other released congeners or of wild-hatched individuals. However, the modeled niche of captive-born individuals does not reflect competitive exclusion by wild-hatched individuals. Indeed, the niche core, i.e., the area of higher density of niche use, of captive-born individuals is consistent with the niche core of wild-hatched individuals (Figure 3a), with an especially strong match for males. The realized niche of captive-born individuals was thus not restricted to a peripheral part of the species ecological space but is clearly included in the realized niche of wild-hatched individuals. This finding suggests a successful adaptation of captive-born individuals to the environmental conditions that are associated with wild-hatched individuals when they settle to breed.

Although the observed niches of wild- and captive-born Houbara are more similar than expected by chance, they are not statistically equivalent. Indeed, although wild- and captive-born Houbaras share a large part of the environmental space, the ecological niche of wild-hatched individuals encompasses a wider range of environmental conditions (see Figure 3a, showing a niche core for wild-hatched individuals that is not shared by captive-born individuals). A part of the species

ecological niche, specific to wild-hatched females, is characterized, on average, by higher minimum and maximum temperatures and a more arid environment (Figure 3b and Figure 4). These differences in the use of ecological space might be explained, at least in part, by potential differences in the age of wild- and captive-born individuals. As captive-born females are released during their first year of life, we at least recorded their first known breeding events as young mature adults (first breeding record event at 842 ± 443 days, mean ± SD), whereas wild-hatched females may have bred several times before being captured, equipped and monitored. At the first known breeding event, the wild-hatched individuals of our sample are, thus, expected to be, on average, older than the captive-born individuals. Although female Houbaras do not show high natal dispersal (Hardouin et al. 2012 in wild-hatched, Hardouin et al. 2014 in captive-born individuals), they disperse farther from year to year between their breeding attempts (breeding dispersal), which results in a larger lifelong range of use within geographic and environmental spaces by older birds. Furthermore, the wider use of available environmental conditions by wild-hatched individuals might have been successfully demonstrated because females were tracked with satellite transmitters. Satellite transmitters ensure monitoring over large dispersal distances without relying on terrestrial or aerial telemetry, as required for VHF transmitters, and notably beyond the southern Moroccan border toward the more arid Saharan climate. Interestingly, no captive-born females equipped with satellite transmitters used these hotter and more arid desert environments where wild-hatched females dispersed.

We found a higher similarity of ecological niche between wild- and captive-born males than between females. Likewise, the ecological niches of wild- and captive-born males were more similar than expected by chance, and the same was the case for the ecological niches of wild- and captive-born females. In addition, niche overlap was higher between males than between females (D = 0.858 between wild- and captive-born males vs. D = 0.685 between females), and unlike the niches of females, the niches of wild- and captive-born males were statistically equivalent. Because males and females have different activities during breeding seasons and, thus, different ecological requirements (Hingrat et al., 2008), we expected such contrasting responses. Just as in other lekking species, natal dispersal is sex-biased in Houbara: males exhibit longer dispersal distances than females (Hardouin et al., 2012). From their first breeding onwards, males are partially territorial,

concentrating their activities around their display sites and exhibiting high year-to-year fidelity to their display sites (Hingrat et al., 2004). Nevertheless, the low expected fraction of shared presence (ESP = 0.258 between wild- and captive-born males) suggests that, although their ecological requirements were similar, they were distributed differently in the geographic space. Wild-hatched males were primarily captured in the steppe areas of a plain called Al Baten, a protected area where the largest remnant wild Houbara population is found and where captive-born individuals were not released (Appendix D). These results suggest a successful establishment of new lekking grounds by captive-born translocated Houbaras, which settled within a similar ecological niche in an area with a greater geographical extent.

Conclusions

Ecological niche models (ENMs) are powerful statistical tools to estimate species ecological requirements from presence data and environmental variables. When modeling the requirements of declining populations, it is critical to keep in mind that the current distribution of a species may not indicate the only suitable habitats (Osborne and Seddon, 2012). In the case of Houbara, population reinforcement takes place in Morocco in a network of areas protected from poaching where a significant part of the remnant wild population occurs. ENMs may yet become widespread as a methodological aspect of conservation translocations to select the release areas in agreement with the species ecological requirements or to assess the post-release use of the environmental space (Guisan et al., 2013). In this context, the Houbara reinforcement scheme considered in this study is a pioneering system to test the efficacy of niche models to evaluate the niche wilderness of released individuals because of an extensive monitoring effort. Radio or satellite tracking provides an efficient feedback on the post-release use of ecological niche by translocated individuals, even from a small numbers of monitored individuals (Hirzel et al., 2004; Jiguet et al., 2010). We propose an analysis framework based on the recent developments of metrics to compare species ecological requirements (Broennimann et al., 2012; Godsoe, 2014), supporting the further use of ENMs for pre-release planning and post-release evaluation of translocation programs.

Acknowledgements

This project was funded by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) under the leadership of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H. H. Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC and H. E. Mohammed Al Bowardi Deputy Chairman of IFHC for their support, F. Lacroix (General Manager of RENECO for Wildlife Preservation) and G. Leveque (Operation Manager of ECWP). We sincerely thank all ECWP's staff from Ecology and Release divisions who took part to data collection. Particular thanks go to S. Boullenger, E. Le Nuz,, C. Lucas and L. Hardouin for their efficiency in dataset preparation. We thank B. Leroy for his help with the selection of environmental variables for niche modelling.

References

Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). J. Appl. Ecol. 43, 1223–1232. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol. Evol. 22, 42–7. doi:10.1016/j.tree.2006.09.010

Armstrong, D.P., Castro, I., Griffiths, R., 2007. Using adaptive management to determine requirements of re-introduced populations: the case of the New Zealand hihi. J. Appl. Ecol. 44, 953–962. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01320.x

Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C.H., Thuiller, W., 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? Methods Ecol. Evol. 3, 327–338. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

BirdLife International, 2014. Chlamydotis undulata. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. [WWW Document]. URL <www.iucnredlist.org> (accessed 8.9.14).

Blomberg, E.J., Gibson, D., Sedinger, J.S., Casazza, M.L., Coates, P.S., 2013. Intraseasonal variation in survival and probable causes of mortality in greater sage-grouse Centrocercus urophasianus. Wildlife Biol. 19, 347–357. doi:10.2981/13-001

Blossey, B., Nötzold, R., 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. Ecology 83, 887–889.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H., Guisan, A., 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 481–497. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x

Chargé, R., Sorci, G., Saint Jalme, M., Lesobre, L., Hingrat, Y., Lacroix, F., Teplitsky, C., 2014. Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? Evol. Appl. 7, 521–532. doi:10.1111/eva.12150

Dietz, H., Edwards, P., 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. Ecology 87, 1359–1367.

Godsoe, W., 2014. Inferring the similarity of species distributions using Species' Distribution Models. Ecography (Cop.). 37, 130–136. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00403.x

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S. a, Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B. a, Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. Ecol. Lett. 16, 1424–1435. doi:10.1111/ele.12189

Hardouin, L., Nevoux, M., Robert, A., Gimenez, O., Lacroix, F., Hingrat, Y., 2012. Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. Oikos 121, 804–812. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20313.x

Hardouin, L.A., Robert, A., Nevoux, M., Gimenez, O., Lacroix, F., Hingrat, Y., 2014. Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. J. Appl. Ecol. n/a–n/a. doi:10.1111/1365-2664.12302

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Chalah, T., Orhant, N., 2008. Environmental and social constraints on breeding site selection . Does the exploded-lek and hotspot model apply to the Houbara bustard Chlamydotis undulata undulata ? 393–404. doi:10.1111/j.2008.0908-8857.03994.x

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Y, J.S., Rautureau, P., Seabury, J., 2004. Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata undulata. Ibis (Lond. 1859). 146, 314–322. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00263.x

Hirzel, A.H., Posse, B., Oggier, P.-A., Crettenand, Y., Glenz, C., Arlettaz, R., 2004. Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. J. Appl. Ecol. 41, 1103–1116. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00980.x

Islam, M.Z., Singh, a., Basheer, M.P., Judas, J., Boug, a., 2013. Differences in space use and habitat selection between captive-bred and wild-born houbara bustards in Saudi Arabia: results from a long-term reintroduction program. J. Zool. 289, 251–261. doi:10.1111/jzo.12002

IUCN/SSC, 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland.

Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Chevallier, D., 2010. Predictive distribution models applied to satellite tracks: modelling the western African winter range of European migrant Black Storks Ciconia nigra. J. Ornithol. 152, 111–118. doi:10.1007/s10336-010-0555-3

Keane, R., Crawley, M., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends Ecol. Evol. 17, 164–170.

Lacroix, F., 2003. The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self sustaining population of Houbara bustards in eastern Morocco. Houbara News 5, 2.

Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Thuiller, W., 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. Divers. Distrib. 15, 59–69. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00491.x

Morales, M.B., Jiguet, F., Arroyo, B., 2001. Exploded leks: what bustards can teach us. Ardeola 48, 85–98.

Osborne, P.E., Seddon, P.J., 2012. Selecting suitable habitats for reintroductions: variation, change and the role of Species Distribution Modelling, in: Reintroduction Biology: Integrating Science and Management. p. 528.

R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing.

Seddon, P.J., 1999. Reintroductions, introductions, and the importance of post-release monitoring: lessons from Zanzibar. Oryx 33, 89–97.

Smith, S. a, Donoghue, M.J., 2010. Combining historical biogeography with niche modeling in the Caprifolium clade of Lonicera (Caprifoliaceae, Dipsacales). Syst. Biol. 59, 322–41. doi:10.1093/sysbio/syq011

Tavecchia, G., Viedma, C., Martínez-Abraín, A., Bartolomé, M.-A., Gómez, J.A., Oro, D., 2009. Maximizing re-introduction success: Assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. Biol. Conserv. 142, 3005–3012. doi:10.1016/j.biocon.2009.07.035

Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., 2013. biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling.

Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M., 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. Evolution (N. Y). 62, 2868–83. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x

Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D. a, Aastrup, P., Svenning, J.-C., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 88, 15–30. doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x

Wolf, C.M., Jr, T.G., Griffith, B., 1998. Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. Biol. Conserv. 86.

Appendix A – Details of the capture/release and monitoring of wild- and captive-born Houbaras

Trapping of wild-hatched Houbaras

The Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP, http://www.ecwp.org/) has performed trapping of Houbaras to study the behavior and ecology of wild populations of the Houbara since 1996 (Hingrat et al. 2004). Adult Houbara were trapped in the study area in Eastern Morocco during breeding seasons.

Females were caught using nylon snares placed around the nest or surrounding wild-caught chicks (Launay et al., 1999; Seddon et al., 1999). All chicks at a given nest were captured (to avoid any abandonment by the female) by hand and restrained in a fabric bag (large enough to contain three chicks), which was placed under the shade of a bush surrounded by snares. Fieldworkers stayed close enough (i.e., approximately 300 m) to continuously monitor the chicks (i.e., the bag) and the snares using a telescope. Trapped chicks called their mother, and consequently, they could not be fed or watered. If the female did not come back after 15 minutes, the trapping was canceled and the chicks released. The fieldworkers made observations through a telescope to confirm that the chicks would rejoin their mother. We never experienced chick abandonment.

For males, snares were placed around a live (from ECWP captive breeding) or dummy female on their displaying sites (Hingrat et al., 2004). Birds were banded with a unique metal leg band.

Release of captive-born Houbaras

Two ECWP breeding stations were established in Morocco for captive breeding (in Missour in 1995 and Enjil in 2005). A detailed description of the breeding program can be found in Lesobre et al. (2008) and Chargé et al. (2010, 2014).

Before release, each individual was weighed (± 1 g), blood-sampled (for molecular sexing) and tagged with a metal ring or subcutaneous electronic micro-chip. Prior to 2006, Houbara were tagged on the left tarsus with an aluminum ring (12.5 mm diameter) bearing a unique ID number and the ECWP address. Beginning in 2006, all individuals were subcutaneously micro-chipped (Trovan ID100 Implantable Transponder, Dorset Group, Aalten, Netherlands) in the right tibia (injected via a single-use sterilized needle). Trovan ID100 chips are bio-compatible, pre-sterilized and specifically designed for animal identification. Their use is endorsed by the Captive Breeding Specialist Group (CBSG) of the IUCN. Microchips were implanted one month before release to control for any adverse effects such as infection,

migration in the body or rejection. Bird handling and sampling were performed by trained bird keepers or doctors of veterinary medicine affiliated with the ECWP to minimize any adverse effects (e.g., myopathy, trauma).

Prior to the release, all birds were checked for disease by the ONSSA ("Office National de Sécurité Sanitaire des Produits Alimentaires"). All releases were recorded by the "Haut-Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification".

Houbaras were released during two periods: in autumn (from August to December) and in spring (from March to May). In autumn, Houbaras are primarily released in non-hunted areas to avoid direct mortality and disturbance due to hunting. The releases varied by site and group size (from 4 to 498 Houbara per release, median = 18) over time. Houbaras were released at an average age of (mean ± SD) 247 ± 113 days.

Equipment and monitoring of satellite-monitored individuals

The satellite transmitters used in this study were backpack solar-powered transmitters: PTT-100 30/45g Solar GPS PTT (Microwave Telemetry, Inc., Maryland, USA). Satellite-transmitters were programmed to collect data every two hours during daylight and to download the data every 24 h.

To identify breeding events of individuals equipped with satellite transmitters, data from an Argos system (CLS, Toulouse, France) were analyzed several times per week using a Geographic Information System (GIS) framework to check individuals' movements. If no movement was observed (stationary locations, high site fidelity), fieldworkers then checked at the last recorded location to determine whether the individual was dead or a female was nesting.

Equipment and monitoring of VHF radio-monitored individuals

The VHF transmitters used in this study were battery-powered necklace units with mortality signals: 11 g model RI-2B-M, 20 g model RI-2D-M (Holohil System Ltd., Ontario, Canada) and 19 g solar-powered backpack (Merlin Systems Inc, Boise, Idaho, USA).

From their release to 90 days (± 10 days) post-release, VHF radio-equipped individuals were located twice a week. Then, they were located once a week for females and every two weeks for males.

During the breeding seasons, VHF-equipped females were located twice a week. The activity of the females was observed with binoculars and telescopes to locate

the nests. For the males, supplementary radiotracking sessions were conducted 3 h before sunrise and 2 h after sunset, when males perform their courtship, to locate their displaying site.

Houbaras were primarily monitored from the ground at their last location within a radius buffer of 5 km. Ground radiotracking was performed by direct observation from 4-wheel drive vehicles using a portable scanner-receiver and a 3-element Yagi antenna (AF Antronics, Inc., Urbana, Illinois, USA).

If they were not detected, Houbaras were the object of a further search using aerial telemetry (detection up to 80 km) for 6 months within an approximate radius of 40 km from their last location. Aerial locations were taken from a Maule-7 B-235 aircraft using one 2-element Yagi antenna fixed to each wing strut. Houbaras were systematically sought during other aerial telemetry procedures (i.e., when searching for other "lost" birds). After six months without any relocations, an individual was considered "lost", and searching was suspended.

References

Chargé, R., & Saint-Jalme, M. (2010). Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. Journal of Animal Ecology, 843–850. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01696.x

Chargé, R., Sorci, G., Saint Jalme, M., Lesobre, L., Hingrat, Y., Lacroix, F., & Teplitsky, C. (2014). Does recognized genetic management in supportive breeding prevent genetic changes in life-history traits? Evolutionary Applications. 7(5), 521–532.

Emirates Center for Wildlife Propagation. http://www.ecwp.org/

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Y, J. S., Rautureau, P., & Seabury, J. (2004). Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata undulata. Ibis, 146(2), 314–322. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00263.x

Launay, F., Combreau, O., Aspinall, S. J., Loughland, R. A., Gubin, B., & Karpov, F. (1999). Trapping of breeding houbara bustard (Chlamydotis undulata), 27(3), 603–608.

Lesobre, L., Lacroix, F., Caizergues, A., Hingrat, Y., Chalah, T., & Saint-Jalme, M. (2009). Conservation genetics of Houbara Bustard (Chlamydotis undulata undulata): population structure and its implications for the reinforcement of wild populations. Conservation Genetics, 11(4), 1489–1497. doi:10.1007/s10592-009-9979-9

Seddon, P. J., Launay, F., van Heezik, Y., & Al Bowardi, M. (1999). Methods for live trapping Houbara Bustards. Journal of Field Ornithology, 70(2), 169–181.

Appendix B – Environmental data

1) Initial pool of environmental predictors

We chose a comprehensive set of 14 environmental predictors, previously used for Houbara distribution modeling (Monnet et al., in press) and reflecting several key characteristics of the ecological niche of the species. We summarized these predictors according to the 2.5 arc-minute (approximately 4.5 km × 4.5 km) grid of the Worldclim database:

- 8 bioclimatic variables

1) mean annual temperature (BIO1)

2) minimum temperature of the coldest month (BIO6)

3) maximum temperature of the warmest month (BIO5)

4) temperature seasonality (standard deviations of mean monthly temperatures) (BIO4)

5) annual precipitation (BIO12)

6) precipitation of the driest month (BIO14)

7) precipitation of the wettest month (BIO13)

8) precipitation seasonality (coefficient of variation of monthly precipitations) (BIO15)

from the Worldclim database (Hijmans et al. 2005):

- 1 topographic variable

We calculated the standard deviation of elevation from the CIGAR-CSI SRTM 250 m database within each grid cell (Jarvis et al. 2008). It is expressed in meters and varies from 0 to 529.9 meters.

- 1 hydrological variable

We calculated a mean annual soil water stress from the monthly soil water stress provided by CGIAR-CSI Global Soil-Water Balance Database with a resolution of 30 arc-seconds (i.e., approximately 920 meters at the equator) (Trabucco & Zomer 2010). The mean annual soil water stress describes the mean annual fraction of soil water content available for evapotranspiration processes (expressed as a percentage).

- 4 land-use variables

We selected the three main land-use classes of the study area (Figure 1) from the Global Land Cover of Africa (1 km² pixel resolution; Mayaux et al. 2003):

(1) sandy desert,

(2) stony desert,

(3) sparse grassland.

We calculated the percentage covered by these three classes within each cell of the environmental grid in the study area.

We calculated the Shannon information index of land-use heterogeneity in each grid cell of the study area from the percentage of each Global Land Cover land use classes.

2) Selection of intercorrelated variables significantly predicting the distribution (method of Leroy et al. 2013)

First, we identified two groups of intercorrelated variables using a Pearson correlation coefficient:

1) BIO6, BIO14

2) BIO1, BIO4, BIO5, BIO12, BIO13, mean annual soil water stress

We then calibrated all modeling techniques with these two groups of variables and ran the variable importance procedure of the BIOMOD function. For each group, we then selected the variable with the highest average importance among all the models:

1) BIO6

2) BIO5

Finally, we retained eight uncorrelated variables. Each retained variable represents one group of intercorrelated variables:

- minimum temperature of the coldest month (BIO6)
- maximum temperature of the warmest month (BIO5)
- precipitation seasonality (coefficient of variation of monthly precipitations) (BIO15)
- % of pixel covered by sandy desert
- % of pixel covered by stony desert
- % of pixel covered by sparse grassland
- Shannon index of land cover
- standard deviation of elevation

References

Global Land Cover 2000 Project, http://bioval.jrc.ec.europa.eu/products/glc2000/glc2000.php

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005 Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 1978, 1965–1978. (doi:10.1002/joc.1276)

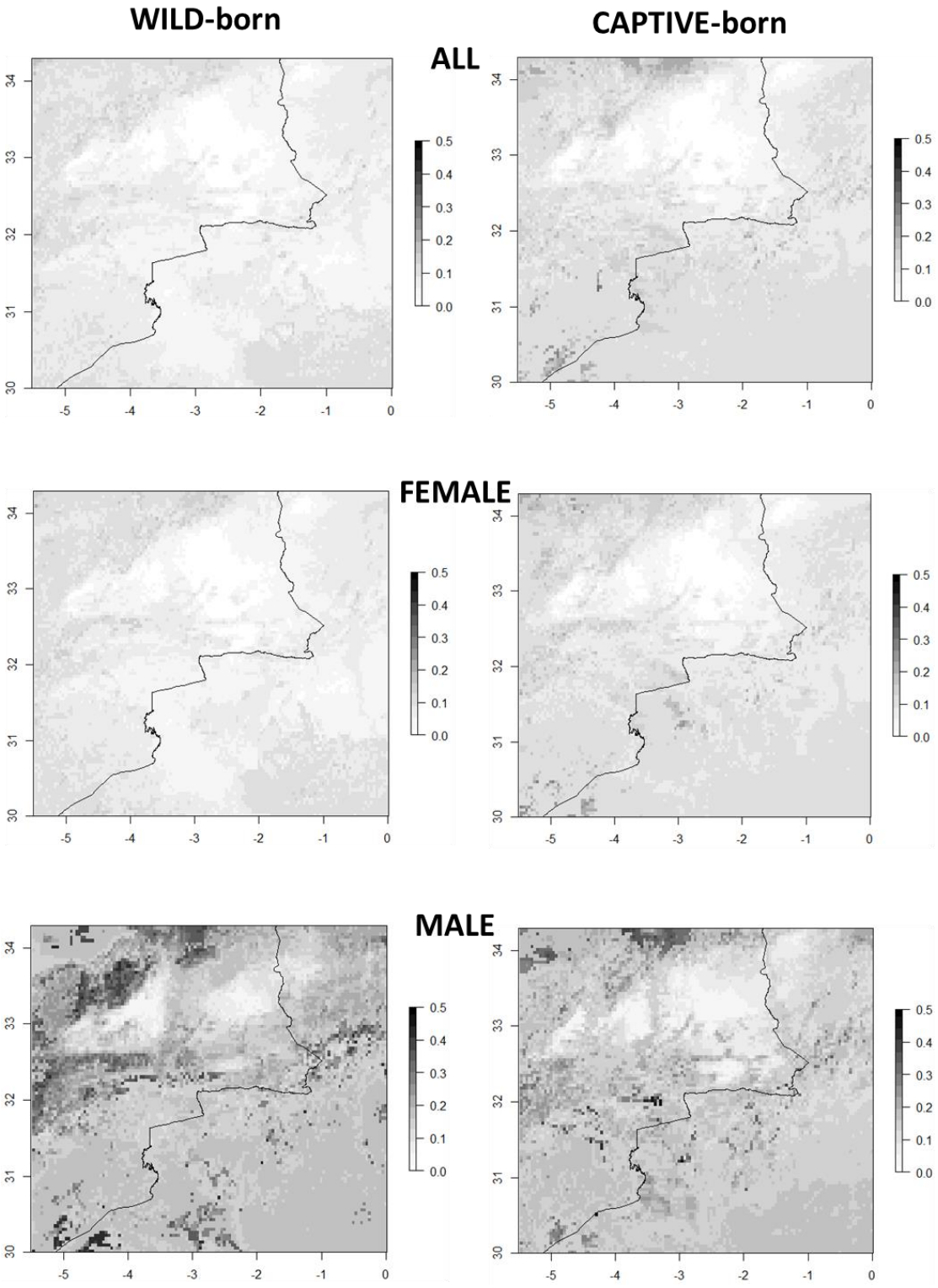
Jarvis, A., Reuter, H.I., Nelson, A. & Guevara, E. 2008 Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database at http://www.cgiar-csi.org

Mayaux P., Bartholomé E., Massart M. et al. 2003 A land cover map of Africa. European Comission, Joint Research Center Publications Reposery, EUR 20665 EN

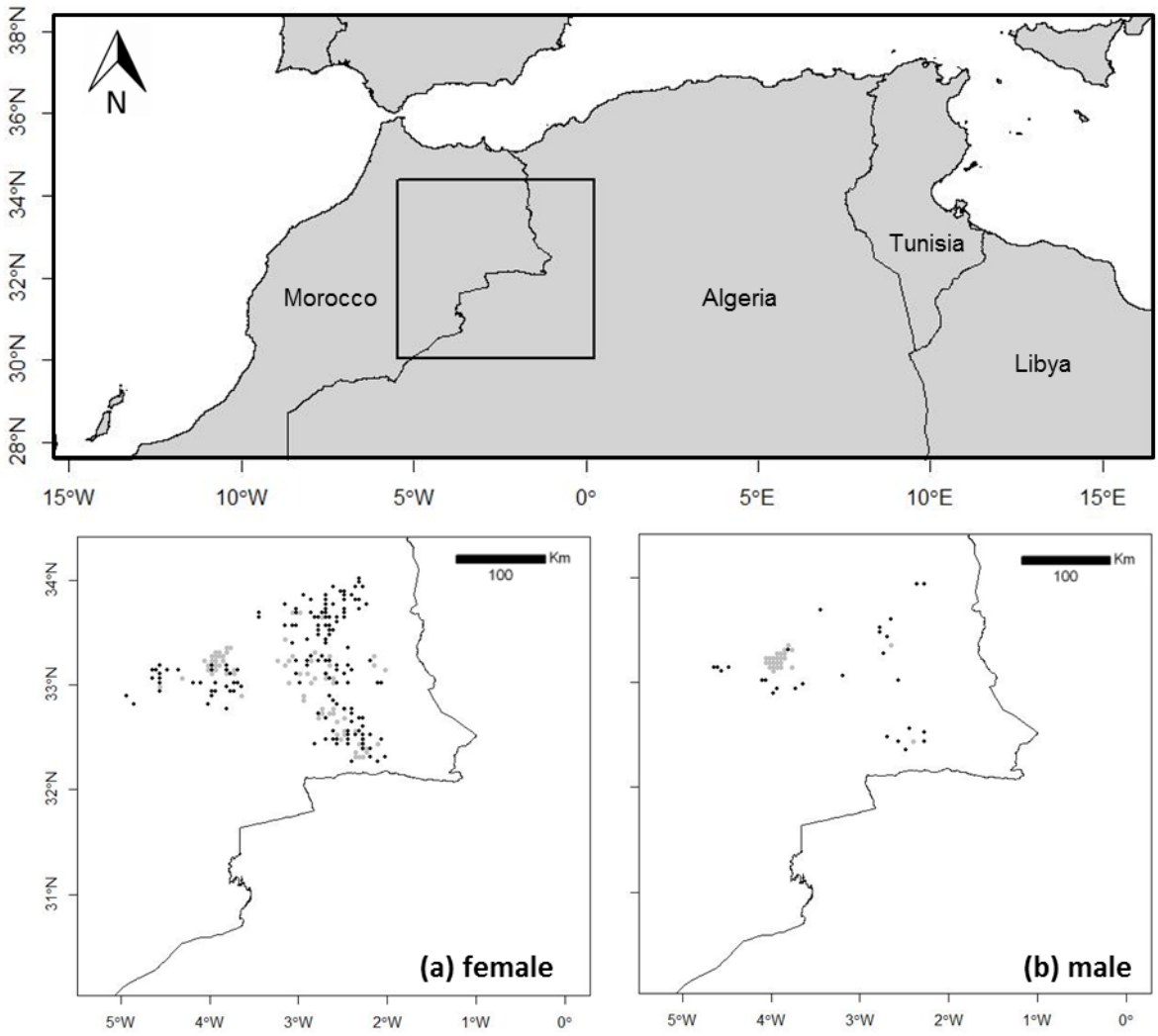
Monnet, A.-C., Hardouin, L.A., Robert, A., Hingrat Y., Jiguet, F. Linking demographic rates and species habitat suitability: inference from post-release movements in a reinforced bird population. Oikos, *In press*

Trabucco, A., & Zomer, R.J. 2010. Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at http://www.cgiar-csi.org

Appendix C - Map of the uncertainty in ecological niche modeling



Appendix D - Map of the release and capture sites



Location of the study area in North Africa. Locations of capture sites of wild-hatched (gray circles) and release sites of captive-born (black circles) (a) female and (b) male Houbara.

Wild-hatched males (gray circles) were captured primarily in the Al Baten area (centered at 33.23°N - 03.94°W).

Discussion du chapitre 2

Lien entre la qualité d'habitat et la survie et le mouvement des individus lâchés dans les premiers stades de la vie des individus

Le lâcher expérimental au sein du renforcement des populations marocaines d'Outarde houbara a été mis en place pour étudier l'effet de la qualité de niche sur la survie et le mouvement des individus lâchés dans les premiers stades de leur vie, grâce à un suivi continu des individus avec des émetteurs satellites.

Tout d'abord, les lâchers de l'expérience se sont soldés par un taux de mortalité particulièrement élevé avec un fort coût au lâcher à court terme. La dégradation des conditions climatiques a entrainé une baisse générale de la survie au cours des dix dernières années du programme de renforcement et les sécheresses de 2012 et 2013 peuvent expliquer au moins en partie ces faibles probabilités de survie au cours de l'expérience (Hardouin et al., 2014). Alors qu'on s'attendait à ce que la survie à court terme puisse être directement liée à la qualité de la niche du site de lâcher, cette dernière n'explique pas les différences de survie à court terme, son importance relative pouvant être modulée par les multiples facteurs affectant la survie immédiatement après le lâcher (stress lié aux procédures de lâchers et à la nouveauté de l'environnement, Dickens et al. 2010 ; prédation, Blomberg et al.; 2013).

La qualité de niche expérimentée par les individus dans les premiers stades de leur vie n'a pas d'effet sur la survie. En revanche, l'expérience a mis en évidence des différences de survie et de comportements de dispersion entre les deux zones d'études : Tata et Oriental. Contrairement à l'Oriental, le site de Tata, caractérisé par des faibles qualités d'habitat, apporterait peu d'opportunités aux individus pour disperser vers des habitats de meilleure qualité, puisque Tata comporte certes des habitats de bonne qualité, mais qui sont isolés. Cet exemple concret illustre l'importance de la qualité de la niche lors de la sélection de sites de lâcher précis. Les modèles de niche peuvent ainsi apporter une estimation de la qualité de l'habitat d'une large zone autour du site précis de lâcher. A cette échelle, l'estimation est rarement entreprise dans les programmes de translocations où les efforts d'évaluation sont souvent concentrés sur le site de lâcher lui-même. Elle peut aussi guider la sélection d'un site précis de lâcher puisque à qualité équivalente deux sites de lâchers peuvent être inclus dans des aires de qualité d'habitat plus ou moins favorables.

Utilisation des conditions environnementales spécifiques aux populations sauvages par les individus lâchés établis

A plus long terme, l'objectif était d'évaluer si les individus élevés en captivité et lâchés, une fois qu'ils sont établis pour la reproduction, utilisent la même niche écologique que les individus nés sauvages. Au bilan, les individus lâchés partagent une large part de la niche écologique des individus sauvages, suggérant une adaptation réussie aux conditions environnementales spécifiques à l'espèce. Cependant, une part de la niche, caractérisée par un environnement désertique plus aride, est spécifique aux individus sauvages et résulte de la dispersion de femelles vers le sud, sur la frange saharienne. Cette différence peut s'expliquer, au moins en partie, par des différences potentielles d'âge des oiseaux étudiés : les femelles sauvages sont en moyenne plus âgées que les femelles lâchées et on s'attend à ce qu'elles dispersent plus loin d'année en année entre les événements de reproduction (Hingrat et al., 2004), explorant une plus large gamme de l'espace géographique et environnemental. Par ailleurs, ces comportements de dispersion ont pu également être mis en évidence grâce au suivi continu réalisé par satellite plus conséquent pour les femelles sauvages que les femelles lâchées. Les niches écologiques des mâles sauvages et lâchés sont équivalentes. Ils partagent les mêmes préférences écologiques bien qu'ils soient différemment distribués dans l'espace, suggérant un succès dans l'établissement de nouveaux sites de parades, dans une zone géographique plus étendue mais avec des conditions environnementales similaires.

Notre étude montre que les individus élevés en captivité et lâchés ne sont pas restreints à des zones périphériques de la niche écologique spécifique à l'espèce. Ces résultats valident donc l'utilisation des prédictions issues du modèle de niche calibré sur les populations sauvages pour des utilisations ultérieures sur les populations renforcées pour la sélection des sites de lâchers. L'information fournie par les modèles de niche sur les préférences écologiques de l'espèce à l'échelle de l'ensemble de son aire de répartition peut permettre d'envisager les translocations à de plus larges échelles spatiales mais également de prendre en compte les changements dans le temps de la qualité de niche grâce aux projections sous scénarios climatiques.

Chapitre 3 : La translocation d'espèces en contexte de changements globaux

Contexte général

Les changements climatiques induisent des changements dans la distribution des espèces aujourd'hui largement documentés, notamment des déplacements de la répartition des espèces en direction des pôles ou des remontées en altitude (Hickling et al., 2006; La Sorte and Thompson, 2007; Parmesan and Yohe, 2003). De plus, si des espèces sont capables de suivre leur optimum climatique et ont montré une adaptation de leur répartition aux nouvelles conditions environnementales, elles accumulent en revanche un retard sur le climat (Devictor et al., 2012). Par ailleurs, bien que des réponses évolutives soient maintenant plus fréquemment enregistrées, les changements génétiques observés ne seraient pas en mesure de pallier les extinctions locales ou globales, et un nombre disproportionné d'extinctions d'espèces ou d'extinctions locales de population est ainsi enregistré aux limites chaudes de répartition (Parmesan, 2006).

Les espèces migratrices, et notamment les migrants longue-distance, sont confrontées à des complications additionnelles face aux changements globaux. Les zones de reproduction et d'hivernage peuvent en effet ne pas être exposées de la même manière aux changements globaux : les changements peuvent être de type et de direction différents. Du fait des glissements en direction des pôles, les espèces qui traversent l'Equateur peuvent ainsi voir leurs distances de migration s'allonger, nécessitant de trouver des nouvelles zones de halte migratoires (Barbet-Massin et al., 2009; Doswald et al., 2009). A l'inverse, suite aux hivers plus chauds, les distances de migration peuvent au contraire être raccourcies (Doswald et al., 2009; Visser et al., 2009). Certaines espèces transsahariennes passent maintenant l'hiver en Méditerranée et des populations autrefois migratrices sont aujourd'hui résidentes sur leurs zones de reproduction, entrainant des changements dans la composition des communautés qui peuvent avoir des conséquences sur les espèces initialement résidentes (Doswald et al., 2009).

La conservation des espèces dans cet environnement changeant rapidement pose ainsi un nouveau défi à la biologie de la conservation puisque leur répartition représente une cible mouvante (Carroll et al., 2009; Willis et al., 2010). L'hétérogénéité spatiale et temporelle

doit ainsi être prise en compte dans les actions de conservation qui se basent de plus en plus sur des décisions spatialement explicites (Greaves et al., 2006; Guisan et al., 2013; Hodgson et al., 2009). Ces modifications dans la distribution prédite des espèces induites par les changements globaux soulèvent notamment des questions quant à l'efficacité future du réseau d'aire protégée (Araújo et al., 2011, 2004; Marini et al., 2009). La question se pose également dans le cadre des translocations d'espèces, pour la sélection des sites de lâchers où l'on souhaite renforcer ou créer des populations viables à long terme. Parce que la majorité des programmes de translocations concernent des espèces à faibles effectifs, voire disparues de la nature, la niche réalisée des populations reliques n'est d'autant moins représentative de la niche fondamentale de l'espèce. De plus, la distribution historique des espèces reflète désormais de moins en moins les conditions favorables actuelles (McCarty, 2001). Les translocations d'espèces doivent ainsi pouvoir intégrer cette variabilité temporelle dans la qualité de l'habitat. Certaines études ont alors intégré les prédictions des modèles de niche pour évaluer la qualité de l'habitat actuel mais aussi futur à partir de projections issues des modélisations (Carroll et al., 2009; Martínez-Meyer et al., 2007). Les projections obtenues, à condition que leur niveau d'incertitude soit pris en compte (Kujala et al., 2013), peuvent alors servir à évaluer des potentiels sites de lâcher. On peut cependant se retrouver confronté à un compromis entre la qualité actuelle de l'habitat et sa qualité potentielle dans le futur (Hodgson et al., 2009). Il est alors possible d'envisager des mesures actives pour atténuer l'impact du changement climatique. Celles-ci peuvent impliquer des translocations en dehors de l'aire native, au sein de la même aire biogéographique, là où les conditions environnementales seront favorables dans le futur (Carroll et al., 2009; McLachlan et al., 2007).

Questions

L'objectif de ce chapitre était tout d'abord d'évaluer les impacts potentiels des changements climatiques sur la distribution des deux espèces d'Outarde houbara, nord-africaine et asiatique, puis de discuter des implications éventuelles sur les programmes de renforcement à la lumière des projections futures.

Dans le cas de l'espèce migratrice en particulier, il s'agissait de prédire les éventuelles conséquences des changements globaux sur les distances de migration ainsi que sur le maintien de zones favorables aux haltes migratoires le long des routes migratoires de l'espèce.

Méthodes

Nous avons modélisé la distribution actuelle et future de l'Outarde nord-africaine et des populations migratrices de l'Outarde asiatique sous scénarios de changements climatiques et de changements d'occupation des sols à l'horizon 2070. Une méthode de prédiction d'ensemble a été privilégiée pour retenir l'information consensuelle donnée par sept techniques de modélisation différentes. Trois modèles climatiques de circulation atmosphérique générale (GCM) ont été utilisés pour prendre en compte l'incertitude liée aux projections climatiques. Deux scénarios de développement socio-économiques ont été considérés : un modèle moyen de stabilisation des émissions (RCP4.5) et un modèle sévère (RCP8.5 ; IPCC, 2013).

Les changements futurs dans la distribution ont été estimés en termes de pourcentage de perte et de gain de l'aire de répartition, supposant une dispersion totale des deux espèces des zones favorables aujourd'hui à celles favorables en 2070. L'influence des activités humaines sur les habitats a été évaluée à partir d'un indice d'impact des activités anthropiques (*Human Footprint Index* ; (WCS / CIESIN, 2005).

Pour comprendre les relations entre l'aire de reproduction, les haltes migratoires et les zones d'hivernage, nous nous sommes focalisés sur les populations migratrices occidentales d'Outardes asiatiques avec les données de suivi satellite de meilleure qualité. L'approche de modélisation de niche a été couplée avec un modèle de dispersion individu-centré (IBM ; Grimm and Railsback, 2005; Palmer et al., 2011).

Résultats

Nous avons obtenu des très bonnes performances prédictives pour les modèles de niche des deux espèces selon le critère TSS. Les distributions des deux espèces sont principalement déterminées par le climat, les variables d'occupation du sol ayant des valeurs d'importance relative quasi nulles.

Outarde nord-africaine

Les projections futures à l'horizon 2070 sous le scénario climatique le plus sévère (RCP8.5) prédisent une expansion d'aire de répartition vers le Nord de 23.6% sur le continent africain et de 22.5% au-delà de la mer Méditerranée en Eurasie (Figure 20). Ces nouveaux habitats favorables sont en revanche soumis à une plus forte emprise des activités humaines. En marge sud, l'Outarde nord-africaine perd 23.2% de sa distribution le long de la frange saharienne, sur des zones très peu anthropisées (Figure 20).

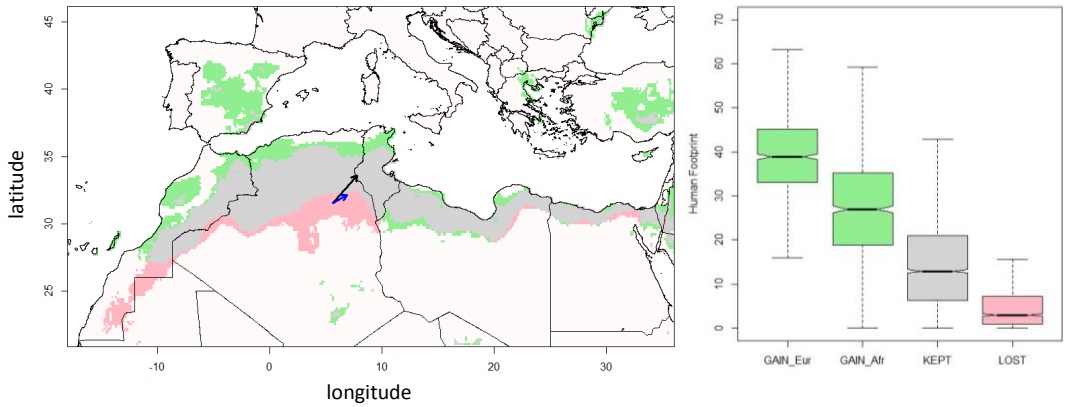
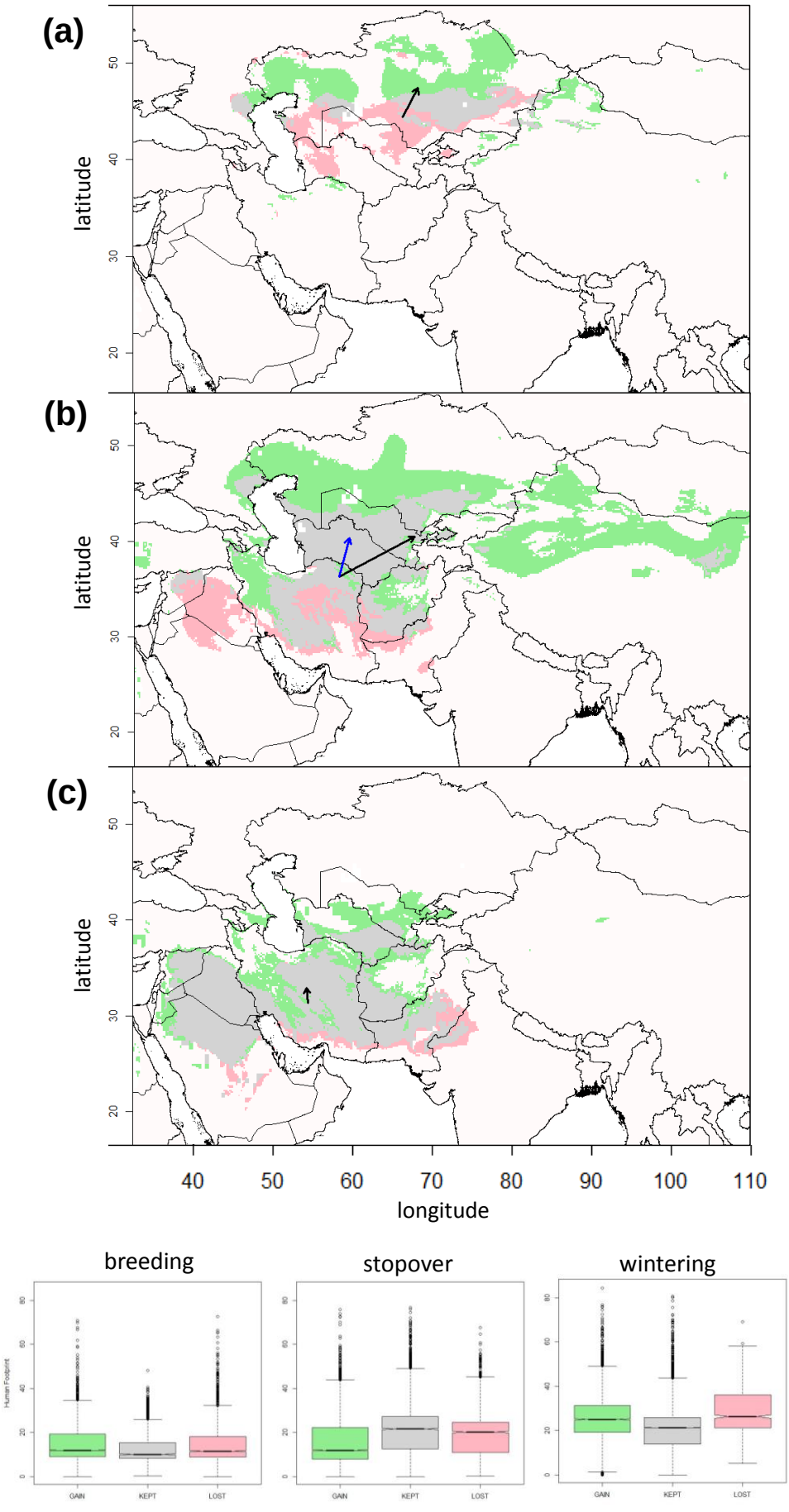


Figure 20: Changements prédits dans l'aire de répartition de l'Outarde nord-africaine à l'horizon 2070 sous le scenario RCP8.5. Les nouvelles zones favorables figurent en vert, les zones perdues en rose et les zones conservées en gris. Le déplacement du centre de gravité de l'aire de répartition est représenté par une flèche noire et avec une flèche bleue quand les zones gagnées en Eurasie sont exclues.

A droite, la distribution des valeurs de l'indice d'impact des activités humaines sur les habitats (*Human Footprint Index*) dans les zones gagnées en Eurasie et dans le Nord de l'Afrique, (*GAIN_Eur* et *GAIN_Afr*, respectivement) et dans les zones conservées (*kept*, en gris) et perdues (*lost*, en rose).

Figure 21 (à droite): Changements prédits dans l'aire de (a) reproduction, (b) haltes migratoires et (c) hivernage de l'Outarde asiatique à l'horizon 2070 sous le scenario RCP8.5. Les nouvelles zones favorables figurent en vert, les zones perdues en rose et les zones conservées en gris. Le déplacement du centre de gravité de l'aire de répartition est représenté par une flèche noire et avec une flèche bleue quand les zones gagnées en Eurasie sont exclues.

Sous la carte est présentée la distribution des valeurs de l'indice d'impact des activités humaines sur les habitats (*Human Footprint Index*) dans les zones gagnées (*gain*, en vert) et dans les zones conservées (*kept*, en gris) et perdues (*lost*, en rose).


(a)
(b)
(c)
latitude
longitude
40
50
60
70
80
90
100
110
20
30
40
50
breeding
stopover
wintering
Human Footprint
GAIN
KEPT
LOST

Outarde asiatique

Les changements les plus importants pour l'Outarde asiatique sont attendus sur l'aire de reproduction. Son aire de reproduction double vers le Nord (+101.4%) mais la moitié de son aire est perdue en marge sud (-52.6%). Ces zones perdues vont devenir favorables aux haltes migratoires. Celles-ci doublent leur aire dans le futur, pour une large part à l'Est des routes migratoires étudiées, en Chine et en Mongolie. Le chevauchement des aires de reproduction avec les haltes migratoires doublent dans le futur. L'aire d'hivernage est relativement stable dans le futur (89.5% de zones conservées) avec des pertes plus réduites en marge sud (-10.5%).

Article 4 :

Predicted impacts of global change on the distribution of the sedentary North African and the migratory Asian Houbaras: implications for translocation programs

Anne-Christine Monnet, Romain Lorrillière, Bénédicte, Madon,Yves Hingrat, Frédéric Jiguet

Article en préparation

Predicted impacts of global change on the distribution of the sedentary North African and the migratory Asian Houbaras: implications for translocation programs

Anne-Christine Monnet[1,2]

Romain Lorrillière[1]

Bénédicte Madon[3]

Yves Hingrat[2,3]

Frédéric Jiguet[1]

[1] UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France

[2] Emirates Center for Wildlife Propagation, PO Box 47, 33250 Missour, Morocco.

[3] RENECO Wildlife Consultants LLC, PO Box 61741, Abu Dhabi, U.A.E.

Anne-Christine Monnet	acmonnet@mnhn.fr
Romain Lorrillière	lorrilliere@mnhn.fr
Bénédicte Madon	bmadon@reneco-hq.org
Yves Hingrat	yhingrat@reneco-hq.org
Frédéric Jiguet	fjiguet@mnhn.fr

Abstract

Anthropogenic global warming is redefining the geographic distribution of species by inducing poleward range shifts. Species conservation in a changing environment can therefore be challenging as the potential range of species corresponds to a “moving target”. In this study, we predicted the future change in distribution ranges of two bustard species, the sedentary North African and the migratory Asian Houbara, and discussed the implications for their reinforcement programs. We modelled the current and future distributions of these species at the horizon 2070 under two socio-economic scenarios using a multi-modelling approach. Because Asian Houbara is migratory, we further studied if suitable stopover habitats would remain along the migration routes in the future.

In Asian Houbara, predicted range shifts did not reveal potential mismatches between current and future breeding and non-breeding ranges. However, future projections highlight a severe impact of global change on breeding grounds currently used as release sites by the reinforcement program.

In North African Houbara, a predicted northward range shift corresponds to a loss of suitable areas at the northern fringe of the Sahara and a large expansion of suitable conditions in northern Africa, Iberia and Turkey. If the dispersion of the species to such distant areas and up to a different continent is uncertain, the potential future range extensions also correspond to areas with higher values of human fingerprint where the establishment of houbaras would face other human interests such as agriculture.

These cases illustrate potential conservation conflicts arising from global change and potential concerns for translocation programs when selecting adequate release sites to initiate populations that will thrive under future environmental conditions.

Introduction

Anthropogenic global warming is redefining the geographic distributions of species at a global scale (Parmesan and Yohe, 2003). Species conservation in a changing environment is therefore challenging as the potential range of species corresponds to a "moving target" (Carroll et al., 2009). Poleward shifts of species distributions have been widely documented (Hickling et al., 2006; La Sorte and Thompson, 2007; Parmesan and Yohe, 2003), indicating that species can, at least partly, adjust their range to track changes in environmental conditions induced by climate change (Tingley et al., 2009). Nevertheless, while some species may follow their climate optimum, many might be lagging behind global warming and accumulate a climatic debt (Devictor et al., 2012). Although local adaptive plasticity and evolutionary responses can help species to persist in changing condition (e.g. Charmantier et al., 2008; Mihoub et al., 2012), most species are unlikely to achieve sufficient tolerance to cope with the ongoing climate change. This is illustrated by the disproportionate number of extinction or extirpation of local populations recorded in warm boundaries of species range (at lower elevation or at equatorial range boundary; Parmesan 2006).

As a consequence, historical range may no longer correspond to suitable habitats of a species, as the land cover and land use may have changed, and these processes might be exacerbated by human persecution or human-induced habitat loss (Osborne and Seddon, 2012). On the other hand, the current distribution of a species may not represent the full range of potentially suitable habitats. For these reasons, sound assessment of habitat quality is crucial in translocation programs of endangered species and should account for temporal variability (Osborne and Seddon, 2012). Translocation programs can integrate predictions about the potential impact of global change to select release areas that are most likely to remain suitable in the future (Carroll et al., 2009; Martínez-Meyer et al., 2007). In this context, Species Distribution Models represent an increasingly important tool by providing future projections of habitat suitability under various global change scenarios (Guisan et al., 2013). Based on this information, proactive measures such as translocation outside of the historic range within the same broad biogeographic area (Carroll et al., 2009; McLachlan et al., 2007) can be integrated in translocation programs to mitigate potential impacts of global change.

In this study, we assessed the potential impact of predicted climate and land cover changes at horizon 2070 on the distribution of two sister species of bustards: the sedentary North African Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) and the migratory Asian Houbara Bustard (*Chlamydotis macqueenii*). Both species are the object of reinforcement programs that cover a large portion of their current range. Future strategies to select release areas for population reinforcement will be discussed in the light of our findings on predicted changes in future species ranges. We will mainly focus on predicted range shifts, trends in range size, and estimated potential conservation conflicts by comparing the human footprint of areas predicted as lost, kept or gained.

In the case of the migratory Asian species, we were particularly interested in understanding the potential impacts of climate and land use changes on the migratory strategy. Indeed, additional difficulties are expected for migrant species, especially long-distance migrants that will have to cope with changes on their breeding and wintering ranges, but also on stopover areas where they refuel during migration. For instance, asynchrony and/or inconsistency in the direction of shifts of breeding and wintering ranges, induced by climate change, could affect migration distances and imply search for new stopover areas (Doswald et al., 2009; Rivalan et al., 2007; Visser et al., 2009). For the migratory Asian Houbara, we thus studied (i) the implications of potential shifts in breeding and wintering ranges on migratory distances and (ii) the potential changes in the spatial distribution of suitable stopover sites along the migratory route, by coupling niche modelling with individual-based dispersal models.

Material & Methods

Species data

We studied two sister species of the Otididae family (order Otidiformes): (1) the North African Houbara (*Chlamydotis undulata undulata*) and (2) the Asian Houbara (*Chlamydotis macqueenii*). Both species are red-listed as *vulnerable to extinction* by the International Union for Conservation of Nature as a result of severe population declines caused primarily by overhunting and overgrazing (BirdLife International, 2014). Nominate North African Houbara is a sedentary taxon distributed in North Africa from northern Mauritania to the west side of the Nile Valley in Egypt (Goriup, 1997). Asian Houbara is widely distributed from the east side of the Nile Valley in Egypt to the Gobi desert in Mongolia (Goriup, 1997). Its northern populations, from West Kazakhstan east to Mongolia, are migratory and winter in the Middle-East and in southern Central Asia to Pakistan (Combreau et al., 2011). Small resident populations persist in the Sinai, the Arabic Peninsula, Iran and Pakistan (BirdLife International, 2014). In North Africa and Asia, reinforcement programs for the two species are leaded by the International Fund for Houbara Conservation (IFHC, http://www.houbarafund.or/). In Uzbekistan, additional reinforcements of Asian Houbara are conducted by the Emirate Center for Houbara Conservation (ECCH, Navoi).

Occurence data

For the North African Houbara, we used both historical and current presence data. Historical presences were extracted from the distribution map published in Goriup (1997) and current presences came from the monitoring of wild populations by satellite- and radio-transmitters performed by IFHC. Details of presence data can be found in Monnet et al. (*in press*) (**Chapter 1 in this thesis**).

For the Asian migrant Houbara, presence data were gathered via satellite tracking only. We focused on five sites of capture: one in Iran, one in Uzbekistan and three sites in West (Maugystau), Central (Betpak-Dala) and East (East Balkash) Kazakhstan (Figure 1). Capture and monitoring were conducted IFHC in Kazakhstan and Iran, and by the ECCH in Uzbekistan.

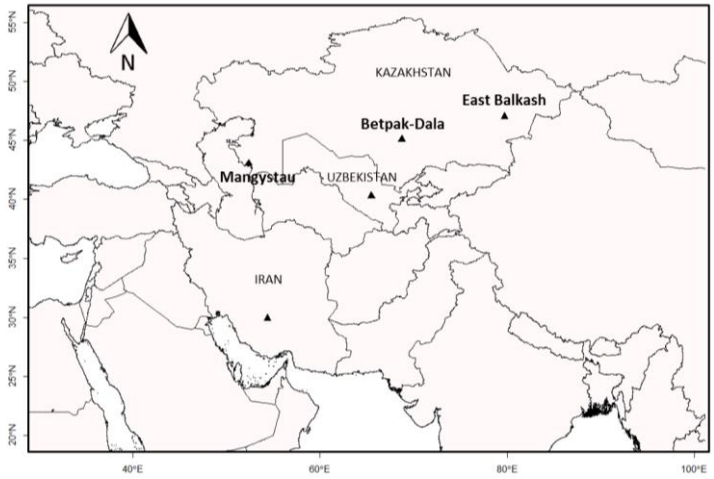


Figure 1. Five trapping and tagging locations (black triangles) of Asian migrant Houbara monitored by satellite. .

We recorded complete migration (at least a year-round track) for 166 individuals captured between 2005 and 2012 (Table 1). Details of capture are described in Supporting Information S1. All birds were trapped on their breeding ground except the two females from Iran that were trapped on their wintering ground in an area sheltering resident populations. The two individuals were confirmed as migrant breeding in Central and East Kazakhstan respectively. Birds were equipped with 22g, 30g or 45g solar-powered satellite-transmitters from Microwave Telemetry Inc. (Maryland, USA) and from North Star Science and Technology LLC (King George, Virginia, USA), attached as backpack. Tags were programmed to collect location data every two hours during daylight and to download the data every two days. Data were first filtered by precision: we retained GPS locations and ARGOS locations of class 2 and 3 (i.e., estimated error < 500m). We excluded from the analysis the first year-round track of the 12 individuals captured in their first-year (Table 1).

Table 1: Number of Asian Houbara monitored by satellite transmitters in the five study areas (West, Central and East Kazakhstan, Uzbekistan, Iran)

		Number of individuals			
Country	Region	Male	Female	Juvenile	Total
Kazakhstan	West	19	37	9	65
	Center	14	46	3	63
	East	9	18	0	27
Uzbekistan		3	6	0	9
Iran		0	2	0	2
	TOTAL	45	109	12	166

Movement behaviour analysis

To distinguish staging from movements (migratory or non-migratory movements) between locations, we used satellite tracking data and applied a method called PELT-TREE that was recently proposed by Madon & Hingrat (2014). First, the PELT algorithm segments the movement by providing the optimal number and locations of change point (Killick and Eckley, 2014). From the change point analysis, we extracted regular time-series by selecting the last location per day for each individual. Classification tree method was then used to classified segments as staging or movement, and split movement as non-migratory or migratory movement (Ripley, 2014). Classification was calibrated on a training dataset (30% of the segments) and then slitting rules were applied on the remaining 70% segments.

Distinguishing between breeding, wintering and stopover areas

From satellite positions assigned as staging position, we first distinguish locations in breeding and non-breeding areas. For each site, a breeding season was defined from breeding surveys conducted from 2007 to 2012 by the IFHC in Kazakhstan and the ECCH in Uzbekistan (unpublished data). Starting date was defined as the earliest date of a nest recorded through all years at each site (Supporting Information S2). Ending date was fixed to the 15th of July, when the chick rearing period is expected to be over. In the field, last nests were observed at the beginning of June, but most eggs are laid before mid-May. Accounting for 22 days of incubation and 2 months of chick rearing before fledging, it is reasonable to consider that the last chicks fledge at the beginning of August. However, such late breeding represents very few cases and most adults leave the breeding grounds in July. To be conservative and consider only locations from breeding birds (not dispersing birds), we fixed the end of the breeding season at the 15th of July. For each site, staging locations recorded during the breeding season were defined as breeding areas.

Then, among staging locations out of the breeding season, for each individual and for each year, we defined the longest staging period as the wintering season (114 days ± 27, mean ± SD, ranged from 34 to 187). Locations recorded during the wintering season were defined as wintering areas and the other shorter staging areas were considered as stopovers areas (11 days ± 12, mean ± SD, ranged from 1 to 82).

Environmental data for Species distribution modelling

Climate data

We extracted average monthly mean temperatures and monthly precipitation for 1961–1990 from the 10 arc-minute (approximately 18.5 km × 18.5 km) grid of the Worldclim database (Hijmans et al., 2005). From these data, we computed the mean and the seasonality of temperatures and precipitations to obtain a set of four climatic variables that are not highly correlated between them (Pearson's correlation coefficient lower than 0.70).

Climate projections by 2070 (2061-2080) were derived from three global circulation models (GCM; IPSL-CM5A-LR, MIROC-ESM and HadGEM2-ES) generated for the 5th assessment report of the IPCC (IPCC, 2013) at a 10 arc-minute resolution (Hijmans et al., 2005). In our model, we considered two representative scenario pathways (RCP), namely RCP4.5 and RCP8.5.

For each GCM and RCP, we calculated the future projections for the variables used to model current distribution. Future mean temperatures were calculated as the mean of minimum and maximum temperatures.

Land cover data

Because RCP are not yet available for land cover change at continental scale, future land cover projections by 2070 were obtained from IMAGE 2.2 model (IMAGE-team, 2001) for B2 SRES scenarios, which is an intermediate scenario of climate change.

We selected the four main land cover classes of the study area from 19 land cover types of IMAGE 2.2 model: hot desert, grassland steppe and extensive grassland and agricultural land (IMAGE-team, 2001). To be consistent with climatic variables, we down-scaled historical land cover data, originally at 0.5° grid, to the resolution of climatic grid and computed the average percentage covered by these four classes within each grid cell of the study area from 1960 to 1990.

Species distribution modelling

We modeled the current and future distributions of (1) North African Houbara and of (2) the migrant Asian Houbara on its breeding, stopover and wintering grounds, separately.

We performed an ensemble of seven modelling techniques using the biomod2 package (Thuiller et al., 2013a) in R v3.0.3 (R Core Team, 2014) : (1) generalized linear models (GLM), (2) generalized boosted models (GBM), (3) flexible discriminant analysis (FDA), (4) classification tree analysis (CTA), (5) artificial neural networks (ANN), (6) random forests (RF) and (7) multivariate adaptive regression splines (MARS). All of these modelling techniques require both presence and absence data. Because our datasets do not provide true absences, we generated 1000 artificial absence records (pseudo-absences) by randomly sampling from the grid cells of the whole study area. This approach by random sampling has recently been advocated in preference to the exclusion of pseudo-absences from spatial or environmental extents where presence occurrences were recorded (Barbet-Massin et al., 2012a). Because different pseudo-absence samples can provide different results, we ran models for five pseudo-absence samples. Each model was calibrated on a random subset of 70% of the data and evaluated against the remaining 30% by cross-validation. Data-splitting into “evaluation” and “calibration” subsets was replicated five times. We used the true skill statistic (TSS) to evaluate the predictive performance of each modelling technique (Allouche et al., 2006). The final calibration of each model used 100% of the available data for making projections.

Among the niche modelling techniques available and given the high inter-model variability in predictive performance, consensus methods (or “ensemble forecasting”) retain the central tendency given by different models and are preferred to single-model approaches because they provide the best predictive performance (Araújo and New, 2007; Marmion et al., 2009). We followed a robust method (Marmion et al., 2009) to provide ensemble predictions: current and future distributions were obtained by averaging the predictions of models from the seven modelling techniques, removing models with a TSS below the quality threshold of 0.5. The consensus between different GCM was obtained by calculating the mean of the model consensus across GCM. We calculated the average values of TSS across pseudo-absences and data-splitting runs to evaluate the ensemble model. As a

measure of uncertainty, we calculated and mapped the coefficient of variation (i.e., SD/mean) of models' projections within the ensemble model.

Probabilities of occurrence were further transformed into binary maps using the value that maximized the TSS score as a threshold between predicted presences and absences. We then compared the number of pixels of presence in current and future (RCP4.5 and RCP8.5) distributions (in terms of pixels gained, kept or lost in the future), the percentage of changes in the future and the prevalence (i.e., the difference between loss and gain in the future). We used the distances between predicted current and future range centroids as an estimate of range shift.

The relative importance of predictive variables within the ensemble-model was compared through randomization tests were one variable was randomized to produce new model predictions. We then calculated the Pearson's correlation coefficient between initial predictions and predictions with the shuffled variable. This procedure was repeated for each variable. The score of variable importance, given by one minus the correlation coefficient, were then ranked to calculate the mean relative importance of each variable, across modelling techniques and runs of pseudo-absence.

Linking distribution and their projections with Human Footprint

Human Footprint Index (HFI) measures the anthropogenic impact on the environment at a global scale, expressed as a percentage of the relative human influence from 0 (natural habitat) to 100% (completely transformed habitat) (WCS / CIESIN, 2005). The index combines nine global data layers covering human population pressure (population density), human land use and infrastructure (built-up areas, night-time lights, land use/land cover), and human access (coastlines, roads, railroads, navigable rivers). The 30 arc-second grid of HFI was resampled to fit the resolution of environmental variables used in niche modelling (see maps for Asia and North Africa in Supporting Information S3).

We evaluated the human influence on the areas predicted to be gained, kept or lost in the future range under global change. For North African Houbara, HFI values of future predicted range were extracted with and without predicted presence in Eurasia.

Results

Impact of global change on distribution of North African Houbara

The predictive performance of the ensemble-model for the North African Houbara was very high (TSS = 0.918). Projections of current distribution and map of uncertainty are shown in Supporting Information S4. The distribution of North African Houbara is mainly explained by climate variables, while land cover variables have a low relative importance in the ensemble-model (Table 2).

Table 2. Relative importance of the environmental variables used to model the distributions of North African and Asian Houbaras.

variables		North African Houbara	Asian Houbara		
			breeding	stopover	wintering
climate	mean yearly temperature	0.11	0.31	0.51	0.49
	seasonality temperature	0.11	0.43	0.31	0.31
	mean yearly precipitation	0.67	0.32	0.22	0.17
	seasonality precipitation	0.18	0.27	0.06	0.05
land cover	agricultural land	0.00	0.02	0.03	0.01
	extensive grassland	0.01	0.01	0.02	0.02
	grassland steppe	0.00	0.01	0.01	0.00
	hot desert	0.03	0.00	0.01	0.02

We predicted a range contraction in the South by 23.2% in 2070 under the more severe scenario of climate changes (RCP8.5; Figure 2 and Table 3), and a northwards range expansion by 46.1%, extending across the Mediterranean Sea, especially in Spain and Turkey (Figure 2 and Table 3). If excluding these non-African extensions, the northward range expansion is predicted to be 23.6%. These new suitable areas (in Africa and in Eurasia) are generally characterized by high values of Human Footprint Index (HFI), whereas areas predicted as lost or kept have a lower human footprint (Figure 3). The range centroid was predicted to shift by 304 km in a north-east direction, especially due to a range loss in Mauretania (Figure 2 and Table 3). A map of future range projections under the RCP4.5 scenario and associated HFI values are presented in Supporting Information S5.

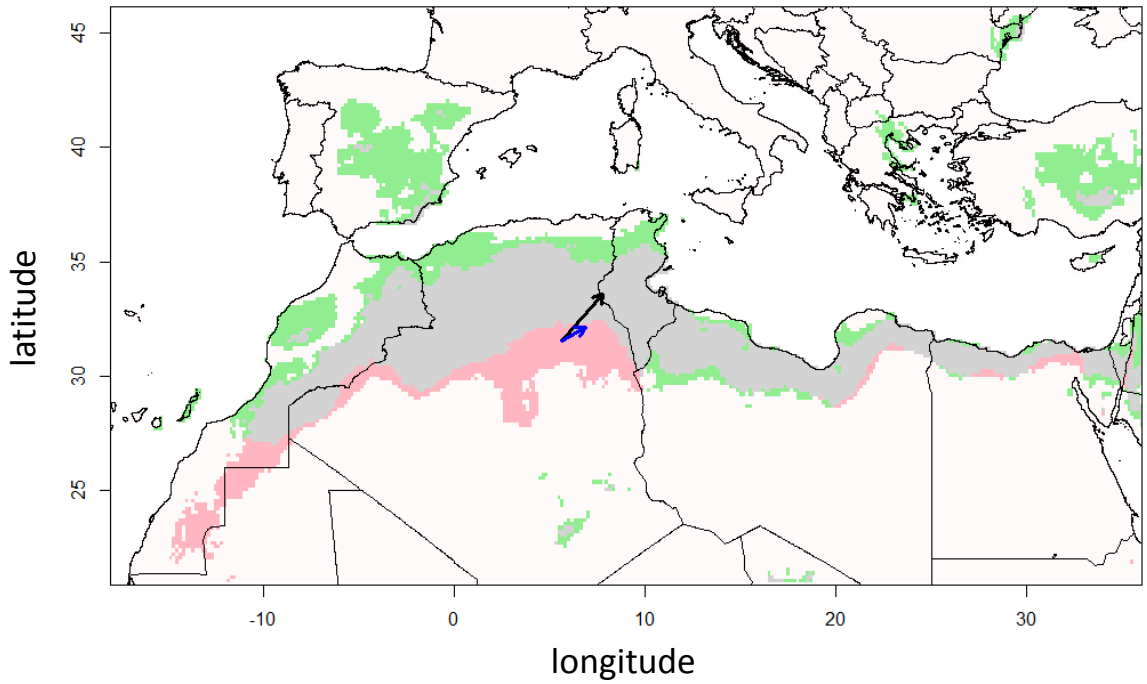


Figure 2. Predicted changes in the distribution range of North African Houbara, showing areas predicted as gained (in green), lost (in pink) and kept (in grey) for 2070 using the RCP8.5 scenario. Distance and direction of the predicted shift of the range centroid are reported with a black arrow (with a blue arrow when excluding the non-African predicted range gains).

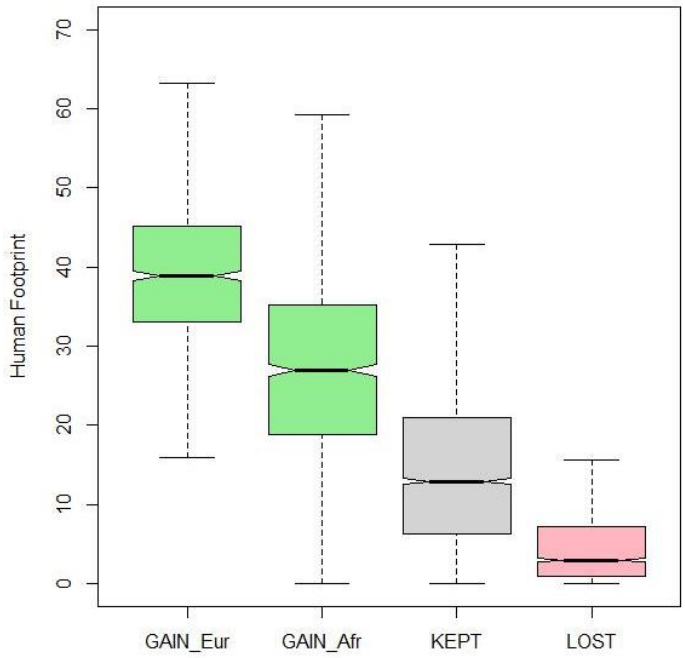


Figure 3. Values of the Human Footprint Index (HFI) in gained (*GAIN_Eur*, in Eurasia and *GAIN_Afr*, in Africa), kept and lost parts of the distribution range under the RCP8.5 scenario.

Table 3. Number of pixels gained, lost and kept within the predicted modelled ranges of North African and Asian Houbaras (breeding, stopover and wintering grounds for the latter) as obtained with RCP4.5 and RCP8.5 scenarios for 2070. Reported values are the percentage of overlap with current ranges and the difference between gain and loss (prevalence) for both scenarios and species. We also report the distance between range centroids of current and future predicted distributions by their North-South and East-West components.

		North African Houbara				Asian Houbara Bustard					
		North Africa	Eurasia	North Africa	Eurasia	breeding		stopover		wintering	
		RCP45		RCP85		RCP45	RCP85	RCP45	RCP85	RCP45	RCP85
number of pixels	loss	883	0	1280	0	1280	2244	1909	3160	841	1102
	kept	4531	97	4134	97	2988	2024	9213 (8973)	7962 (7722)	9670	9409
	gain	1147	591	1301	1241	3525	4326	6836 (4747)	12078 (6840)	3021	4046
percentage	loss	16.0	0.0	23.2	0	30.0	52.6	17.2	28.4	8.0	10.5
	kept	82.2	1.8	75.0	1.8	70.0	47.4	82.84 (80.7)	71.6 (69.4)	92.0	89.5
	gain	20.8	10.7	23.6	22.5	82.6	101.4	61.5 (42.7)	108.6 (61.5)	28.7	38.5
prevalence		4.8	10.7	0.4	22.5	52.6	48.8	44.3 (25.5)	80.18 (33.1)	20.7	28.0
distance between centroids (km)		212 (134)		304 (133)		253	361	521 (289)	953 (462)	134	178
North-South distance (km)		113 (29)		226 (67)		252	329	302 (287)	462 (447)	132	178
East-West distance (km)		180 (131)		205 (115)		18	154	432 (34)	858 (120)	25	13

Impact of global change on the distribution ranges of Asian migrant Houbara

The PELT-TREE method broke down the daily distance time series of each bird in periods of staging (segments with mean length < 17.642 km), periods of non-migratory movement (segments with 17.642 km < mean < 100.284 km) and periods of migratory movement (segments with mean length > 100.284 km). Only locations with a staging behaviour were used for niche modelling of breeding, stopover and wintering grounds. This selection insured that presence data included in niche models were closely linked to the effective use of local resources by migrant species (see Supporting Information S6)

The predictive performance of the ensemble-models for breeding, stopover and wintering were very high, with TSS values of 0.929, 0.863 and 0.893, respectively. Projections of current distributions of breeding, stopover and wintering grounds and the associated map of uncertainty are shown in Supporting Information S4.

Range of breeding, stopover and wintering areas were predicted to shift northward by 329 km, 462 km and 178 km, respectively, under the most severe scenario of climate change by 2070 (RCP8.5; Figure 2 and Table 3). The overlap between stopover and wintering areas was stable in the future (41.2% and 43.2% of current and future wintering areas, respectively). The overlaps between stopover and

breeding areas were predicted to increase in the future, representing one-quarter of the current breeding range (22.4%) to almost half of the future breeding range (47.7%).

Main changes are predicted for the breeding range with a gain of 101.4% of newly suitable areas in the North of the current distribution, but a loss of half the currently suitable range (-52.6%; Table 3) in the South. A large proportion of the lost in breeding range (91.5%) was predicted as suitable for stopover in the future (58% from stopover already suitable and 33.5% from stopover areas gained in the future). Stopover would double its currently suitable distribution in the future (+108.6%), though this is largely due to a broad extension across China and Mongolia, two regions away from the studied migration pathway across Himalayas (RCP8.5; Figure 2 and Table 3). If excluding this far-eastern extension, suitable stopover areas are predicted to increase moderately (+61.5%). The wintering range is not predicted to change most in extent (89.5% of shared area), small losses of suitable areas being predicted at the southern range margin (10.5%; Figure 2).

The Human Footprint Index was relatively low across the whole range of Asian Houbara with no significant differences between gained, kept and lost areas under 2070 scenarios (Figure 4). Map of future predicted distributions under the RCP4.5 scenario and associated values of HFI are presented in Supporting Information S7.

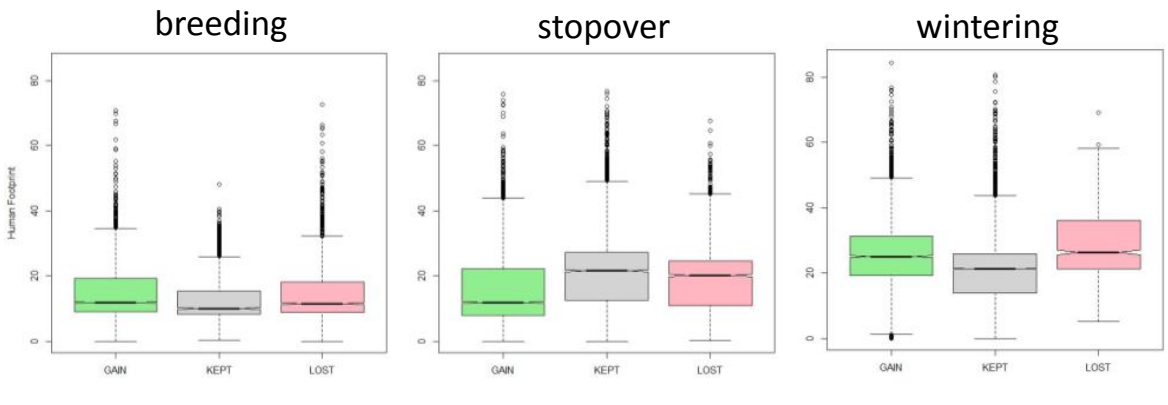


Figure 4. Values of the Human Footprint Index (HFI) for the breeding range (left panel), stopover areas (central panel) and wintering range (right panel) of Asian Houbara, in areas predicted as gained, kept and lost under the RCP8.5 scenario for 2070.

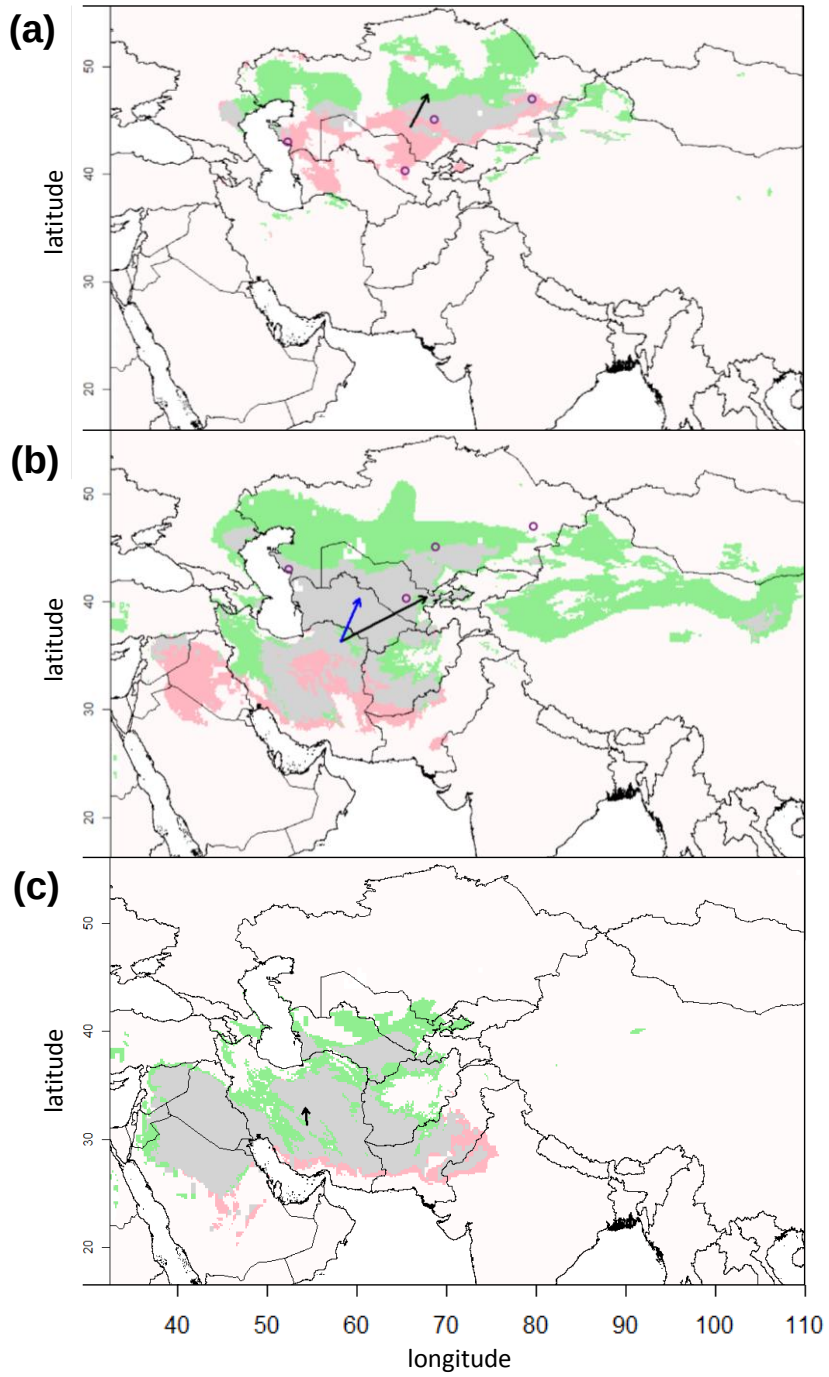


Figure 5. Predicted changes in the (a) breeding, (b) stopover and (c) wintering ranges of Asian Houbara, with areas predicted gained (in green), lost (in pink) and kept (in grey) in 2070 according to the RCP8.5 scenario. The distance and direction of range centroid shift is illustrated with a black arrow. For the stopover areas, the shift of the range centroid was also calculated after excluding far-eastern suitable areas (in China and Mongolia) which are beyond the studied migration routes (blue arrow). The four main capture and release sites in breeding range are represented by purple circles.

Discussion

The objective of this study was to assess the predicted impacts of future climate and land cover changes on the distribution range of two species of bustards, the North African Houbara and the Asian Houbara, and to discuss the potential implications for their respective ongoing translocation programs. These two bird models are also of interest as they are close species with different movement strategies: resident *versus* migrant.

Accounting for changes in land cover and the Human Footprint Index

Because future projections for Human Footprint Index (HFI) were not available, we used the current values of HFI to estimate the human impact in areas that will be gained or lost under future scenarios. It is impossible to assess in which extent this limitation in data availability would have affected our predictions if included in our modelling process. Therefore, information about human impact measured by HFI was integrated *a posteriori* to distribution models. This strategy enable us to focus on a reduced number of highly relevant environmental variables and avoid model over-fitting (Heikkinen et al., 2006). In our model, we selected preferentially proximal variables as the bioclimatic variables which constraint directly species physiology and resources (Broennimann et al., 2006) and bird distributions (Pigot et al., 2010). Nevertheless, consequences of human activities (e.g. expansion of agricultural areas) on the species distributions were explicitly considered in our models through the inclusion of scenarios of land cover change.

North African Houbara

The most striking result for the North African Houbara is the predicted presence of new suitable habitats beyond the Mediterranean Sea, especially in Turkey and in Spain. The North African Houbara has never been reported in Turkey, although it is historically known as a wintering site for the Asian migrant Houbara. This prediction might be related to the fact that the two species share a significant part of their ecological requirements. The predicted presence in Spain is more relevant, knowing that the species has been historically reported as a straggler in Andalucía (Bernis, 1966; Etchecopar and Hue, 1959). Future projections for the distribution of North

African Houbara displayed a northward range expansion with a large range contraction in the South along the Saharan desert. This pattern is in accordance with the overall large predicted species extinctions in southern margins under climate change scenarios (Barbet-Massin et al., 2012b). The IMAGE 2.2 model of land cover change predicted an almost complete disappearance of shrubland and a large decrease of grassland by 2070 in Morocco and Algeria (IMAGE-team, 2001), but despite the fact that these land covers hold suitable habitats for the species (Hingrat et al., 2007), our predictions show no comparable decline in species range. Although the predictive performance of our ensemble models was very high, this apparent contradiction is not surprising when considering the low contribution of land cover variables to our models. Indeed, most of the explanatory power of our model is related to climate variables, a result consistent with patterns observed in previous studies, suggesting that the climate is the major determinant of the species distribution at large spatial scale (Barbet-Massin et al., 2012b; Luoto et al., 2007; Pigot et al., 2010; Thuiller et al., 2004)

The northward range expansion should be considered with caution, because these apparent new suitable areas occur in regions (coast of North Africa and South of Spain) where human impact is high and unlikely to decrease in the coming decades. Even though some areas are predicted to become suitable for the species, it might not be able to colonize them naturally, especially on the Eurasian continent.

Asian migrant Houbara

In the case of the migratory species, we were most interested in studying potential changes in the distribution of breeding and non-breeding grounds, and to relate these changes to the migration process between these two areas. Shifts in range centroids and overlaps between areas did not reveal important mismatches in the future under the considered scenarios. Even though a part of new suitable areas for stopover was located in China, it was beyond the migratory pathways of these populations (Combreau et al., 2011) and could not be used as stopovers.

Globally, breeding, stopover and wintering areas were predicted to increase in range and to shift in a similar direction and in a similar proportion, suggesting a minor or no impact on migration distance necessary to link breeding and non-breeding areas. However, changes in the range of breeding and wintering areas

may occur at different time and speed (asynchrony), influencing the migration path in terms of shape and distances. For example a loss in the southern part of the wintering range occurring before the expected gain in the northern part of the breeding range may shorten the migration distance of some populations, but also lead to over densities in the wintering grounds. Further analyses are needed to account for these temporal patterns of range shift under climate change and their influence on the behavioural and demographic responses of migrant populations.

For Asian migrant Houbara, Human Footprint is not representing a major threat in areas predicted as newly suitable under future climate and land cover scenarios. Nevertheless, this appreciation is based on the current HFI and while human impact on natural habitats is still low in Central Asia, steppes where Asian houbaras breed are clearly threatened by explorations for oil and mineral exploitations, and associated human infrastructures (Gubin, 2009). These future developments could have severe repercussions at medium and long term on the landscape in Kazakhstan where the main breeding grounds of Asian Houbara are found (BirdLife International, 2014). Consequences of climate and land cover changes on the current distribution of Asian Houbara were predicted to be most severe on breeding grounds, with about half of the current suitable range being lost, contrasting with more than a 100% of gain northward. Included within the lost areas are the major sites used today to release captive-hatched individuals in the context of population reinforcement, in Kazakhstan and Uzbekistan (same as trapping location of wild birds, Figure 1). This restriction in the south clearly challenges the future use of these sites as suitable release sites if one wishes to establish sustainable populations able to thrive on the long run under future environmental conditions.

It must be noted that if in this study we focused on migrant population of the Asian Houbara, the species also presents resident populations. The distribution range of these resident population is believed to extend northward up to Turkmenistan, even overlapping with the breeding range of migrant birds (BirdLife International, 2014; Combreau et al., 2011). Under climate change, a loss of breeding range for migrant birds might also correspond to a gain for resident birds. These changes in breeding ranges of migrant and resident populations of the same species raise the question of the impact of climate change on migration behaviour and the

phenotypic adjustments of birds to environmental changes. Species unable to adjust are likely to decline (Møller et al., 2008) while others are expected to show evolutionary responses to climate changes (Pulido and Berthold, 2010). In the Asian Houbara, while there is no evidence (yet) of a genetic differentiation between resident and migrant birds (Riou et al., 2012), the two forms co-exist in the wild and the determinism of the migration behaviour (genetic *versus* environment) remains unknown. If the environment plays a major role, we might expect a reduction of migratory activity, an important evolutionary process in the adaptation of migratory birds to climate change as it reduces migration costs and facilitates the rapid adjustment to the shifts in the timing of food availability during reproduction (Pulido and Berthold, 2010). In such a case, changes in breeding range of Asian Houbara might not lead to shift in the range of the populations or decline, but to variations in their phenotypic response, with a decrease of migration.

Planning conservation introductions

In the predicted future ranges, we assumed a full dispersal scenario, i.e., species would be able to colonize newly suitable areas (Coetzee et al., 2009). On the contrary, in the case of a no-dispersal scenario, species would only persist in areas predicted as suitable under both current and future conditions. The expected distribution may in fact be somewhat intermediate between these two extremes, if dispersal is possible but not total (Barbet-Massin et al., 2012b; Coetzee et al., 2009). Birds are mainly considered as mobile organisms with high dispersal ability which may presume a higher capacity to change their range (Araújo et al., 2005). Nevertheless, in the case of the North African Houbara for instance, a northward range expansion would be possible only if the species is able to face a higher human footprint in North Africa and Iberia, while the Mediterranean Sea may act as dispersal barrier. Overcoming this barrier might be achievable with introducing the species in the arid plains of central Spain, by considering the possibility of species translocation beyond the current distribution (Seddon, 2010; Thomas, 2011). The same could be proposed for Asian Houbara in northern Kazakhstan, as the sites currently used for release may not remain suitable in the future for migrant birds. This case illustrates the trade-off between current and future habitat suitability (Hodgson et al., 2009). Prioritizing only existing core populations promotes short-term persistence at the expense of long-term survival, but prioritizing only marginal

populations that are predicted to expand is risky because of uncertainties about the true consequences of climate change (Hodgson et al., 2009). Thereby, in the context of the conservation of Houbara species, such conservation introductions could be considered by monitoring experimental releases in areas not currently suitable but predicted to become suitable in the future. For the North African Houbara, before crossing the Gibraltar straits, such introductions might target the arid plains west of Marrakech in Morocco, though these areas might be impacted by human developments in the near future (Figure 2 and Figure S2). Regarding the Asian Houbara, introductions may target the north east grasslands of Kazakhstan (Figure 2 and Figure S3).

Individual-based dispersal models – first results

For Asian Houbara, one of our aims was to examine whether the most suitable stopover areas would be maintained along the migratory routes as defined from orographic constraints.

To answer this question, we simulated migratory routes using an individual-based model (IBM), a largely used method for modelling individual displacement (Grimm and Railsback, 2005; Palmer et al., 2011; Figure 6). Simulated tracks started from the main four sites of capture on breeding ground (Uzbekistan, West, Central and East Kazakhstan, Figure 1) and targeted each known location of arrival in wintering (N = 28, N = 285, N = 294, N = 109, respectively). We constrained the individual displacement with terrain slope (Henningsson and Alerstam, 2005) and distance to the arrival.

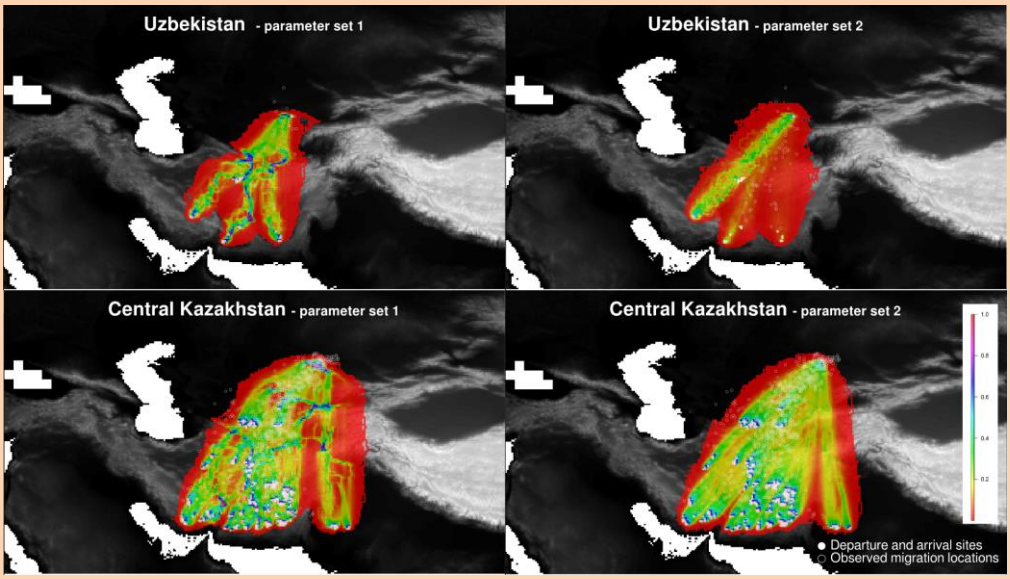


Figure 6. Examples of simulated migration routes (occurrence probabilities) from Uzbekistan and Central Kazakhstan with two different sets of parameters (terrain

slope, direction). We still have to select the best set of parameters to fit observed locations during migration

Our aim was to develop a simple model in order to simulate the migratory routes and to compare the current and future projections of habitat suitability of stopovers located along these routes (Figure 7 for illustration). However, the small number of parameters implies a strong constraint on displacements and cannot correctly fit the observed tracks from tagged individuals. Indeed, some birds made a long detour to avoid natural barrier as sea or mountains. For instance, breeding populations in East Kazakhstan bypassed the Himalayas to reach their wintering range. In this context, we have two opportunities to incorporate an increasing complexity to better fit the observed migratory routes : (1) a fine characterization of displacement with vector navigation or "clock-and-compass-strategy" (Mouritsen and Mouritsen, 2000; Mouritsen, 1998; Willemoes et al., 2014) and (2) a research for optimal migration routes with Ant Colony Optimization algorithm (ACO, Dorigo and Stützle, 2004).

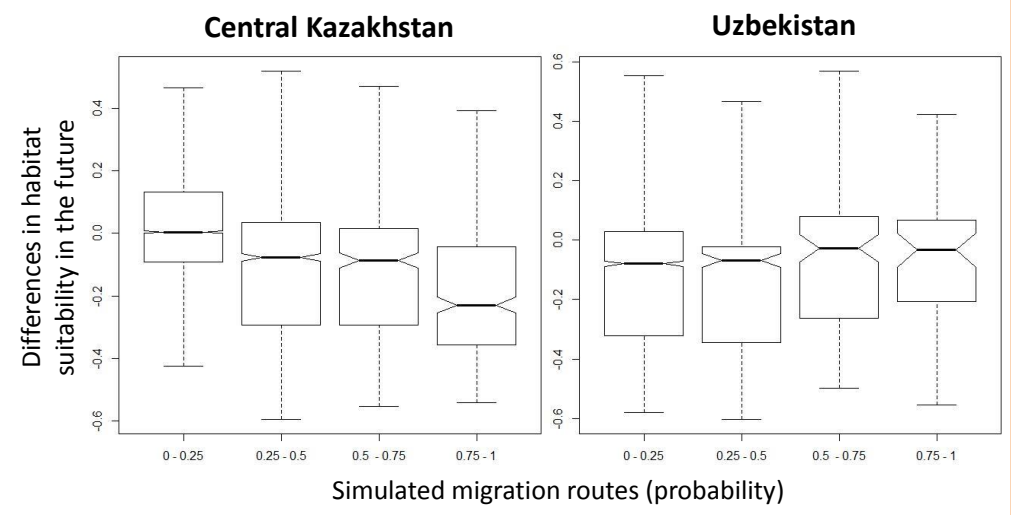


Figure 7. Differences in habitat suitability (probability of presence) of stopover sites in the future according to the occurrence probability in simulated migration routes (here obtained from a satisfying set of parameters).

References

Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). J. Appl. Ecol. 43, 1223–1232. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol. Evol. 22, 42–7. doi:10.1016/j.tree.2006.09.010

Araújo, M.B., Pearson, R.G., Thuiller, W., Erhard, M., 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. Glob. Chang. Biol. 11, 1504–1513. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x

Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C.H., Thuiller, W., 2012a. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? Methods Ecol. Evol. 3, 327–338. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

Barbet-Massin, M., Thuiller, W., Jiguet, F., 2012b. The fate of European breeding birds under climate, land-use and dispersal scenarios. Glob. Chang. Biol. 18, 881–890. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02552.x

Bernis, F.., 1966. Aves migradoras ibéricas. Vol. 1 ., Publicacio. ed. Madrid, Spain.

BirdLife International, 2014. Chlamydotis undulata. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. [WWW Document]. URL <www.iucnredlist.org> (accessed 8.9.14).

Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G.F., Alkemade, J.M.R., Guisan, A., 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? Glob. Chang. Biol. 12, 1079–1093. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01157.x

Carroll, M.J., Anderson, B.J., Brereton, T.M., Knight, S.J., Kudrna, O., Thomas, C.D., 2009. Climate change and translocations: The potential to re-establish two regionally-extinct butterfly species in Britain. Biol. Conserv. 142, 2114–2121. doi:10.1016/j.biocon.2009.04.010

Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B., Sheldon, B.C., 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science 320, 800–3. doi:10.1126/science.1157174

Coetzee, B.W.T., Robertson, M.P., Erasmus, B.F.N., van Rensburg, B.J., Thuiller, W., 2009. Ensemble models predict Important Bird Areas in southern Africa will become less effective for conserving endemic birds under climate change. Glob. Ecol. Biogeogr. 18, 701–710. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00485.x

Combreau, O., Riou, S., Judas, J., Lawrence, M., Launay, F., 2011. Migratory pathways and connectivity in Asian houbara bustards: evidence from 15 years of satellite tracking. PLoS One 6, e20570. doi:10.1371/journal.pone.0020570

Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., Jiguet, F., 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. Nat. Clim. Chang. 2, 121–124. doi:10.1038/nclimate1347

Dorigo, M., Stützle, T., 2004. Ant Colony Optimization, MIT Press. ed.

Doswald, N., Willis, S.G., Collingham, Y.C., Pain, D.J., Green, R.E., Huntley, B., 2009. Potential impacts of climatic change on the breeding and non-breeding ranges and migration distance of European Sylvia warblers. J. Biogeogr. 36, 1194–1208. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02086.x

Etchecopar, R.-D., Hue, F., 1959. Quelques espèces aviennes notoirement en danger dans la région méditerranéenne occidentale. Extrait des comptes rendus de la réunion technique d'Athènes de l'U.I.C.N. Vol. 5.

Goriup, P.D., 1997. The world status of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata. Bird Conserv. Int. 7, 373–397. doi:10.1017/S0959270900001714

Grimm, V., Railsback, S.F., 2005. Individual-based Modeling and Ecology, Princeton . ed.

Gubin, B., 2009. A Natural History of the Houbara Bustard., Environmen. ed.

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S. a, Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B. a, Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. Ecol. Lett. 16, 1424–1435. doi:10.1111/ele.12189

Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araújo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W., Sykes, M.T., 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. Prog. Phys. Geogr. 30, 751–777. doi:10.1177/0309133306071957

Henningsson, S.S., Alerstam, T., 2005. Barriers and distances as determinants for the evolution of bird migration links: the arctic shorebird system. Proc. Biol. Sci. 272, 2251–8. doi:10.1098/rspb.2005.3221

Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D., 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. Glob. Chang. Biol. 12, 450–455. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. Int. J. Climatol. 25, 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276

Hingrat, Y., Ysnel, F., Saint-Jalme, M., Le Cuziat, J., Béranger, P.-M., Lacroix, F., 2007. Assessing habitat and resource availability for an endangered desert bird species in eastern Morocco: the Houbara Bustard. Biodivers. Conserv. 16, 597–620. doi:10.1007/s10531-005-0603-0

Hodgson, J. a., Thomas, C.D., Wintle, B. a., Moilanen, A., 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. J. Appl. Ecol. 46, 964–969. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01695.x

IMAGE-team, 2001. The IMAGE 2.2 implementation of the SRES scenarios. A comprehensive analysis of emissions, climate change and impacts in the 21st century.

IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Killick, R., Eckley, I.A., 2014. changepoint: An R Package for Changepoint Analysis. J. Stat. Softw. 58, 1–19.

La Sorte, F. a, Thompson, F.R., 2007. Poleward shifts in winter ranges of North American birds. Ecology 88, 1803–12.

Luoto, M., Virkkala, R., Heikkinen, R.K., 2007. The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. Glob. Ecol. Biogeogr. 16, 34–42. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00262.x

Madon, B., Hingrat, Y., 2014. Deciphering behavioral changes in animal movement with a " m ultiple change point algorithm- classification tree " framework.

Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Thuiller, W., 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. Divers. Distrib. 15, 59–69. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00491.x

Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T., Servín, J.I., Kiff, L.F., 2007. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. Oryx 40, 411–418. doi:10.1017/S0030605306001360

McLachlan, J.S.J., Hellmann, J.J., Schwartz, M.W., 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. Conserv. Biol. 21, 297–302. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00676.x

Mihoub, J.B., Mouawad, N.G., Pilard, P., Jiguet, F., Low, M., Teplitsky, C., 2012. Impact of temperature on the breeding performance and selection patterns in lesser kestrels Falco naumanni. J. Avian Biol. 43, 472–480. doi:10.1111/j.1600-048X.2012.05529.x

Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E., 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 105, 16195–200. doi:10.1073/pnas.0803825105

Monnet, A.-C., Hardouin, L.A., Robert, A., Hingrat, Y., Jiguet, F., n.d. Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population. Oikos.

Mouritsen, H., 1998. Modelling migration: the clock-and-compass model can explain the distribution of ringing recoveries. Anim. Behav. 56, 899–907. doi:10.1006/anbe.1998.0826

Mouritsen, H., Mouritsen, O., 2000. A mathematical expectation model for bird navigation based on the clock-and-compass strategy. J. Theor. Biol. 207, 283–91. doi:10.1006/jtbi.2000.2171

Osborne, P.E., Seddon, P.J., 2012. Selecting suitable habitats for reintroductions: variation, change and the role of Species Distribution Modelling, in: Reintroduction Biology: Integrating Science and Management. p. 528.

Palmer, S.C.F., Coulon, A., Travis, J.M.J., 2011. Introducing a "stochastic movement simulator" for estimating habitat connectivity. Methods Ecol. Evol. 2, 258–268. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00073.x

Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37, 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421, 37–42. doi:10.1038/nature01286

Pigot, A.L., Owens, I.P.F., Orme, C.D.L., 2010. The environmental limits to geographic range expansion in birds. Ecol. Lett. 13, 705–15. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01462.x

Pulido, F., Berthold, P., 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 107, 7341–6. doi:10.1073/pnas.0910361107

R Core Team, 2014. R: A language and environement for statistical computing.

Riou, S., Combreau, O., Judas, J., Lawrence, M., Al Baidani, M.S., Pitra, C., 2012. Genetic differentiation among migrant and resident populations of the threatened Asian houbara bustard. J. Hered. 103, 64–70. doi:10.1093/jhered/esr113

Ripley, B., 2014. tree: Classification and regression trees.

Rivalan, P., Frederiksen, M., Loïs, G., Julliard, R., 2007. Contrasting responses of migration strategies in two European thrushes to climate change. Glob. Chang. Biol. 13, 275–287. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01290.x

Seddon, P.J., 2010. From Reintroduction to Assisted Colonization: Moving along the Conservation Translocation Spectrum. Restor. Ecol. 18, 796–802. doi:10.1111/j.1526-100X.2010.00724.x

Thomas, C.D., 2011. Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. Trends Ecol. Evol. 26, 216–21. doi:10.1016/j.tree.2011.02.006

Thuiller, W., Araújo, M.B., Lavorel, S., 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? J. Biogeogr. 31, 353–361. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00991.x

Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., 2013. biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling.

Tingley, M.W., Monahan, W.B., Beissinger, S.R., Moritz, C., 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. Proc. Natl. Acad. Sci. 106 Suppl , 19637–43. doi:10.1073/pnas.0901562106

Visser, M.E., Perdeck, A.C., van BALEN, J.H., Both, C., 2009. Climate change leads to decreasing bird migration distances. Glob. Chang. Biol. 15, 1859–1865. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01865.x

WCS / CIESIN, 2005. Last of the Wild Project, Version 2, 2005 (LWP-2): Global Human Footprint Dataset (Geographic).

Willemoes, M., Strandberg, R., Klaassen, R.H.G., Tøttrup, A.P., Vardanis, Y., Howey, P.W., Thorup, K., Wikelski, M., Alerstam, T., 2014. Narrow-front loop migration in a population of the common cuckoo Cuculus canorus, as revealed by satellite telemetry. PLoS One 9, e83515. doi:10.1371/journal.pone.0083515

Supporting information

Appendix S1 - Trapping of Asian Houbaras

Females were caught using nylon snares placed around the nest or surrounding wild-caught chicks (Launay et al., 1999; Seddon et al., 1999). All chicks at a given nest were captured (to avoid any abandonment by the female) by hand and restrained in a fabric bag (large enough to contain three chicks), which was placed under the shade of a bush surrounded by snares. Fieldworkers stayed close enough (i.e., approximately 300 m) to continuously monitor the chicks (i.e., the bag) and the snares using a telescope. Trapped chicks called their mother, and consequently, they could not be fed or watered. If the female did not come back after 15 minutes, the trapping was canceled and the chicks released. The fieldworkers made observations through a telescope to confirm that the chicks would rejoin their mother. We never experienced chick abandonment.

For males, snares were placed around a dummy female on their displaying sites (Hingrat et al., 2004, Combreau et al. 2011). Birds were banded with a unique metal leg band.

Juveniles were caught by hand before fledging and equipped with the transmitter used for adults only if they reached a sufficient size for the satellite transmitter being less than 3% of the bird's body weight at capture. Otherwise, individuals were first equipped with a 10g necklace VHF radio-transmitter (Holohil System Ltd., Ontario, Canada) for being monitored and then trap latter for transmitter replacement.

Reference

Combreau, O., Riou, S., Judas, J., Lawrence, M., & Launay, F. (2011). Migratory pathways and connectivity in Asian houbara bustards: evidence from 15 years of satellite tracking. *PloS One*, *6*(6), e20570. doi:10.1371/journal.pone.0020570

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Y, J. S., Rautureau, P., & Seabury, J. (2004). Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Ibis*, 146(2), 314–322. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00263.x

Launay, F., Combreau, O., Aspinall, S. J., Loughland, R. A., Gubin, B., & Karpov, F. (1999). Trapping of breeding houbara bustard (Chlamydotis undulata), *27*(3), 603–608.

Seddon, P. J., Launay, F., van Heezik, Y., & Al Bowardi, M. (1999). Methods for live trapping Houbara Bustards. *Journal of Field Ornithology*, 70(2), 169–181.

Appendix S2 – Nest dates from breeding survey of Asian Houbara

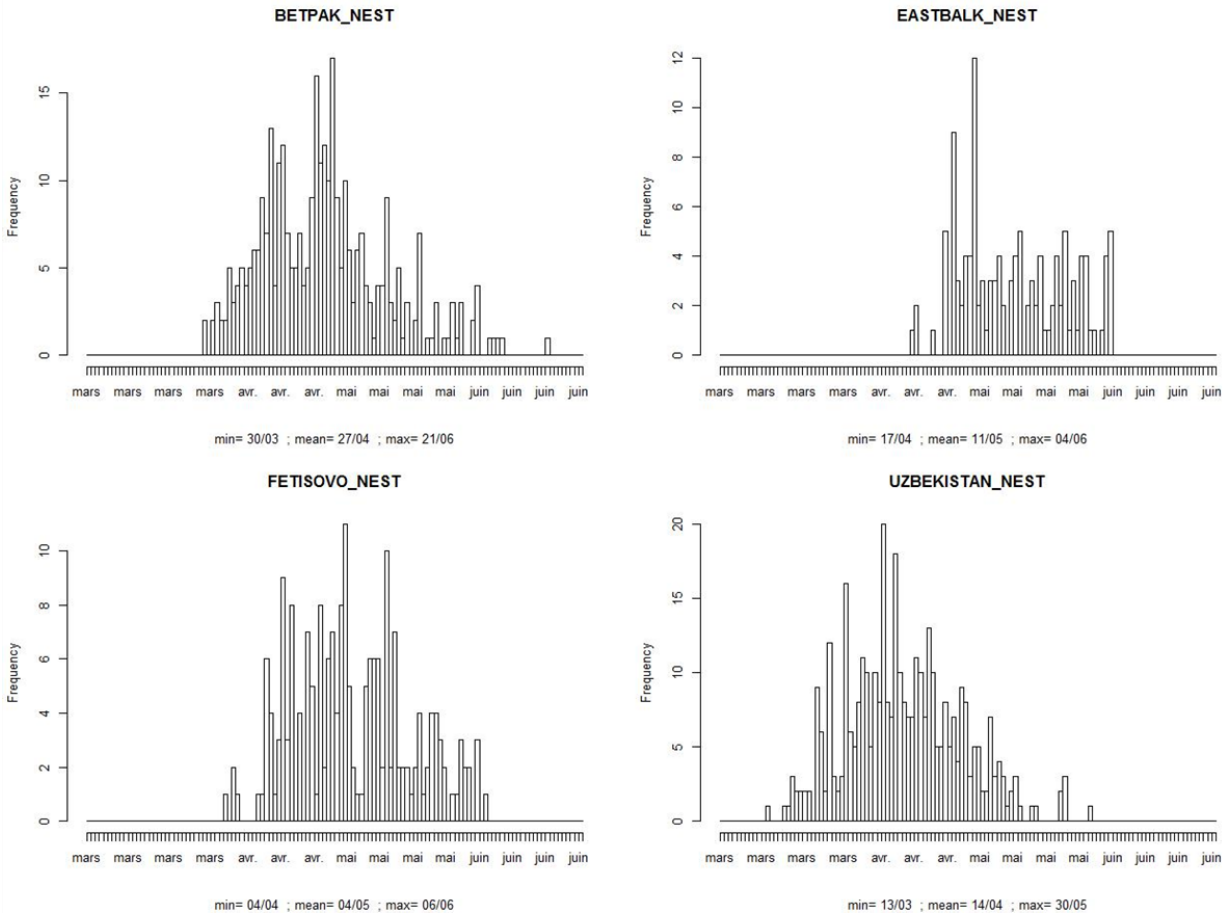


Figure S1 : Dates of nest observations in the four sites in breeding grounds: one in Uzbekistan and three sites in West (Maugystau), Central (Betpak-Dala) and East (East Balkash) Kazakhstan

Earliest date of the nest recorded in each site:

West Kazakhstan:	4th April
Central Kazakhstan:	30th April (date used also for birds captured in Iran)
East Kazakhstan:	17th April
Uzbekistan:	13th March

Appendix S3 – Human Footprint Index

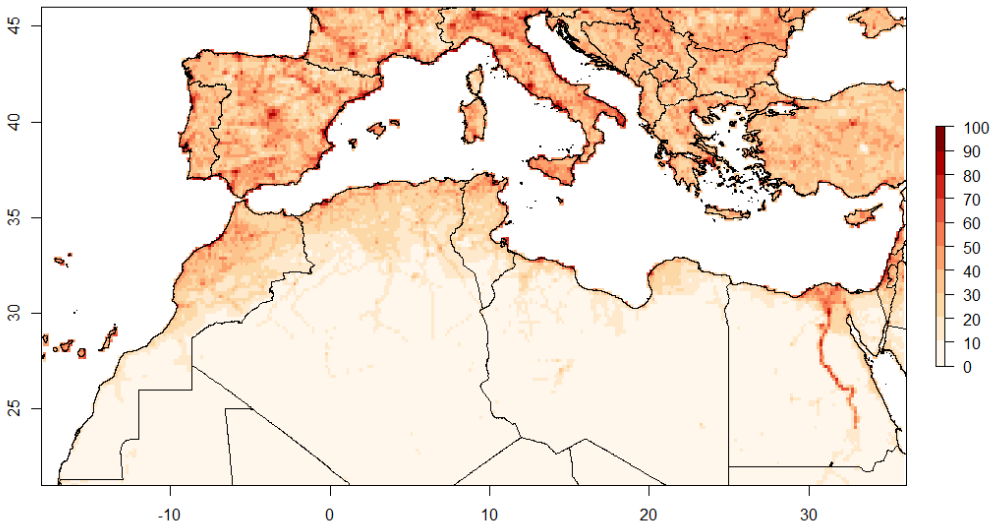


Figure S2 : Human Footprint Index for North Africa and Europa

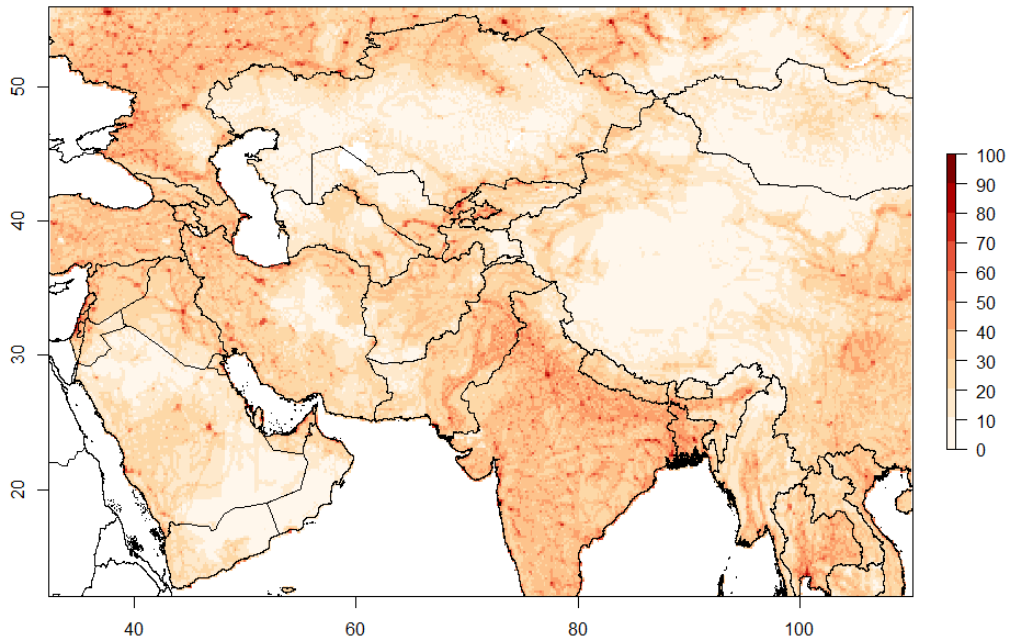


Figure S3 : Human Footprint Index for Central Asia

References:

Wildlife Conservation Society (WCS) and Center for International Earth Science Information Network (CIESIN) Columbia University. (2005). *Last of the Wild Project, Version 2, 2005 (LWP-2): Global Human Footprint Dataset (Geographic)*. Retrieved from http://dx.doi.org/10.7927/H4M61H5F

Appendix S4 – Current predicted distribution and map of uncertainty

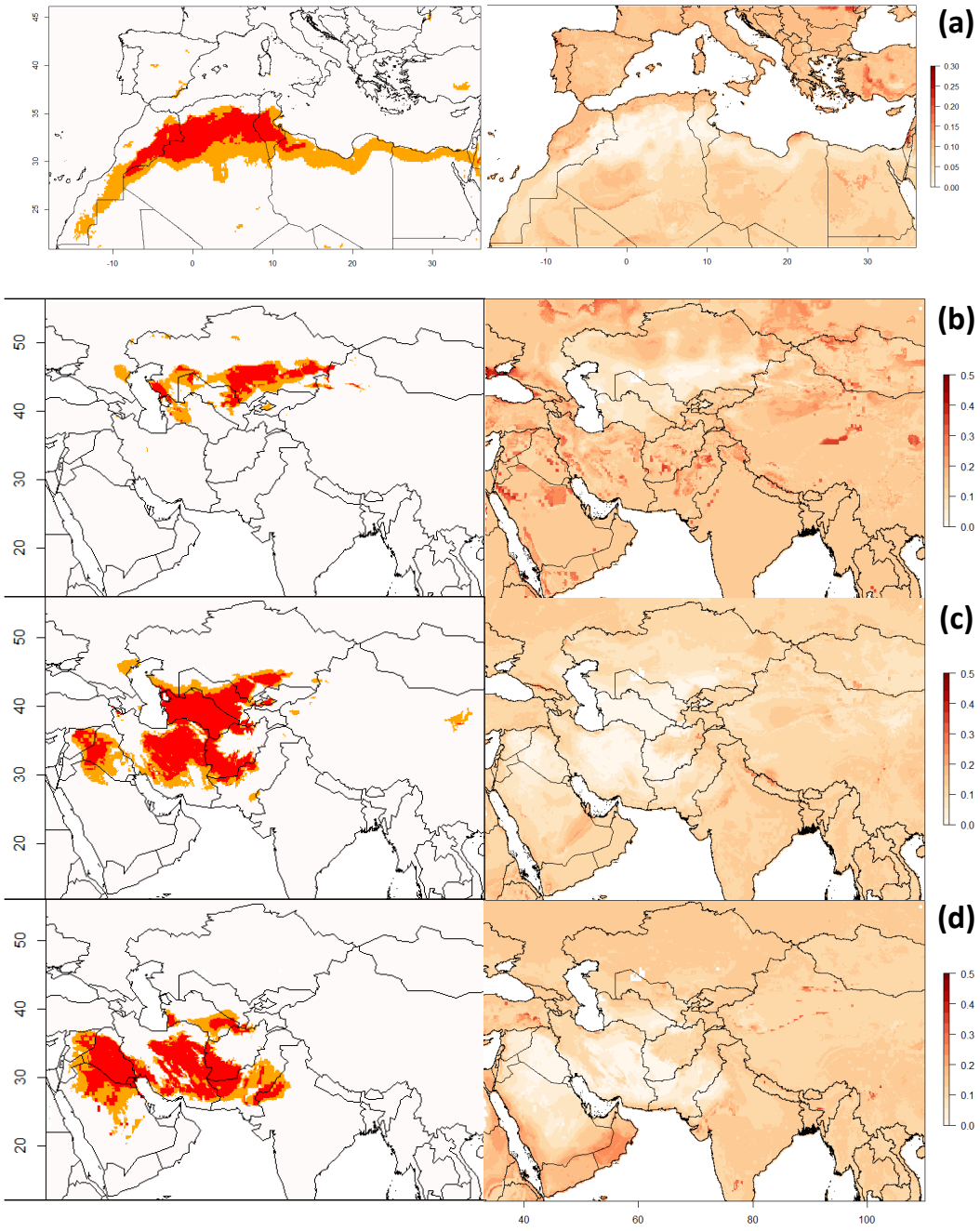


Figure S4 : Current predicted range (left-hand panel) and uncertainty in model projections within the ensemble-model (right-hand panel) of (a) North African Houbara and (b) breeding, (c) stopover and (d) wintering grounds of migrant populations of Asian Houbara.

Presence map was obtained from transformation of occurrences probabilities in binary map. We presented in yellow occurrence probabilities superior to TSS threshold and in red probabilities superior to 0.75, i.e. highly suitable areas.

Appendix S5 – Projections North African Houbara – 2070 RCP4.5

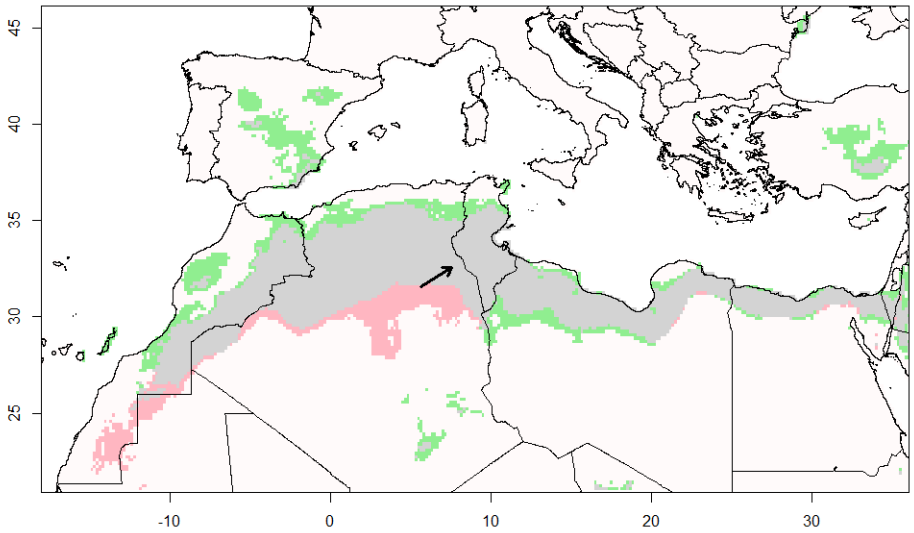


Figure S5: Predicted changes in the distribution range of North African Houbara for 2070 using the RCP4.5: gain (in green), loss (in pink) and no changes (in grey). Distance and direction of the predicted shift of the range centroid is reported with an black arrow.

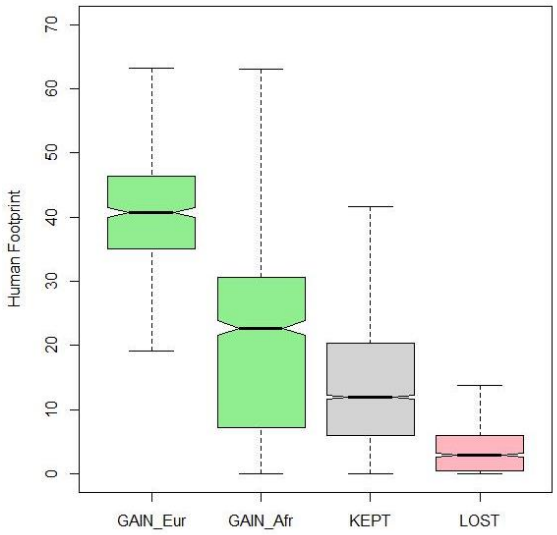
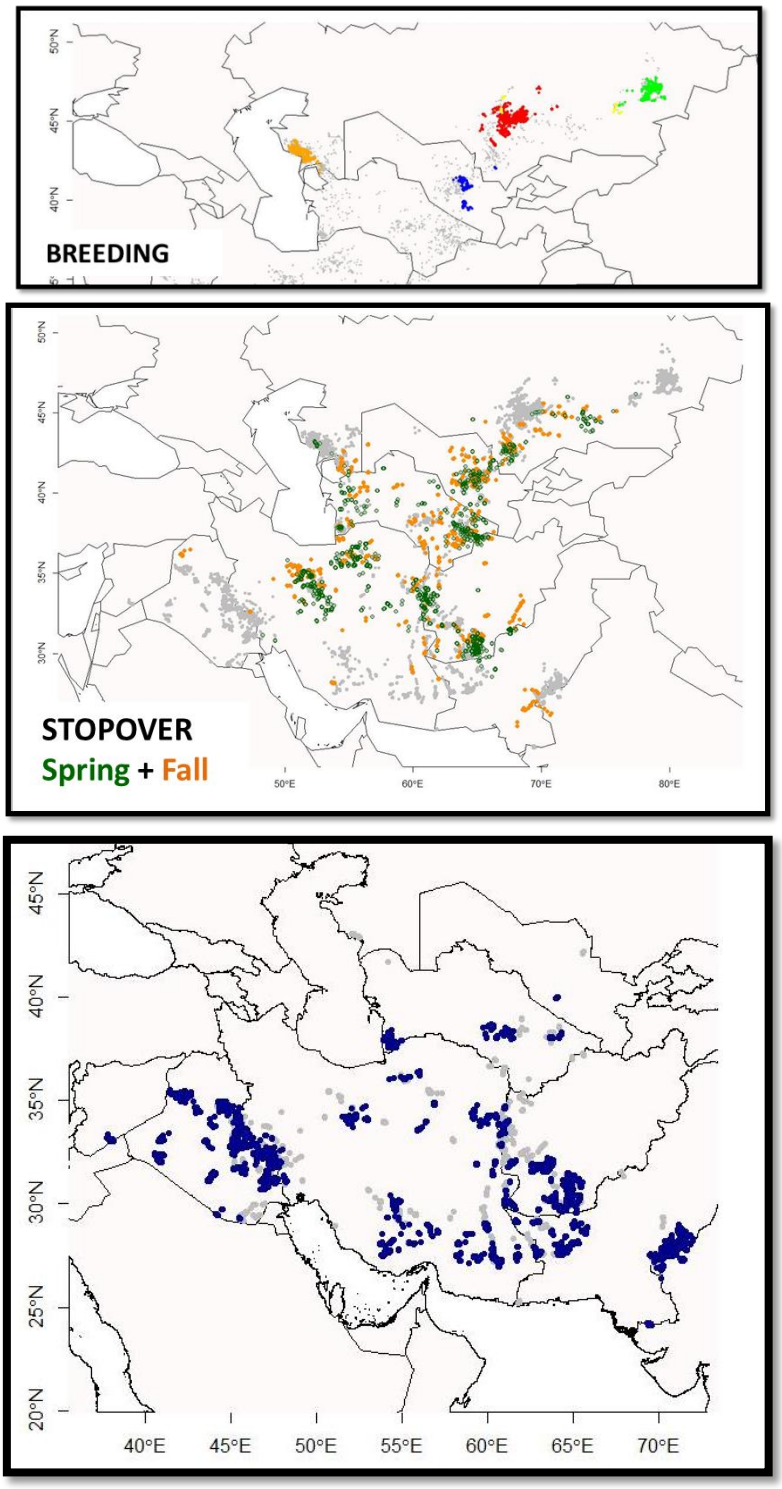


Figure S6: Values of the Human Footprint Index (HFI) in gained (*GAIN_Eur*, in Eurasia and *GAIN_Afr*, in Africa), kept and lost parts of the distribution range under the RCP4.5 scenario.

Appendix S6 – Maps of breeding, wintering and stopovers locations



Appendix S7 – Projections Asian Houbara – 2070 RCP4.5

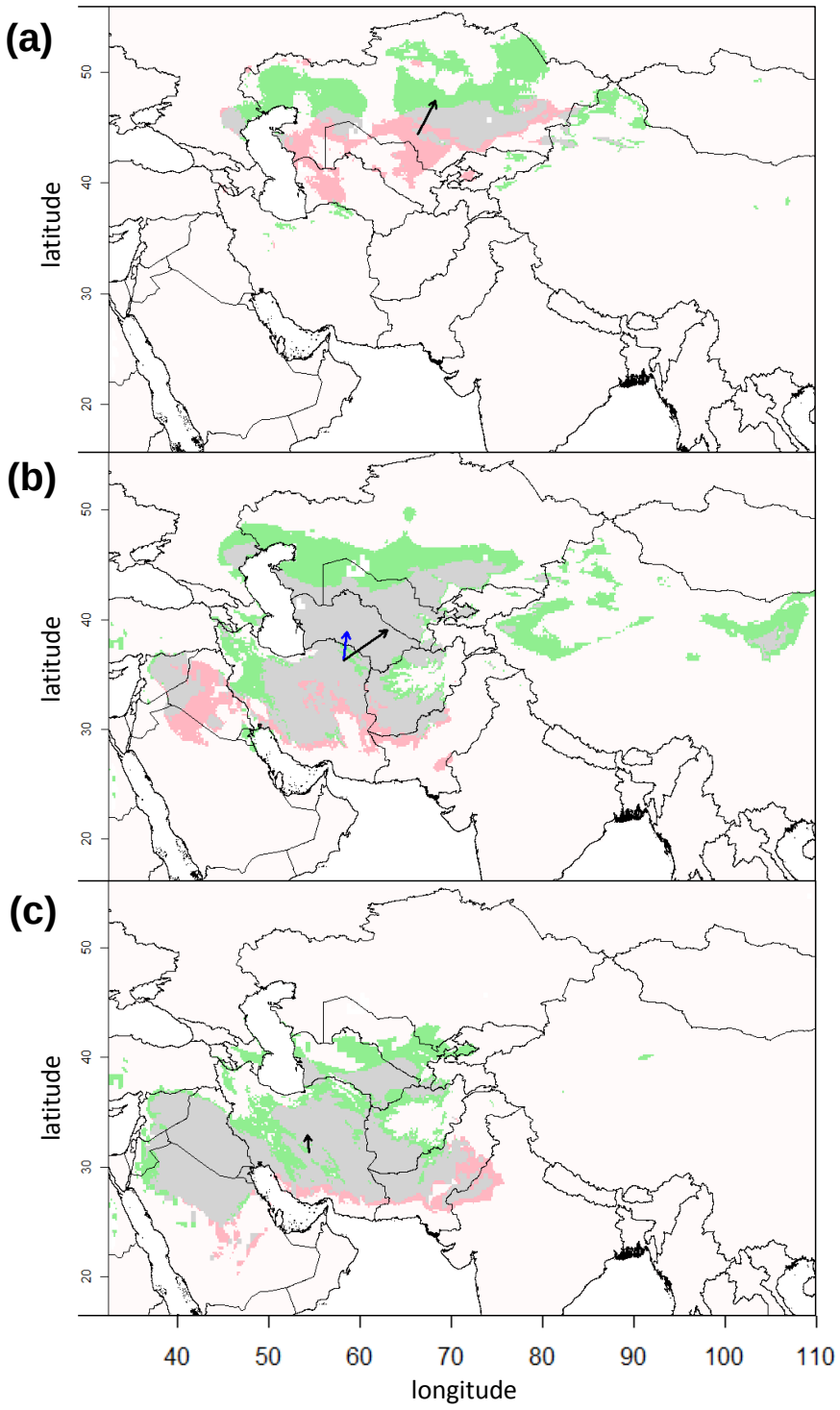


Figure S8: Predicted changes in the distribution of (a) breeding, (b) stopover and (c) wintering grounds of the Asian Houbara: gain (in green), loss (in pink) and no changes (in grey) for 2070 according to the RCP4.5. The distance and direction of range centroid displacement is illustrated with a black arrow. Range centroid displacement was also calculated without the areas predicted in the far-East beyond the studied breeding grounds (blue arrow).

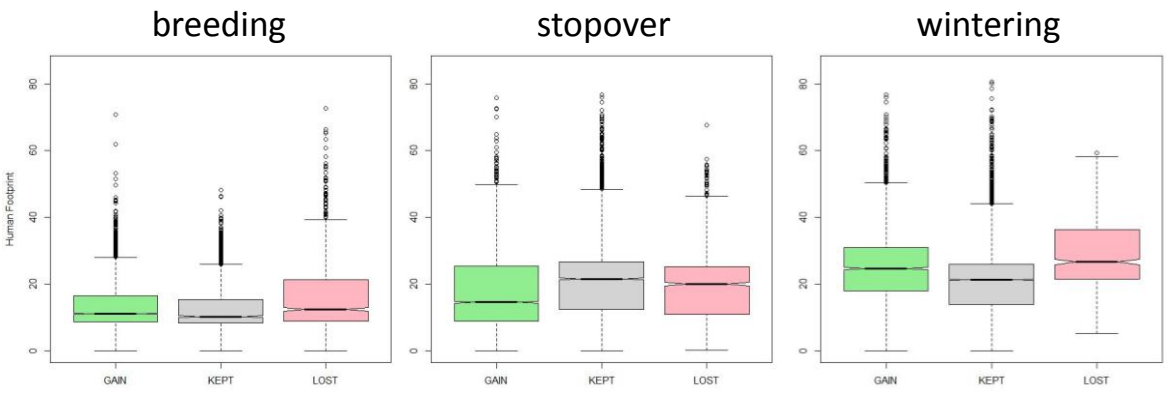


Figure S9: Values of the Human Footprint Index (HFI) for the breeding range (right panel), stopover areas (central panel) and wintering grounds of the Asian Houbara, in areas predicted to be gained, kept and lost under the RCP4.5 scenario for 2070

Discussion du Chapitre 3

L'objectif de cette étude était d'évaluer l'effet potentiel du changement climatique et d'occupation des sols sur l'aire de répartition des deux espèces pour discuter des implications pour leurs programmes de renforcement respectifs. Les deux espèces présentent des stratégies de dispersion différentes puisque l'Outarde nord-africaine est sédentaire et l'Outarde asiatique migratrice. Le focus sur ces populations migratrices occidentales nous a ainsi permis d'étudier l'impact des changements globaux sur les relations entre les aires de reproduction et d'hivernage et de tester si les zones favorables aux haltes migratoires seraient maintenues dans le futur le long des couloirs de migration.

La distribution de l'Outarde nord-africaine serait globalement stable dans le futur avec une large part de la distribution qui reste favorable, malgré une perte en marge sud. L'aire de répartition connaitrait par ailleurs une expansion vers le Nord, en Afrique du Nord mais également en Eurasie (Espagne et Turquie notamment). Cependant, cette expansion vers le Nord ne peut être possible que si l'espèce arrive à faire face à la plus forte emprise des activités humaines sur les habitats naturels dans le Nord de l'Afrique et en Espagne, et à disperser au-delà de la mer Méditerranée qui peut agir comme une barrière.

Pour l'Outarde asiatique, les changements les plus importants auraient lieu sur l'aire de reproduction. Ces zones perdues deviendraient favorables aux haltes migratoires et n'impliqueraient donc pas d'importantes pertes de continuité entre zones de reproduction et de non reproduction. Cependant ces zones perdues correspondent actuellement à d'importantes aires de reproduction et aux principales zones de lâchers dans le cadre du renforcement de l'Outarde asiatique.

Modèle de dispersion individu-centré

Dans un second temps notre objectif était de tester si les zones favorables aux haltes migratoires seraient maintenues le long des couloirs de migration. Pour répondre à cette question, nous avons modélisé ces couloirs de migration au départ des quatre principaux sites de reproduction (en Ouzbékistan, à l'Ouest, au Centre et à l'Est du Kazakhstan) par la calibration d'un modèle individu centré. Ce type de modélisation nous permet de simuler le déplacement d'individus lors de leur voyage migratoire (Grimm and Railsback, 2005; Palmer et al., 2011). Afin de rester le plus générique possible nous avons réalisé un

modèle simple dans lequel les déplacements des individus ne sont contraints que par l'altitude (Henningsson and Alerstam, 2005) et la distance à leur point d'arrivée.

L'objectif était de développer un modèle simple pour simuler les couloirs de migration et de comparer les projections actuelles et futures de la qualité de la niche des haltes migratoires situées le long des couloirs 'orographiques' de migration. Cependant, les contraintes du modèle sur les déplacements étaient trop fortes pour que les couloirs simulés soient correctement ajustés aux données observées des localisations en migrations des individus suivis par satellite (voir l'encadré placé à la fin du Manuscrit 4 qui présente quelques exemples). Par exemple, nous ne sommes pas encore parvenus à modéliser les routes migratoires des oiseaux qui font de longs détours pour éviter les barrières naturelles comme la mer ou la montagne, comme par exemple les populations de l'Ouest du Kazakhstan qui contournent la mer Caspienne pour atteindre leur zone d'hivernage. Nous avons deux possibilités pour ajouter de la complexité aux modèles et ainsi obtenir une meilleur ajustement avec les données de migration observées : (1) caractériser plus finement le déplacement des individus grâce à des méthodes de navigation vectorielle dites « horloge et compas » (Mouritsen and Mouritsen, 2000; Mouritsen, 1998; Willemoes et al., 2014) ou (2) rechercher les routes de migration optimales grâce à des algorithmes de colonies de fourmis (ACO, Dorigo and Stützle, 2004). Ce travail sera donc poursuivi pour compléter les travaux présentés ici dans le cadre de la thèse.

Conclusions et perspectives

Apports théoriques

La qualité de l'habitat réfère à la capacité de l'environnement à fournir des conditions appropriées pour la survie et la reproduction des individus et la persistance des populations (Hall et al., 1997). L'évaluation de la capacité des modèles de niche à prédire la qualité de l'habitat peut être réalisée en mesurant le lien entre la qualité prédite et les paramètres démographiques tels que la survie et la reproduction (Armstrong and Seddon, 2008).

Il est important d'établir ce lien (entre les projections des modèles de niche et les paramètres démographiques) dès lors que les modèles ont vocation à être appliqués dans les actions de conservation (Thuiller et al., 2014), comme pour planifier des translocations dans des sites prédits comme favorables dans le futur (Carroll et al., 2009; Leroy et al., 2013). Il est alors nécessaire de pouvoir s'appuyer sur des projections fiables dont on mesure l'incertitude (Kujala et al., 2013).

Ces approches empiriques offrent également des retours pour la modélisation en développant notre compréhension des processus qui sous-tendent la relation espèce-habitat. Elles peuvent potentiellement aider au développement de modèles plus réalistes écologiquement, qui intègrent les facteurs déterminants pour la distribution des espèces mais également les mécanismes tels que la reproduction, la survie ou la dispersion (Boulangeat et al., 2012)

Lors de nos travaux, nous avons relié, pour la première fois à notre connaissance, les projections des modèles de niche à la survie des individus. Ceci a été possible grâce au cadre original fourni par le renforcement des populations, permettant ainsi de calibrer le modèle de niche via un jeu de données conséquent de présences d'oiseaux sauvages et de mesurer, de manière indépendante, les paramètres démographiques sur les populations transloquées. Le cas des translocations d'espèces offre un cadre pertinent dans ce type d'étude grâce aux suivis individuels nombreux et la possibilité d'intégrer des approches expérimentales.

Succès de la reproduction

Pris dans leur ensemble, nos résultats apportent un soutien empirique aux prédictions des modèles de niche. Notre travail apporte ainsi une contribution supplémentaire à la connaissance de l'adéquation entre les modèles de niche, des modèles corrélatifs, et les paramètres démographiques. Dans un second temps, à la suite des travaux présentés ici, il pourrait être envisagé de tester cette fois le lien entre le succès de la reproduction et les prédictions des modèles de niche. Une telle approche empirique rejoindrait les efforts menés pour mieux comprendre le lien entre la qualité des habitats et la performance des espèces. Cette question a été abordée dans de rares études prenant en compte les traits fonctionnels des espèces (Thuiller et al., 2010), le succès reproducteur (Moore and Elmendorf, 2006) et très récemment la performance démographique (taux de croissance, capacité de charge et densité ; Thuiller et al., 2014).

Densité et densité-dépendance

Au cours de ces travaux, nous avons modélisé la distribution de l'Outarde nord-africaine sur l'ensemble de sa répartition. Les mêmes travaux engagés sur l'Outarde asiatique pour modéliser la niche écologique sur l'aire de reproduction, les présents travaux se sont focalisés sur les populations migratrices occidentales (cf. Méthodologie), pour étudier les conséquences des changements globaux sur les couloirs migratoires.

Nous pouvons alors entreprendre une validation sur le terrain des cartes de qualité de niche ainsi obtenues. Les présences prédites par les modèles de niche, que nous avons utilisées comme mesure de l'adéquation environnementale (habitat / niche suitability en anglais et qualité de niche en français), peuvent être confrontées à des données de présence/absence (indépendantes de celles qui ont permis de construire le modèle de niche) ou d'abondance issues de comptage sur le terrain. Ce genre d'approche est encore rare mais s'est révélée être un succès dans des études menées chez d'autres espèces pour découvrir des sites de reproduction qui étaient inconnus jusqu'alors (par exemple chez une espèce de chauve-souris: Greaves et al., 2006; pour des amphibiens: Searcy and Shaffer, 2014).

Une telle approche permettrait une estimation plus fiable de l'aire de distribution et des densités d'outardes houbaras, données aujourd'hui manquantes et limitantes pour évaluer l'ensemble des actions de conservation nécessaires (BirdLife International, 2014). Bien

que l'aire de reproduction de l'espèce asiatique couvre une zone géographique considérable, le projet peut bénéficier du réseau mis en place pour sa conservation.

L'étude de la densité représenterait un niveau d'intégration supplémentaire des paramètres démographiques pour faire suite à nos travaux sur la survie et la dispersion des individus et une meilleure compréhension des processus impliqués, notamment dans l'Oriental marocain, la zone cœur du renforcement de l'outarde nord-africaine. En effet, si nous avons mis en évidence une relation positive entre la qualité de la niche expérimentée et la survie, les plus forts gains en qualité de niche n'était cependant pas associés aux plus fortes probabilités de survie. Nous avons alors fait l'hypothèse que des effets densité-dépendance négatifs pouvaient induire un manque à gagner en termes de survie dû à la compétition intraspécifique dans les sites de meilleure qualité. Nous nous situons en effet dans un contexte de renforcement, et non d'introduction, de population, et la présence d'individus conspécifiques déjà installés peut avoir un rôle important lors de l'exploration de l'habitat et d'une éventuelle compétition pour les ressources. Une prise en compte explicite de la densité pourrait permettre une meilleure interprétation des processus impliqués lors des expériences de lâcher.

Translocations d'espèces et modèles de niche

Dans le meilleur des cas, dans les programmes de translocation, la qualité de l'habitat est estimée sur dire d'experts, selon les connaissances disponibles sur les besoins de l'espèce, des mesures de conditions environnementales et leurs éventuels impacts sur les paramètres démographiques (Moorhouse et al., 2009; White et al., 2012). Mais l'ensemble de ces connaissances sont rarement disponibles, ou le sont seulement de manière partielle et localisée, car il est difficile d'étudier une espèce rare et en danger à large échelle spatiale et temporelle. Une fois lâchés, les individus doivent être suivis de façon intensive et sur le long terme afin de mesurer le succès du programme (IUCN/SSC, 2013). Là aussi les données font souvent défaut. Dans nos travaux, nous avons proposé d'utiliser les modèles de niche qui apportent de l'information sur les préférences écologiques de l'espèce à l'échelle de l'ensemble de sa répartition. Nos résultats ont mis en évidence l'importance de la qualité de la niche dans une zone plus large que celle du seul site de lâcher, c'est-à-dire incluant potentiellement les zones que l'individu va visiter après avoir initié une exploration du milieu. La qualité du site, mais aussi celle de l'aire de lâcher, est une distinction spatiale mise en avant dans les directives de l'UICN pour les

réintroductions et translocations, puisque si le succès immédiat des translocations est important, le succès des translocations passe aussi par la persistance de la population sur le long terme, sur un espace plus large que le ou les seuls sites de lâcher. On distingue alors le site où les lâchers (release site, en anglais) ont lieu d'une plus large zone de lâcher (release area, en anglais) où les individus lâchés sont susceptibles de disperser). Dans ce contexte, si leurs conditions de mise en œuvre sont réunies, les modèles de niche peuvent être un outil pertinent pour l'évaluation de la qualité de la niche de la zone de lâcher. De plus, elle peut aussi guider la sélection d'un site précis de lâcher puisque à qualités équivalentes deux sites de lâchers peuvent être inclus dans des aires de qualités d'habitat plus ou moins favorables.

Dans nos travaux, les modèles de niche sont calibrés sur les données des populations sauvages. Les paramètres démographiques (survie, dispersion) ont été mesurés sur des individus élevés en captivité et lâchés dans le milieu naturel. Il s'agissait dans un premier temps de tester si les modèles de niche pouvaient être déterminants dans le choix des sites de lâcher afin d'optimiser la survie immédiate et à plus long terme des individus. Dans un deuxième temps, il s'agissait de vérifier si les individus lâchés établis (reproducteurs) utilisaient les conditions environnementales qui caractérisent la niche écologique des populations sauvages. Nos résultats ont montré que l'utilisation des modèles de niche dans les actions de translocation a un sens.

Nous avons en effet testé par deux approches différentes l'effet de la qualité du site de lâcher : (i) une approche menée sur près d'un millier d'oiseaux lâchés de 2001-2009 sur la zone historique de renforcement dans l'Oriental marocain, caractérisée par des qualités de niche très élevées et (ii) une approche expérimentale de lâchers standardisés le long du gradient de qualité de niche conçue pour tester explicitement cette relation. Nous n'avons pas trouvé de lien, suggérant que la qualité de niche du site de lâcher (telle que nous l'avons estimée) n'est pas une solution clé en main pour évaluer la qualité de l'habitat où lâcher les oiseaux. Au regard du fort coût au lâcher observé dans les premiers jours, ce résultat laisse entendre que d'autres facteurs (affectant la survie des oiseaux à court terme) viennent masquer une éventuelle relation entre la qualité d'habitat prédite et la survie des oiseaux. De plus, la dispersion qui suit le lâcher peut jouer un rôle important et une caractérisation plus fine des mouvements (temps passé sur la zone de lâcher, taux

d'émigration) nous permettrait de mieux comprendre les liens avec la qualité de niche dans les premiers stades consécutifs aux lâchers.

Concernant les individus lâchés établis (reproducteurs), ces derniers utilisent une niche écologique similaire à celle des outardes sauvages : ils ne sont pas restreints à des parties sous optimales ou à des zones périphériques de l'espace écologique ; ils ne sont pas exclus de parties de l'espace environnemental par une quelconque compétition ; ils sont adaptés à la niche 'sauvage' de l'espèce. Chez les mâles, les résultats soulignent une réussite du programme de renforcement par l'établissement de nouvelles zones de reproduction (leks) dans des régions différentes de celles occupées par les populations sauvages mais présentant les mêmes caractéristiques environnementales. Chez les femelles, la similitude des niches est moins marquée, avec des femelles sauvages qui utilisent des environnements plus divers, lié à des mouvements entre des zones de reproduction distantes qui pourraient être expliqués par l'âge plus avancé des femelles sauvages et leur expérience du milieu. Ces comportements de dispersion ont pu également être mis en évidence grâce au suivi continu réalisé par satellite plus conséquent pour les femelles sauvages que les femelles lâchées. Ce résultat illustre l'importance du suivi à long terme des individus lâchés car l'établissement des populations est un processus lent. La plupart des femelles lâchées suivies dans la nature ont moins de 6 ans (Bacon 2013), alors que l'optimum de reproduction de l'espèce se situe entre 6 et 10 ans (Chantepie et al., in press). Il est donc primordial de poursuivre les suivis individuels afin d'affiner les liens entre démographie et adéquation de niche.

Quelles leçons pour les translocations d'Outarde houbara ?

De manière originale dans nos travaux, notre approche empirique reliant qualité de niche et paramètres démographiques trouve une application directe dans l'orientation et l'optimisation des opérations futures de renforcement des populations d'outardes houbaras, africaines et asiatiques.

Choisir des sites et des zones de lâcher

Dans le cadre de lâchers expérimentaux, l'étude de la survie et des mouvements a ainsi montré comment les modèles de niche pouvaient contribuer à la sélection de sites de lâchers potentiels dans le cadre du renforcement de l'Outarde houbara. En effet, nous avons vu que les individus lâchés dans la zone de Tata, dans le Sud du Maroc, associée à

de plus faibles qualités de niche, ont des survies plus faibles que dans l'Oriental. La zone de Tata inclut des sites de bonne qualité mais qui sont isolés. C'est une zone de lâcher de faible qualité globale qui offre ainsi peu ou pas d'opportunités pour les oiseaux de rejoindre des habitats plus favorables, et la survie y est globalement plus faible. Les comportements de dispersion sont également très différents de ceux de la zone de l'Oriental, où les oiseaux ont la possibilité de disperser vers de meilleurs habitats, d'acquérir de l'expérience et de valoriser cette expérience en termes de survie. En conclusion, Tata n'apparait pas comme une zone de lâcher à recommander. Cet exemple concret illustre l'importance des modèles de niche pour identifier au niveau géographique les zones de haute qualité, et sélectionner, pour les renforcements ou réintroduction, celles dont la taille et la distribution spatiale sont à même de garantir la dispersion des individus et la connectivité entre les populations.

Comparer la reproduction des individus lâchés et des sauvages

Si on a montré que les outardes élevées en captivité utilisaient des conditions environnementales similaires à celles favorables aux outardes sauvages, on ne sait pas encore précisément si le succès reproducteur (productivité) diffère entre les oiseaux sauvages et les individus lâchés (Thèse en cours au MNHN, Léo Bacon) ni quel est le lien avec la qualité des habitats. Dans ce cas précis, on peut envisager de tester cette fois le lien entre les prédictions des modèles de niche et la reproduction (phénologie, taille de ponte, succès reproducteur), afin de mesurer l'adéquation entre les modèles de niche et la qualité des habitats.

Scénarios de distributions futures

La modélisation de la distribution future des deux espèces d'outardes houbaras révèle des changements potentiels dans leurs distributions.

Translocations en Asie

On prédit par exemple des changements drastiques sur la zone de reproduction des populations migratrices, avec une expansion importante vers le Nord et une perte de la moitié des zones favorables actuellement où sont aujourd'hui lâchés des individus élevés en captivité pour renforcer les populations migratrices. Ces résultats questionnent l'usage futur des zones de lâcher les plus septentrionales pour établir des populations viables à

long terme, en tout cas à l'horizon 2070 – celui des scénarios climatiques utilisés dans nos projections.

Dans le cas de l'Outarde asiatique nous avons par ailleurs l'ambition de fournir une méthode pour comparer les routes migratoires aux changements potentiels dans la qualité de la niche des haltes migratoires. Ce travail se continuera suite à la thèse, et fait partie des perspectives directes qui seront développées pour compléter le travail présenté ici.

Translocations en Afrique

La surface totale de l'aire de distribution de l'Outarde nord-africaine est globalement stable dans le futur avec une large part de la distribution qui reste favorable, malgré une perte en marge sud, compensée par d'éventuels gains en limite Nord. Si l'espèce est adaptée aux conditions arides, elle est inféodée à la végétation steppique, ouverte et clairsemée, où elle puise ses ressources, (régime omnivore et opportuniste, Bourass et al. 2012). C'est une végétation très menacée d'une part par des phénomènes de désertification qui s'intensifient (Frenette-Dussault et al., 2012) et d'autre part par le surpâturage, ainsi que par leur interaction (Kéfi et al., 2007). Au sein de cette distribution potentielle, l'Outarde houbara se trouve actuellement dans des refuges où son habitat est encore relativement préservé des activités humaines et où ses populations n'ont pas été exterminées par le braconnage et la chasse, tous deux exacerbés par les instabilités politiques de certains pays dans le Nord de l'Afrique (Tunisie, Libye). Ainsi, au sein de son aire de répartition actuelle qui peut être maintenue dans le futur, l'accent doit être mis pour la conservation sur la protection du braconnage et de la surexploitation des milieux par surpâturage.

Selon nos modèles et les scénarios utilisés, l'aire de répartition connaitrait par ailleurs une expansion vers le Nord, en Afrique du Nord mais également potentiellement en Eurasie (en Espagne notamment, mais aussi potentiellement en Turquie). Ces nouveaux sites favorables sont cependant caractérisés par une forte emprise des activités humaines sur les habitats naturels. De plus, ces scénarios font l'hypothèse d'une colonisation possible de ces habitats favorables situés sur un autre contient, en Eurasie, au-delà de la mer Méditerranée.

De ces projections découlent alors deux questions importantes pour la gestion des populations en contexte de changements globaux : est-ce que les espèces vont être

capables de s'adapter localement aux conditions futures sans avoir besoin de disperser ? Dans le cas contraire, est-ce qu'elles vont être capables de disperser jusque sur les sites qui seront favorables ? La situation réelle sera vraisemblablement intermédiaire. On comprend que ces questions appellent une approche intégrée pour étudier la réponse des espèces aux changements climatiques (Peterson et al., 2010).

Les oiseaux sont considérés comme des organismes mobiles avec de fortes capacités de dispersion, ce qui impliquerait une plus forte probabilité de voir leurs aires de distribution glisser (Araújo et al., 2005). Toutefois, les oiseaux semblent en retard par rapport au glissement actuel du climat, au moins en Europe (Devictor et al., 2012). Pour suivre son optimum climatique, l'Outarde nord-africaine a des possibilités de dispersion très réduites puisqu'elle est confrontée au Nord de sa répartition par le développement croissant de l'urbanisation et de l'agriculture, et à la mer Méditerranée, barrière à la dispersion. L'introduction de l'espèce dans les plaines arides du centre de l'Espagne pourrait permettre de contrer cette barrière à la dispersion, si l'on considère possible, raisonnable et pertinente la translocation d'une espèce au-delà de son aire actuelle ou historique de répartition. Cela pourrait être envisagé également dans le cas de l'outarde asiatique au Nord du Kazakhstan où les sites actuellement utilisés comme sites de lâcher ne sont plus prédits comme favorables dans le futur pour les oiseaux migrateurs.

Le cas de la conservation de l'Outarde houbara illustre ainsi un compromis entre le choix de la qualité de la niche actuelle et future. Prioriser seulement les zones cœurs des populations peut promouvoir la persistance à court terme des populations aux dépens de la survie à long terme (Hodgson et al., 2009). A l'inverse prioriser uniquement les populations marginales qui peuvent s'étendre dans le futur peut entrainer un risque dû à l'incertitude sur les conséquences véritables des changements climatiques (Hodgson et al., 2009). Si l'accent doit être mis sur la protection des populations sur l'aire de répartition native de l'espèce, on peut en revanche envisager de tester des introductions en conditions contrôlées, et dont les résultats pourront servir au renforcement de l'Outarde houbara mais également à des taxons beaucoup plus menacés par les changements climatiques et dont les programmes dédiés à leur conservation ne permettent pas forcément (encore) d'intégrer de telles approches expérimentales.

Bibliographie

Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). J. Appl. Ecol. 43, 1223–1232. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D., Thuiller, W., 2011. Climate change threatens European conservation areas. Ecol. Lett. 14, 484–92. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01610.x

Araújo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., Williams, P.H., 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. Glob. Chang. Biol. 10, 1618–1626. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00828.x

Araújo, M.B., Guisan, A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. J. Biogeogr. 33, 1677–1688. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x

Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol. Evol. 22, 42–7. doi:10.1016/j.tree.2006.09.010

Araújo, M.B., Pearson, R., 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. Ecography (Cop.). 693–695.

Araújo, M.B., Pearson, R.G., Thuiller, W., Erhard, M., 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. Glob. Chang. Biol. 11, 1504–1513. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x

Araújo, M.B., Peterson, A.T.A., 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. Ecology 93, 1527–1539. doi:10.1890/11-1930.1

Armstrong, D.P., Castro, I., Griffiths, R., 2007. Using adaptive management to determine requirements of re-introduced populations: the case of the New Zealand hihi. J. Appl. Ecol. 44, 953–962. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01320.x

Armstrong, D.P., Seddon, P.J., 2008. Directions in reintroduction biology. Trends Ecol. Evol. 23, 20–5. doi:10.1016/j.tree.2007.10.003

Austin, M., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecol. Modell. 157, 101–118. doi:10.1016/S0304-3800(02)00205-3

Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. Ecol. Modell. 200, 1–19. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.07.005

Austin, M., Van Niel, K.P., 2011. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. J. Biogeogr. 38, 1–8. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x

Bailey, T.A., Samour, J.H., Bailey, T.C., Fe, C.E., 2011. Hunted by Falcons , Protected by Falconry : Can the Houbara Bustard (Chlamydotis undulata macqueenii) Fly into the 21st Century ?

Barbet-Massin, M., Jetz, W., 2014. A 40-year, continent-wide, multispecies assessment of relevant climate predictors for species distribution modelling. Divers. Distrib. n/a–n/a. doi:10.1111/ddi.12229

Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C.H., Thuiller, W., 2012a. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? Methods Ecol. Evol. 3, 327–338. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

Barbet-Massin, M., Thuiller, W., Jiguet, F., 2010. How much do we overestimate future local extinction rates when restricting the range of occurrence data in climate suitability models? Ecography (Cop.). 33, 878–886. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06181.x

Barbet-Massin, M., Thuiller, W., Jiguet, F., 2012b. The fate of European breeding birds under climate, land-use and dispersal scenarios. Glob. Chang. Biol. 18, 881–890. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02552.x

Barbet-Massin, M., Walther, B. a, Thuiller, W., Rahbek, C., Jiguet, F., 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. Biol. Lett. 5, 248–51. doi:10.1098/rsbl.2008.0715

Barry, S., Elith, J., 2006. Error and uncertainty in habitat models. J. Appl. Ecol. 43, 413–423. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01136.x

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-6.

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. Ecol. Lett. 365–377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x

Bennett, V. a, Doerr, V. a J., Doerr, E.D., Manning, A.D., Lindenmayer, D.B., Yoon, H.-J., 2012. Habitat selection and post-release movement of reintroduced brown treecreeper individuals in restored temperate woodland. PLoS One 7, e50612. doi:10.1371/journal.pone.0050612

Bernis, F.., 1966. Aves migradoras ibéricas. Vol. 1 ., Publicacio. ed. Madrid, Spain.

BirdLife International, 2014. Chlamydotis undulata. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. [WWW Document]. URL <www.iucnredlist.org> (accessed 8.9.14).

Blomberg, E.J., Gibson, D., Sedinger, J.S., Casazza, M.L., Coates, P.S., 2013. Intraseasonal variation in survival and probable causes of mortality in greater sage-grouse Centrocercus urophasianus. Wildlife Biol. 19, 347–357. doi:10.2981/13-001

Blossey, B., Nötzold, R., 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. Ecology 83, 887–889.

Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M.J., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C., Travis, J.M.J., Dyck, H. Van, 2012. Costs of dispersal. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 87, 290–312. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x

Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E., 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. Nature 441, 81–3. doi:10.1038/nature04539

Boulangeat, I., Gravel, D., Thuiller, W., 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. Ecol. Lett. 15, 584–93. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01772.x

Bourass, K., Léger, J.-F., Zaime, a., Qninba, a., Rguibi, H., El Agbani, M. a., Benhoussa, a., Hingrat, Y., 2012. Observations on the diet of the North African houbara bustard during the non-breeding season. J. Arid Environ. 82, 53–59. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.02.016

Bowler, D.E., Benton, T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biol. Rev. 80, 205–225. doi:10.1017/S1464793104006645

Brambilla, M., Ficetola, G.F., 2012. Species distribution models as a tool to estimate reproductive parameters: a case study with a passerine bird species. J. Anim. Ecol. 81, 781–7. doi:10.1111/j.1365-2656.2012.01970.x

Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.-J., Randin, C., Zimmermann, N.E., Graham, C.H., Guisan, A., 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 481–497. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x

Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G.F., Alkemade, J.M.R., Guisan, A., 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? Glob. Chang. Biol. 12, 1079–1093. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01157.x

Brook, B.W., Akçakaya, H.R., Keith, D.A., Mace, G.M., Pearson, R.G., Araújo, M.B., 2009. Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. Biol. Lett. 5, 723–5. doi:10.1098/rsbl.2009.0480

Brownie, C., Hines, J.E., Nichols, J.D., Pollock, K.H., Hestbeck, J.B., 1993. Capture-Recapture Studies for Multiple Strata Including Non-Markovian Transitions. Biometrics 49, 1173. doi:10.2307/2532259

Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. Glob. Chang. Biol. 16, 1145–1157. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x

Burnham, K.P., 1993. A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. Marked Individuals in the Study of Bird Population, in: North, J.-D.L.& P.M. (Ed.), . Birkhauser-Verlag, Basel, pp. 199–213.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach, 2e édition. ed.

Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Hernández Morcillo, M., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. Science 328, 1164–8. doi:10.1126/science.1187512

Carrascal, L.M., Seoane, J., Palomino, D., Alonso, L., 2006. Habitat preferences, population size and demographic trends of houbara bustard Chlamydotis undulata in Lanzarote and La Graciosa (Canary Islands) 53, 251–269.

Carroll, M.J., Anderson, B.J., Brereton, T.M., Knight, S.J., Kudrna, O., Thomas, C.D., 2009. Climate change and translocations: The potential to re-establish two regionally-extinct butterfly species in Britain. Biol. Conserv. 142, 2114–2121. doi:10.1016/j.biocon.2009.04.010

Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V. a, Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecol. Lett. 12, 693–715. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Chantepie, S., Robert, A., Sorci, G., Hingrat, Y., Charmantier, A., Leveque, G., Lacroix, F., Teplitsky, C., n.d. Quantitative Genetics of aging of reproductive traits in the houbara bustard. PLoS One.

Chargé, R., Saint-Jalme, M., Lacroix, F., Cadet, A., Sorci, G., 2010. Male health status, signalled by courtship display, reveals ejaculate quality and hatching success in a lekking species. J. Anim. Ecol. 79, 843–50. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01696.x

Chargé, R., Sorci, G., Saint Jalme, M., Lesobre, L., Hingrat, Y., Lacroix, F., Teplitsky, C., 2014. Does recognized genetic management in supportive breeding prevent

genetic changes in life-history traits? Evol. Appl. 7, 521–532. doi:10.1111/eva.12150

Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B., Sheldon, B.C., 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science 320, 800–3. doi:10.1126/science.1157174

Chauvenet, A.L.M., Ewen, J.G., Armstrong, D.P., Blackburn, T.M., Pettorelli, N., 2013. Maximizing the success of assisted colonizations. Anim. Conserv. 16, 161–169. doi:10.1111/j.1469-1795.2012.00589.x

Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., Pradel, R., 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. Ecography (Cop.). 32, 1071–1074. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x

Choquet, R., Rouan, L., Pradel, R., 2009b. Program E-SURGE: A software application for fitting multievent models. Springer US, Boston, MA. doi:10.1007/978-0-387-78151-8

Coetzee, B.W.T., Robertson, M.P., Erasmus, B.F.N., van Rensburg, B.J., Thuiller, W., 2009. Ensemble models predict Important Bird Areas in southern Africa will become less effective for conserving endemic birds under climate change. Glob. Ecol. Biogeogr. 18, 701–710. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00485.x

Combreau, O., Qiao, J., Lawrence, M., Gao, X., Yao, J., Yang, W., Launay, F., 2002. Breeding success in a Houbara Bustard Chlamydotis [undulata] macqueenii population on the eastern fringe of the Jungar Basin, People's Republic of China. Ibis (Lond. 1859). 144, E45–E56. doi:10.1046/j.1474-919X.2002.00054.x

Combreau, O., Riou, S., Judas, J., Lawrence, M., Launay, F., 2011. Migratory pathways and connectivity in Asian houbara bustards: evidence from 15 years of satellite tracking. PLoS One 6, e20570. doi:10.1371/journal.pone.0020570

Cornec, C., Hingrat, Y., Rybak, F., 2014. Individual Signature in a Lekking Species: Visual and Acoustic Courtship Parameters May Help Discriminating Conspecifics in the Houbara Bustard. Ethology n/a–n/a. doi:10.1111/eth.12244

Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., Jiguet, F., 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. Nat. Clim. Chang. 2, 121–124. doi:10.1038/nclimate1347

Dickens, M.J., Delehanty, D.J., Michael Romero, L., 2010. Stress: An inevitable component of animal translocation. Biol. Conserv. 143, 1329–1341. doi:10.1016/j.biocon.2010.02.032

Dietz, H., Edwards, P., 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. Ecology 87, 1359–1367.

Dorigo, M., Stützle, T., 2004. Ant Colony Optimization, MIT Press. ed.

Doswald, N., Willis, S.G., Collingham, Y.C., Pain, D.J., Green, R.E., Huntley, B., 2009. Potential impacts of climatic change on the breeding and non-breeding ranges and migration distance of European Sylvia warblers. J. Biogeogr. 36, 1194–1208. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02086.x

Elton, C.S., 1927. Animal ecology, Sidgwick &. ed. London, UK.

Etchecopar, R.-D., Hue, F., 1959. Quelques espèces aviennes notoirement en danger dans la région méditerranéenne occidentale. Extrait des comptes rendus de la réunion technique d'Athènes de l'U.I.C.N. Vol. 5.

Evans, M.R., Bithell, M., Cornell, S.J., Dall, S.R.X., Díaz, S., Emmott, S., Ernande, B., Grimm, V., Hodgson, D.J., Lewis, S.L., Mace, G.M., Morecroft, M., Moustakas, A., Murphy, E., Newbold, T., Norris, K.J., Petchey, O., Smith, M., Travis, J.M.J., Benton, T.G., 2013. Predictive systems ecology. Proc. Biol. Sci. 280, 20131452. doi:10.1098/rspb.2013.1452

Ewen, J.G., Armstrong, D.P., 2007. Strategic monitoring of reintroductions in ecological restoration programmes. Ecoscience 14, 401–409. doi:http://dx.doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[401:SMORIE]2.0.CO;2

Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environ. Conserv. 24, 38–49. doi:10.1017/S0376892997000088

Fordham, D.A., Akçakaya, H.R., Araújo, M.B., Keith, D.A., Brook, B.W., 2013. Tools for integrating range change, extinction risk and climate change information into conservation management. Ecography (Cop.). 36, 956–964. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00147.x

Franklin, J., 2010. Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. Divers. Distrib. 16, 321–330. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00641.x

Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Léger, J.-F., Meziane, D., Hingrat, Y., 2012. Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory. J. Veg. Sci. 23, 208–222. doi:10.1111/j.1654-1103.2011.01350.x

Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2012. Invasive species distribution models - how violating the equilibrium assumption can create new insights. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 1126–1136. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00768.x

Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C.H., Boulangeat, I., Thuiller, W., 2010. Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? Divers. Distrib. 16, 331–342. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00652.x

Gaston, K.J., 2009. Geographic range limits: achieving synthesis. Proc. Biol. Sci. 276, 1395–406. doi:10.1098/rspb.2008.1480

Gaucher, P., 1995. Breeding biology of the houbara bustard Chlamydotis undulata undulata in Algeria. Alauda 63.

Gaucher, P., Paillat, P., Chappuis, C., 1996. Taxonomy of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. Ibis (Lond. 1859). 273–282.

Genovart, M., Sanz-Aguilar, A., Fernández-Chacón, A., Igual, J.M., Pradel, R., Forero, M.G., Oro, D., 2013. Contrasting effects of climatic variability on the demography of a trans-equatorial migratory seabird. J. Anim. Ecol. 82, 121–30. doi:10.1111/j.1365-2656.2012.02015.x

Gill, F., Donsker, D., 2014. IOC World Bird Names (version 4.3). doi:10.14344/IOC.ML.4.3.

Godsoe, W., 2014. Inferring the similarity of species distributions using Species' Distribution Models. Ecography (Cop.). 37, 130–136. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00403.x

Goriup, P.D., 1997. The world status of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata. Bird Conserv. Int. 7, 373–397. doi:10.1017/S0959270900001714

Greaves, G.J., Mathieu, R., Seddon, P.J., 2006. Predictive modelling and ground validation of the spatial distribution of the New Zealand long-tailed bat (Chalinolobus tuberculatus). Biol. Conserv. 132, 211–221. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.016

Grimm, V., Railsback, S.F., 2005. Individual-based Modeling and Ecology, Princeton . ed.

Grinnell, J., 1917. Field tests of theories concerning distributional control. Am. Nat. 51, 115–128. doi:10.1086/ 279591

Gubin, B., 2009. A Natural History of the Houbara Bustard., Environmen. ed.

Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecol. Lett. 8, 993–1009. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S. a, Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B. a, Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. Ecol. Lett. 16, 1424–1435. doi:10.1111/ele.12189

Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol. Modell. 135, 147–186. doi:10.1016/S0304-3800(00)00354-9

Hackett, S.J., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C.K., Braun, E.L., Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A., Han, K.-L., Harshman, J., Huddleston, C.J., Marks, B.D., Miglia, K.J., Moore, W.S., Sheldon, F.H., Steadman, D.W., Witt, C.C., Yuri, T., 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. Science 320, 1763–8. doi:10.1126/science.1157704

Hall, L., Krausman, P., Morrison, M., 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. Wildl. Soc. Bull. 9, 51437–51446.

Hardouin, L., Nevoux, M., Robert, A., Gimenez, O., Lacroix, F., Hingrat, Y., 2012. Determinants and costs of natal dispersal in a lekking species. Oikos 121, 804–812. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20313.x

Hardouin, L.A., Robert, A., Nevoux, M., Gimenez, O., Lacroix, F., Hingrat, Y., 2014. Meteorological conditions influence short-term survival and dispersal in a reinforced bird population. J. Appl. Ecol. n/a–n/a. doi:10.1111/1365-2664.12302

Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araújo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W., Sykes, M.T., 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. Prog. Phys. Geogr. 30, 751–777. doi:10.1177/0309133306071957

Henningsson, S.S., Alerstam, T., 2005. Barriers and distances as determinants for the evolution of bird migration links: the arctic shorebird system. Proc. Biol. Sci. 272, 2251–8. doi:10.1098/rspb.2005.3221

Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D., 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. Glob. Chang. Biol. 12, 450–455. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. Int. J. Climatol. 25, 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276

Hingrat, Y., 2005. Sélection de l'habitat et structure sociale chez l'Outarde houbara. Apports à la conservation d'une population menacée au Maroc. Muséum National d'Histoire Naturelle.

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Chalah, T., Orhant, N., 2008. Environmental and social constraints on breeding site selection . Does the exploded-lek and hotspot model apply to the Houbara bustard Chlamydotis undulata undulata ? 393–404. doi:10.1111/j.2008.0908-8857.03994.x

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Ysnel, F., Lacroix, F., Y, J.S., Rautureau, P., Seabury, J., 2004. Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata undulata. Ibis (Lond. 1859). 146, 314–322. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00263.x

Hingrat, Y., Saint-Jalme, M., Ysnel, F., Le Nuz, E., Lacroix, F., 2006. Habitat use and mating system of the houbara bustard (Chlamydotis undulata undulata) in a semi-

desertic area of North Africa: implications for conservation. J. Ornithol. 148, 39–52. doi:10.1007/s10336-006-0098-9

Hingrat, Y., Ysnel, F., Saint-Jalme, M., Le Cuziat, J., Béranger, P.-M., Lacroix, F., 2007. Assessing habitat and resource availability for an endangered desert bird species in eastern Morocco: the Houbara Bustard. Biodivers. Conserv. 16, 597–620. doi:10.1007/s10531-005-0603-0

Hirzel, A.H., Posse, B., Oggier, P.-A., Crettenand, Y., Glenz, C., Arlettaz, R., 2004. Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the bearded vulture. J. Appl. Ecol. 41, 1103–1116. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00980.x

Hodgson, J. a., Thomas, C.D., Wintle, B. a., Moilanen, A., 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. J. Appl. Ecol. 46, 964–969. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01695.x

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415–427. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039

IMAGE-team, 2001. The IMAGE 2.2 implementation of the SRES scenarios. A comprehensive analysis of emissions, climate change and impacts in the 21st century.

IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Islam, M.Z., Singh, a., Basheer, M.P., Judas, J., Boug, a., 2013. Differences in space use and habitat selection between captive-bred and wild-born houbara bustards in Saudi Arabia: results from a long-term reintroduction program. J. Zool. 289, 251–261. doi:10.1111/jzo.12002

IUCN/SSC, 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland.

Jarvis, A., Reuter, H., Nelson, A., Guevara, E., 2008. Hole-filled SRTM for the globe Version 4 available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database at http://cgiar-csi.org/.

Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Chevallier, D., 2010. Predictive distribution models applied to satellite tracks: modelling the western African winter range of European migrant Black Storks Ciconia nigra. J. Ornithol. 152, 111–118. doi:10.1007/s10336-010-0555-3

Jiguet, F.F., Barbet-Massin, M., Devictor, V., Jonzén, N., Lindström, Å., 2013. Current population trends mirror forecasted changes in climatic suitability for Swedish breeding birds. Bird Study 60, 60–66. doi:10.1080/00063657.2012.733337

Keane, R., Crawley, M., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends Ecol. Evol. 17, 164–170.

Kearney, M., Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecol. Lett. 12, 334–50. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x

Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., Papanastasis, V.P., Elaich, A., de Ruiter, P.C., 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. Nature 449, 213–7. doi:10.1038/nature06111

Kery, M., Schaub, M., 2011. Bayesian population analysis using WinBUGS. A hierarchical perspective, Academic P. ed.

Killick, R., Eckley, I.A., 2014. changepoint: An R Package for Changepoint Analysis. J. Stat. Softw. 58, 1–19.

Knox, A.G., Collinson, M., Helbig, A.J., Parkin, D.T., Sangster, G., 2002. Taxonomic recommendations for British birds. Ibis (Lond. 1859). 144, 707–710. doi:10.1046/j.1474-919X.2002.00110.x

Kujala, H., Moilanen, A., Araújo, M.B., Cabeza, M., 2013. Conservation planning with uncertain climate change projections. PLoS One 8, e53315. doi:10.1371/journal.pone.0053315

Kulhanek, S.A., Leung, B., Ricciardi, A., 2011. Using ecological niche models to predict the abundance and impact of invasive species: application to the common carp. Ecol. Appl. 21, 203–13.

Kuussaari, M., Saarinen, M., Korpela, E.-L., Pöyry, J., Hyvönen, T., 2014. Higher mobility of butterflies than moths connected to habitat suitability and body size in a release experiment. Ecol. Evol. n/a–n/a. doi:10.1002/ece3.1187

La Sorte, F. a, Thompson, F.R., 2007. Poleward shifts in winter ranges of North American birds. Ecology 88, 1803–12.

Lacroix, F., 2003. The Emirates Center for Wildlife Propagation: developing a comprehensive strategy to secure a self sustaining population of Houbara bustards in eastern Morocco. Houbara News 5, 2.

Launay, F., Paillat, P., 1990. A behavioural repertoire of the adult houbara bustard (Chlamydotis undulata macqueenii). Rev. Ecol. (Terre Vie).

Lawler, J.J., White, D., Neilson, R.P., Blaustein, A.R., 2006. Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. Glob. Chang. Biol. 12, 1568–1584. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01191.x

Le Cuziat, J., Lacroix, F., Roche, P., Vidal, E., Médail, F., Orhant, N., Béranger, P.M., 2005. Landscape and human influences on the distribution of the endangered North

African houbara bustard (Chlamydotis undulata undulata) in Eastern Morocco. Anim. Conserv. 8, 143–152. doi:10.1017/S1367943005001903

Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. Ecol. Monogr. 62, 67. doi:10.2307/2937171

Leroy, B., Bellard, C., Dubos, N., Colliot, A., Vasseur, M., Courtial, C., Bakkenes, M., Canard, A., Ysnel, F., 2014. Forecasted climate and land use changes, and protected areas: the contrasting case of spiders. Divers. Distrib. 20, 686–697. doi:10.1111/ddi.12191

Leroy, B., Paschetta, M., Canard, A., Bakkenes, M., Isaia, M., Ysnel, F., 2013. First assessment of effects of global change on threatened spiders: Potential impacts on Dolomedes plantarius (Clerck) and its conservation plans. Biol. Conserv. 161, 155–163. doi:10.1016/j.biocon.2013.03.022

Lesobre, L., Lacroix, F., Caizergues, A., Hingrat, Y., Chalah, T., Saint Jalme, M., 2009. Conservation genetics of Houbara Bustard (Chlamydotis undulata undulata): population structure and its implications for the reinforcement of wild populations. Conserv. Genet. 11, 1489–1497. doi:10.1007/s10592-009-9979-9

Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Hortal, J., 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. Ecography (Cop.). 33, 103–114. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x

Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. Glob. Ecol. Biogeogr. 17, 145–151. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x

Luoto, M., Virkkala, R., Heikkinen, R.K., 2007. The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. Glob. Ecol. Biogeogr. 16, 34–42. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00262.x

Mackenzie, D.I., Royle, J.A., 2005. Designing occupancy studies : general advice and allocating survey effort 1105–1114. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01098.x

Madon, B., Hingrat, Y., 2014. Deciphering behavioral changes in animal movement with a “ m ultiple change point algorithm- classification tree ” framework.

Marini, M.Â., Barbet-Massin, M., Lopes, L.E., Jiguet, F., 2009. Major current and future gaps of Brazilian reserves to protect Neotropical savanna birds. Biol. Conserv. 142, 3039–3050. doi:10.1016/j.biocon.2009.08.002

Marini, M.Â., Barbet-Massin, M., Lopes, L.E., Jiguet, F., 2012. Geographic and seasonal distribution of the Cock-tailed Tyrant (Alectrurus tricolor) inferred from niche modeling. J. Ornithol. 154, 393–402. doi:10.1007/s10336-012-0903-6

Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Thuiller, W., 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. Divers. Distrib. 15, 59–69. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00491.x

Martín, A., Nogales, M., Hernández, M.A., Lorenzo, J.A., Medina, F.M., Rando, J.C., 2010. Status, conservation and habitat selection of the Houbara Bustard Chlamydotis undulata fuertaventurae on Lanzarote (Canary Islands). Bird Conserv. Int. 6, 229–239. doi:10.1017/S0959270900003129

Martín, B., Alonso, J.C., Martín, C. a., Palacín, C., Magaña, M., Alonso, J., 2012. Influence of spatial heterogeneity and temporal variability in habitat selection: A case study on a great bustard metapopulation. Ecol. Modell. 228, 39–48. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.12.024

Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T., Servín, J.I., Kiff, L.F., 2007. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. Oryx 40, 411–418. doi:10.1017/S0030605306001360

Mayaux, P., Bartholomé, E., Fritz, S., Belward, A., 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. J. Biogeogr. 31, 861–877. doi:10.1111/j.1365-2699.2004.01073.x

McCarty, J.P., 2001. Ecological Consequences of Recent Climate Change. Conserv. Biol. 15, 320–331. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.015002320.x

McInerny, G.J., Etienne, R.S., 2013. “Niche” or “distribution” modelling? A response to Warren. Trends Ecol. Evol. 28, 191–2. doi:10.1016/j.tree.2013.01.007

McLachlan, J.S.J., Hellmann, J.J., Schwartz, M.W., 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. Conserv. Biol. 21, 297–302. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00676.x

Medina, F.M., 2010. Foraging use of cultivated fields by the Houbara Bustard Chlamydotis undulata fuertaventurae Rothschild and Hartert, 1894 on Fuerteventura (Canary Islands). Bird Conserv. Int. 9, 373–386. doi:10.1017/S0959270900003531

Mihoub, J.B., Mouawad, N.G., Pilard, P., Jiguet, F., Low, M., Teplitsky, C., 2012. Impact of temperature on the breeding performance and selection patterns in lesser kestrels Falco naumanni. J. Avian Biol. 43, 472–480. doi:10.1111/j.1600-048X.2012.05529.x

Millenium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being, Island Pre. ed, Millenium Ecosystem Assessment. Washington, DC.

Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E., 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 105, 16195–200. doi:10.1073/pnas.0803825105

Monnet, A.-C., Hardouin, L.A., Robert, A., Hingrat, Y., Jiguet, F., n.d. Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population. Oikos.

Moore, K. a, Elmendorf, S.C., 2006. Propagule vs. niche limitation: untangling the mechanisms behind plant species' distributions. Ecol. Lett. 9, 797–804. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00923.x

Moorhouse, T.P., Gelling, M., Macdonald, D.W., 2009. Effects of habitat quality upon reintroduction success in water voles: Evidence from a replicated experiment. Biol. Conserv. 142, 53–60. doi:10.1016/j.biocon.2008.09.023

Morales, M.B., Jiguet, F., Arroyo, B., 2001. Exploded leks: what bustards can teach us. Ardeola 48, 85–98.

Mouritsen, H., 1998. Modelling migration: the clock-and-compass model can explain the distribution of ringing recoveries. Anim. Behav. 56, 899–907. doi:10.1006/anbe.1998.0826

Mouritsen, H., Mouritsen, O., 2000. A mathematical expectation model for bird navigation based on the clock-and-compass strategy. J. Theor. Biol. 207, 283–91. doi:10.1006/jtbi.2000.2171

Nicoll, M.A.C., Jones, C.G., Norris, K., 2003. Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity. J. Anim. Ecol. 72, 917–926. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00768.x

Nogués-Bravo, D., 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. Glob. Ecol. Biogeogr. 18, 521–531. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00476.x

Oliver, T.H., Gillings, S., Girardello, M., Rapacciuolo, G., Brereton, T.M., Siriwardena, G.M., Roy, D.B., Pywell, R., Fuller, R.J., 2012. Population density but not stability can be predicted from species distribution models. J. Appl. Ecol. no–no. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02138.x

Oliver, T.H., Morecroft, M.D., 2014. Interactions between climate change and land use change on biodiversity: attribution problems, risks, and opportunities. Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Chang. 5, 317–335. doi:10.1002/wcc.271

Olsson, O., Rogers, D.J., 2009. Predicting the distribution of a suitable habitat for the white stork in Southern Sweden: identifying priority areas for reintroduction and habitat restoration. Anim. Conserv. 12, 62–70. doi:10.1111/j.1469-1795.2008.00225.x

Osborne, P.E., Seddon, P.J., 2012. Selecting suitable habitats for reintroductions: variation, change and the role of Species Distribution Modelling, in: Reintroduction Biology: Integrating Science and Management. p. 528.

Palmer, S.C.F., Coulon, A., Travis, J.M.J., 2011. Introducing a "stochastic movement simulator" for estimating habitat connectivity. Methods Ecol. Evol. 2, 258–268. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00073.x

Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37, 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421, 37–42. doi:10.1038/nature01286

Pearce, J., Lindenmayer, D., 1998. Bioclimatic Analysis to Enhance Reintroduction Biology of the Endangered Helmeted Honeyeater (Lichenostomus melanops cassidix) in Southeastern Australia. Restor. Ecol. 6, 238–243.

Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Glob. Ecol. Biogeogr. 12, 361–371. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x

Pearson, R.G., Thuiller, W., Araújo, M.B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T.P., Lees, D.C., 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. J. Biogeogr. 33, 1704–1711. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01460.x

Peterson, a. T., Menon, S., Li, X., 2010. Recent advances in the climate change biology literature: describing the whole elephant. Wiley Interdiscip. Rev. Clim. Chang. 1, 548–555. doi:10.1002/wcc.59

Peterson, A.T., Martínez-Meyer, E., 2008. Pervasive poleward shifts among North American bird species. Biodiversity 9, 114–116. doi:10.1080/14888386.2008.9712915

Peterson, A.T., Soberón, J., 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling : Getting the Concepts Right 10, 102–107.

Phillips, S., Anderson, R., Schapire, R., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecol. Modell. 190, 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Pigot, A.L., Owens, I.P.F., Orme, C.D.L., 2010. The environmental limits to geographic range expansion in birds. Ecol. Lett. 13, 705–15. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01462.x

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.

Plummer, M., 2003. JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling.

Pulido, F., Berthold, P., 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 107, 7341–6. doi:10.1073/pnas.0910361107

Purves, D.W., 2009. The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. Proc. Biol. Sci. 276, 1477–84. doi:10.1098/rspb.2008.1241

R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing.

R Core Team, 2014. R: A language and environement for statistical computing.

R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rahel, F.J., 2002. Homogenization of Freshwater Faunas. Annu. Rev. Ecol. Syst. 33, 291–315. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429

Riou, S., Combreau, O., Judas, J., Lawrence, M., Al Baidani, M.S., Pitra, C., 2012. Genetic differentiation among migrant and resident populations of the threatened Asian houbara bustard. J. Hered. 103, 64–70. doi:10.1093/jhered/esr113

Ripley, B., 2014. tree: Classification and regression trees.

Rivalan, P., Frederiksen, M., Loïs, G., Julliard, R., 2007. Contrasting responses of migration strategies in two European thrushes to climate change. Glob. Chang. Biol. 13, 275–287. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01290.x

Rocchini, D., Hortal, J., Lengyel, S., Lobo, J.M., Jimenez-Valverde, A., Ricotta, C., Bacaro, G., Chiarucci, A., 2011. Accounting for uncertainty when mapping species distributions: The need for maps of ignorance. Prog. Phys. Geogr. 35, 211–226. doi:10.1177/0309133311399491

Sarrazin, F., Barbault, R., 1996. Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. Trends Ecol. Evol. 11, 474–478. doi:10.1016/0169-5347(96)20092-8

Sarrazin, F., C., B., Pinna, J.L., Danchin, E., Clobert, J., 1994. High Survival Estimates of Griffon Vultures (Gyps Fulvus Fulvus) in a Reintroduced Population. Auk 111, 853–862. doi:10.2307/4088817

Sarrazin, F., Legendre, S., 2000. Demographic Approach to Releasing Adults versus Young in Reintroductions. Conserv. Biol. 14, 488–500. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.97305.x

Schadt, S., Revilla, E., 2002. Assessing the suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx. J. Appl. Ecol. 189–203.

Searcy, C. a., Shaffer, H.B., 2014. Field validation supports novel niche modeling strategies in a cryptic endangered amphibian. Ecography (Cop.). no–no. doi:10.1111/ecog.00733

Seddon, P.J., 1999. Reintroductions, introductions, and the importance of post-release monitoring: lessons from Zanzibar. Oryx 33, 89–97.

Seddon, P.J., 2010. From Reintroduction to Assisted Colonization: Moving along the Conservation Translocation Spectrum. Restor. Ecol. 18, 796–802. doi:10.1111/j.1526-100X.2010.00724.x

Seddon, P.J., 2013. The new IUCN guidelines highlight the importance of habitat quality to reintroduction success – Reply to White et al. Biol. Conserv. 164, 177. doi:10.1016/j.biocon.2013.05.021

Segurado, P., Araújo, M.B., 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. J. Biogeogr. 31, 1555–1568. doi:10.1111/j.1365-2699.2004.01076.x

Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L., Rice, K.J., 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40, 415–436. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317

Smith, S. a, Donoghue, M.J., 2010. Combining historical biogeography with niche modeling in the Caprifolium clade of Lonicera (Caprifoliaceae, Dipsacales). Syst. Biol. 59, 322–41. doi:10.1093/sysbio/syq011

Stamps, J., Krishnan, V. V., 2005. Nonintuitive cue use in habitat selection. Ecology 86, 2860–2867. doi:10.1890/05-0290

Stehfest, E., van Vuuren, D., Kram, T., Bouwman, L., Alkemade, R., Bakkenes, M., Biemans, H., Bouwman, A., den Elzen, M., Janse, J., Lucas, P., van Minnen, J., Müller, M., Prins, A., 2014. Integrated Assessment of Global Environmental Change with IMAGE 3.0. Model description and policy applications.

Stokland, J.N., Halvorsen, R., Støa, B., 2011. Species distribution modelling - Effect of design and sample size of pseudo-absence observations. Ecol. Modell. 222, 1800–1809. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.02.025

Stone, 2008. The Houbara : Headed for Oblivion ? 2008.

Su, Y.-S., Yajima, M., 2014. R2jags: A Package for Running jags from R.

Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M., Knight, T.M., 2004. The need for evidence-based conservation. Trends Ecol. Evol. 19, 305–8. doi:10.1016/j.tree.2004.03.018

Tavecchia, G., Viedma, C., Martínez-Abraín, A., Bartolomé, M.-A., Gómez, J.A., Oro, D., 2009. Maximizing re-introduction success: Assessing the immediate cost of release in a threatened waterfowl. Biol. Conserv. 142, 3005–3012. doi:10.1016/j.biocon.2009.07.035

Thomas, C.D., 2011. Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. Trends Ecol. Evol. 26, 216–21. doi:10.1016/j.tree.2011.02.006

Thuiller, W., 2014a. Editorial commentary on "Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change." Glob. Chang. Biol. n/a–n/a. doi:10.1111/gcb.12727

Thuiller, W., 2014b. Editorial commentary on "BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change." Glob. Chang. Biol. n/a–n/a. doi:10.1111/gcb.12728

Thuiller, W., Albert, C.H., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E., 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 9, 137–152. doi:10.1016/j.ppees.2007.09.004

Thuiller, W., Albert, C.H., Dubuis, A., Randin, C., Guisan, A., 2010. Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. Biol. Lett. 6, 120–3. doi:10.1098/rsbl.2009.0669

Thuiller, W., Araújo, M.B., Lavorel, S., 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? J. Biogeogr. 31, 353–361. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00991.x

Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., 2013a. biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling.

Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. Ecography (Cop.). 32, 369–373. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x

Thuiller, W., Münkemüller, T., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Schiffers, K., Gravel, D., 2013b. A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. Ecol. Lett. 16 Suppl 1, 94–105. doi:10.1111/ele.12104

Thuiller, W., Münkemüller, T., Schiffers, K.H., Georges, D., Dullinger, S., Eckhart, V.M., Edwards, T.C., Gravel, D., Kunstler, G., Merow, C., Moore, K., Piedallu, C., Vissault, S., Zimmermann, N.E., Zurell, D., Schurr, F.M., 2014. Does probability of occurrence relate to population dynamics? Ecography (Cop.). n/a–n/a. doi:10.1111/ecog.00836

Tigar, B.J., Osborne, P.E., 1999. Patterns of biomass and diversity of aerial insects in Abu Dhabi's sandy deserts. J. Arid Environ. 43, 159–170. doi:10.1006/jare.1999.0542

Tingley, M.W., Monahan, W.B., Beissinger, S.R., Moritz, C., 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. Proc. Natl. Acad. Sci. 106 Suppl , 19637–43. doi:10.1073/pnas.0901562106

Tourenq, C., Combreau, O., Lawrence, M., Pole, S.B., Spalton, A., Xinji, G., Al Baidani, M., Launay, F., 2005. Alarming houbara bustard population trends in Asia. Biol. Conserv. 121, 1–8. doi:10.1016/j.biocon.2004.03.031

Tourenq, C., Combreau, O., Pole, S.B., Lawrence, M., Ageyev, V.S., Karpov, A. a., Launay, F., 2004. Monitoring of Asian houbara bustard Chlamydotis macqueenii populations in Kazakhstan reveals dramatic decline. Oryx 38, 62–67. doi:10.1017/S0030605304000109

Trabucco, A., Zomer, R., 2010. Global Soil Water Balance Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at http://cgiar-csi.org/.

Van Langevelde, F., Wynhoff, I., 2009. What limits the spread of two congeneric butterfly species after their reintroduction: quality or spatial arrangement of habitat? Anim. Conserv. 12, 540–548. doi:10.1111/j.1469-1795.2009.00281.x

VanDerWal, J., Shoo, L.P., Johnson, C.N., Williams, S.E., 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. Am. Nat. 174, 282–91. doi:10.1086/600087

Visser, M.E., Perdeck, A.C., van BALEN, J.H., Both, C., 2009. Climate change leads to decreasing bird migration distances. Glob. Chang. Biol. 15, 1859–1865. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01865.x

Warren, D.L., 2012. In defense of "niche modeling". Trends Ecol. Evol. 27, 497–500. doi:10.1016/j.tree.2012.03.010

Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M., 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. Evolution (N. Y). 62, 2868–83. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x

WCS / CIESIN, 2005. Last of the Wild Project, Version 2, 2005 (LWP-2): Global Human Footprint Dataset (Geographic).

White, T.H., Collar, N.J., Moorhouse, R.J., Sanz, V., Stolen, E.D., Brightsmith, D.J., 2012. Psittacine reintroductions: Common denominators of success. Biol. Conserv. 148, 106–115. doi:10.1016/j.biocon.2012.01.044

Wiens, J. a, Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. a, Snyder, M. a, 2009. Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. Proc. Natl. Acad. Sci. 106 Suppl , 19729–36. doi:10.1073/pnas.0901639106

Wilby, R.L., Charles, S.P., Zorita, E., Timbal, B., Whetton, P., Mearns, L.O., 2004. Guidelines for Use of Climate Scenarios Developed from Statistical Downscaling Methods.

Willemoes, M., Strandberg, R., Klaassen, R.H.G., Tøttrup, A.P., Vardanis, Y., Howey, P.W., Thorup, K., Wikelski, M., Alerstam, T., 2014. Narrow-front loop migration in a population of the common cuckoo Cuculus canorus, as revealed by satellite telemetry. PLoS One 9, e83515. doi:10.1371/journal.pone.0083515

Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J., 2002. Analysis and Management of Animal Populations, Academic P. ed. San Diego, California.

Willis, S.G., Hill, J.K., Thomas, C.D., Roy, D.B., Fox, R., Blakeley, D.S., Huntley, B., 2009. Assisted colonization in a changing climate: a test-study using two U.K. butterflies. Conserv. Lett. 2, 46–52. doi:10.1111/j.1755-263X.2008.00043.x

Willis, S.G., Hole, D.G., Huntley, B., 2010. Climate Change and Conservation, in: Leader-Williams, N., Adams, W.M., Smith, R.J. (Eds.), Trade-Offs in Conservation: Deciding What to Save. Wiley-Blackwell, Chichester, UK. doi:10.1002/9781444324907.ch18

Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D. a, Aastrup, P., Svenning, J.-C., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 88, 15–30. doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x

Wolf, C.M., Jr, T.G., Griffith, B., 1998. Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. Biol. Conserv. 86.