


# THÈSE

**En vue de l'obtention du**

# DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

**Délivré par :**

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

**Discipline ou spécialité :**

Pathologie, Toxicologie, Génétique et Nutrition

---

## Présentée et soutenue par :

M. JULIEN HIRSCHINGER

le lundi 29 juin 2020

## Titre :

Evaluation des risques sanitaires associés à l'exposition des élevages avicoles à l'avifaune sauvage péridomestique. Exemple des élevages conservatoires d'outardes houbara aux Emirats Arabes Unis.

---

**Ecole doctorale :**

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

**Unité de recherche :**

Interactions Hôtes - Agents Pathogènes (IHAP)

**Directeur(s) de Thèse :**

M. JEAN-LUC GUERIN

M. GUILLAUME LE LOCH

**Rapporteurs :**

M. MATTHIEU GUILLEMAIN, ONCFS

Mme EMMANUELLE GILOT, VETAGRO SUP LYON

**Membre(s) du jury :**

M. CHRISTOPHE PASQUIER, CHU TOULOUSE, Président

M. GUILLAUME LE LOCH, ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE, Membre

M. JEAN-LUC GUERIN, ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE, Membre

Mme MARION VITTECOQ, TOUR DU VALAT, Membre

M. YVES HINGRAT, RENECO INTERNATIONAL WILDLIFE, Invité

# Remerciements

J'adresse mes premiers remerciements à mon jury de thèse pour avoir accepté d'évaluer mes travaux : **Emmanuelle Gilot-Fromont**, **Mathieu Guillemain**, **Marion Vittecoq, Yves Hingrat, Jean Luc Guerin**, **Guillaume Le Loc'h** et **Christophe Pasquier**.

Je remercie aussi mes directeurs de thèse, officiels et officieux, pour leur encadrement tout au long de ce projet : **Jean Luc Guerin**, **Guillaume Le Loc'h** et **Yves Hingrat**.

Je remercie enfin les membres de mon comité de thèse qui ont assuré le pilotage du projet et m'ont dispensé leurs conseils avisés : **Nicolas Gaidet-Drapier, Jean Luc Guerin, Yves Hingrat, Guillaume Le Loc'h, Mathilde Paul** et **Timothée Vergne**.

Je tiens à remercier tout premièrement l'**Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse** qui, une fois encore, m'aura offert l'opportunité de profiter de l'excellence de sa formation en prolongeant ma formation vétérinaire par ce projet de thèse universitaire. Je m'estime infiniment chanceux d'avoir passé tant de temps dans ses murs.

Je remercie ensuite **Christine Citti**, directrice de l'UMR IHAP, pour m'avoir accueilli dans son unité et avoir permis mes travaux de recherche.

Je remercie ensuite **Jean Luc Guerin**, directeur de l'équipe IHVV, pour m'avoir accueilli au sein de l'équipe et avoir accepté de diriger ce travail. Je le remercie grandement pour son accompagnement et ses conseils tout au long de ce projet. Même qu'une fois j'ai eu droit à un compliment.

Je remercie enfin **Guillaume Le Loc'h** (et non pas Leloc'h ou Le Loch) pour m'avoir soumis ce projet, pour m'avoir introduit chez Reneco et pour m'avoir ainsi permis de mettre un premier pied dans le domaine de la santé de la faune sauvage. Un immense merci à toi pour ton soutien tout au long de ce projet. Merci aussi pour les moments plus informels partagés en congrès, en autops ou autour d'une bière. Nous partageons beaucoup de points de vue et notamment la même vision de ce que devrait/pourrait être la recherche en faune sauvage en France, j'espère que nous continuerons à collaborer activement dans le futur. Merci encore, je suis fier d'avoir été ton premier thésard.










Je tiens à remercier ensuite l'entreprise **Reneco International Wildlife Consultants llc** et plus particulièrement son directeur général **Frédéric Lacroix**, pour m'avoir accordé sa confiance pour mener à bien ce projet et pour m'avoir apporté un soutien logistique sans faille. Mes conditions de travail tout au long de ces quatre ans ont été exceptionnelles et j'en ai pleinement conscience.

Je remercie par la même occasion l'**International Fund for Houbara Conservation** (IFHC) et notamment son Altesse **Sheikh Mohammed Bin Zayed Al Nahyan**, prince héritier d'Abu Dhabi et président de l'IFHC et son excellence **Mohammed al Bowardi**, vice-président de l'IFHC pour leur soutien financier.

Je remercie ensuite **Yves Hingrat**, responsable du département recherche chez Reneco, pour son investissement dans la conception, la réalisation et la valorisation de ce projet. Merci pour ton expertise et tes conseils.

Enfin, je tiens à remercier **Toni Chalah**, directeur des sites du NARC et du SKHBC-AD, pour avoir mis à ma disposition tous les moyens nécessaires à la bonne réalisation de ce projet.

Merci aux « contagieux » de m'avoir accueilli dans l'équipe et d'avoir été à mes côtés à la paillasse, devant l'ordi ou à l'apéro.

**Mariette**, **Christelle**, **Adrien**, **Elias**, **Charlotte**, **Jessica**, **Thomas**, **Pierre**, **Maxime**, **Justine**, **Gabriel**, **Maria**, **Aurélie**, **Stéphane**, **Romain**, **Gilles**, **Kunta**, **Hadrien**, **Brigitte**, **Josyane**, **Angélique**, **Cécile**, **Anne-Laure** … Merci à vous ! Mention spéciale au bureau des râleurs : **Guillaume**, **Marie**, **Chloé** et **Adam**, merci de m'avoir supporté (la réciproque est aussi vraie). On ne changera peut-être pas le monde mais au moins on y réfléchit.

Merci aux travailleuses de l'ombre qui m'ont grandement aidé dans la réalisation des analyses et m'ont empêché de me noyer sous les cartes FTA. **Claudine**, **Alice** et **Justine**, merci à vous.

Un immense merci à ceux sans la collaboration desquels je n'aurai jamais été en mesure de finaliser ce projet. **Tifenn**, merci pour ton temps et ta patience devant ma nullité en langage R. **Lucile**, merci pour ta disponibilité et tes explications devant le logiciel le plus opaque que je connaisse. **Tim**, merci pour tellement de choses, du calcul de prévalence à l'analyse de risque en passant par la modélisation MECR. Je devrais te reverser des royalties …

Merci enfin à tous ceux rencontrés lors des différents congrès, conférences et formations, qui prouvent que la santé de la faune sauvage est un domaine digne d'intérêt et me confortent dans mon plan de carrière.

Merci à la grande famille du NARC pour m'avoir permis de me sentir un peu à la maison durant ces mois de terrain.

Et bien sûr pour commencer, un immense merci à ma dream team, **Geoffrey**, **Valentin**, **Brice** (prononcez Brayace) et **Nico**. Merci de vous être levé avant le soleil et couché bien après lui, merci d'avoir mesuré, pesé, écouvillonné, prélevé et pucé des milliers de piafs, merci d'avoir arpenté les PRT pendant des heures sous un soleil de plomb, merci d'avoir déversé des kilos de granulés, d'avoir rechargé des centaines de piles, d'avoir trié des milliers de photos, d'avoir escaladé des dunes, d'avoir désensablé des 4x4 … Merci pour tout. Cette thèse c'est aussi un peu la vôtre.





Merci à tous ceux qui m'ont apporté un soutien sans faille jour après jour.

A **Chloé**, à **Sylvain**, à **Dani**, à **Lionel**, à **Grégoire**, à **Yousfi**, à **Bikash**, à **Faraï** et à tous les autres du département élevage qui ont répondu avec patience à toutes mes requêtes, même les plus farfelues ;

A **Julian** (qui devrait fêter bientôt ses 34 ans. Ou 35 ?) et **Sam** pour avoir géré mes problèmes informatiques récurrents sans porter de jugement ;

A **Sandra**, **Christelle** et **Solenne** pour avoir éclairé les méandres d'EcoRelevé ;

A **Pascale** et **Nada** pour avoir rajouté des couleurs à ce projet ;

A **Cédric** pour avoir été un secrétaire de compet et m'avoir finalement autorisé à envoyer mes mails moi-même, à **Alex** pour mes premiers piafs manipés, à **Marc** pour sa caverne d'Ali Baba, à **Pierrick**, à **Mathieu**, à **Cécile**, à **Suné**, à **Jeannot** et à tous les autres du département écologie sans qui je n'aurais pas fait grand-chose ;

Merci notamment à **Hamad** et **Mohamed** qui m'ont ouvert les portes de leur pays tout en m'en faisant partager leur vision. Merci aussi techs de l'extrême, **Loulou**, **Tamos**, **Nico**, **Gaspard**, **Julien**, **Sander** et **Mario** pour avoir couru après mes piafs et tous leurs autres coups de main ;

A **Mar** pour mes premières prises de sang sur moineau (« C'est facile, tu verras. » - G. Le Loc'h, Janvier 2016), à **Jon** pour … être lui-même, à **Gul Alan** pour son aide précieuse, à **Abderrahmane**, à **Fatima**, à **Ibrahim** et à tous les autres du département véto pour leur appui inestimable sans lequel je n'aurais même pas commencé quoi que ce soit ;

A tous les personnels du département logistique pour leur soutien précieux, pour tout ce que je leur ai fait construire, réparer, entretenir … Mention spéciale à **Philippe** pour mes tunnels d'expé entre autres ;

A **Boni** pour avoir trouvé une solution à tous les problèmes, à **Yam** pour tous ces egg sandwichs et pour son éternel « Beef or Chicken ? ».

Mention spéciale à tous ceux qui ont été beaucoup plus que de simples collègues pendant ces quatre ans. Merci **Mar** et **Cédric**, mes parents d'adoption, de m'avoir hébergé, nourri et abreuvé tellement de fois. Merci **Alex** pour la gnôle à Papi. Merci **Sandra** pour ta gentillesse infinie et tes innombrables soirées (bon ok, on dort par terre, mais bon …). Merci **Jonny** pour ta connerie ambulante, pour tes réveils burger/redbull/clope et pour nos virées mécaniques dans le désert ou sur l'asphalte (plenty of house of love tonight). Merci **les Boulbouls** pour ces repas gastronomiques dans votre palais. Merci **Dani**, **Jeannot**, **Noémie**, **Fatima**, **Val**, **Geo**, **Brice**, **Nico** et les autres pour avoir partagé les longues soirées au NARC à coup de jus de goyave et de noix de cajou. Merci à vous.

Merci enfin à ceux sans lesquels je ne suis rien.

Merci à ma famille qui m'a apporté tout son amour durant ces années de thèse, comme elle le fait au quotidien depuis plus de 31 ans. On n'est riche que de ses proches et, dans mon cas, Bill Gates peut aller se rhabiller. Merci.

Merci à l'amour de ma vie pour m'avoir accompagné, soutenu, compris, encouragé … Déjà plus de 6 ans que tu partages ma vie et bordel ça n'a pas été facile tous les jours. Peu importe la suite, je sais que ça va le faire. Je t'aime.

Merci à mes amis, mes frangins d'adoption, pour leur présence et leur compréhension quand je ne donnais aucun signe de vie pendant des mois … Voilà enfin la réponse à votre « Et toi au fait, la thèse, ça avance ? »

Je finirai ce monologue interminable en remerciant deux « entités » qui ont eu une importance toute particulière pour moi.



Merci ma bête de m'avoir promené d'une dune à l'autre avec toute la douceur de ton V6 et de m'avoir pardonné –presque– toutes mes erreurs de pilotage. La législation française, le prix de l'essence et ma conscience écologique auront eu raison de notre idylle. Je te souhaite bonne route.



Merci enfin à toi BBJ pour avoir accompagné nos journées de travail de ton intelligence toute relative. Rest in peace.

Pour finir, je vous laisse avec ces quelques chiffres qui, je crois, illustrent bien cette thèse :

- environ 98922 kilomètres parcourus et 134 heures passées dans l'avion, au bas mot ;
- quelques 254 jours passés sur le terrain, 791 au labo, devant l'ordinateur, en conférence ou en formation ;
- 4790 bagues et 4414 transpondeurs électroniques posés ;
- 4164 prises de sang et 4840 écouvillons réalisés ;
- plus ou moins 436 kilos d'oiseaux pesés et 560 mètres de plumes mesurés.

Bonne lecture.



# Table des matières

Introduction ..... 20
Première partie : Etude bibliographique ..... 27
A. Agents pathogènes d'intérêt ..... 28
I. Influenza aviaire ..... 28
1. Etiologie ..... 28
2. Epidémiologie ..... 30
3. Distribution ..... 32
4. Transmission ..... 32
5. Signes cliniques ..... 33
6. Diagnostic ..... 34
7. Traitement et contrôle ..... 34
II. Maladie de Newcastle ..... 36
1. Etiologie ..... 36
2. Epidémiologie ..... 38
3. Distribution ..... 38
4. Transmission ..... 39
5. Signes cliniques ..... 39
6. Diagnostic ..... 40
7. Traitement et contrôle ..... 40
B. Outarde houbara et élevage ..... 41
I. Outarde houbara ..... 41
II. Elevage conservatoire d'outardes houbara aux Emirats Arabes Unis ..... 45
1. Acteurs ..... 45
2. Fonctionnement général ..... 46
3. Sites du NARC et du SKHBC-AD ..... 47
4. Enjeux sanitaires et gestion ..... 50
Deuxième partie : Etude expérimentale ..... 54
A. Etude des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage et des sites environnants, de leurs mouvements entre les sites et à l'extérieur et de leurs contacts avec les outardes en captivité ..... 55
I. Objectifs ..... 55
II. Matériel et méthodes ..... 56
1. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage ..... 56

2. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites environnants ..... 63
3. Caractérisation des déplacements des oiseaux sauvages entre les sites d'élevage et vers l'extérieur ..... 65
4. Caractérisation des contacts entre oiseaux sauvages et outardes en captivité au sein des sites d'élevage ..... 69
III. Résultats ..... 86
1. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage ..... 86
2. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites environnants ..... 92
3. Comparaison des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage et des sites environnants ..... 98
4. Caractérisation des déplacements des oiseaux sauvages entre les sites d'élevage et vers l'extérieur ..... 99
5. Caractérisation des contacts entre oiseaux sauvages et outardes en captivité au sein des sites d'élevage ..... 106
IV. Discussion et perspectives ..... 155
B. Etude de la prévalence des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle et étude de la circulation du virus de la maladie de Newcastle chez l'avifaune sauvage des sites d'élevage ..... 160
I. Etat des connaissances ..... 160
1. Influenza aviaire ..... 160
2. Maladie de Newcastle ..... 162
3. Historique infectieux aux Emirats Arabes Unis et sur les sites d'élevage ..... 164
II. Recherche des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle chez l'avifaune sauvage des sites d'élevage ..... 166
1. Objectifs ..... 166
2. Matériel et méthodes ..... 167
3. Article scientifique ..... 172
4. Recherche d'autres agents pathogènes ..... 180
III. Analyse de la circulation du virus de la maladie de Newcastle chez l'avifaune sauvage des sites d'élevage ..... 183
1. Objectifs ..... 183
2. Article scientifique ..... 184
IV. Discussion et perspectives ..... 208
C. Risque de transmission des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle aux outardes en captivité par l'avifaune sauvage et gestion sanitaire ..... 211
I. Analyse du risque d'exposition des outardes en captivité aux virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle par l'avifaune sauvage ..... 211
1. Objectifs ..... 211

2. Matériel et méthodes ..... 211
3. Résultats ..... 221
4. Discussion ..... 239
II. Stratégie de gestion sanitaire du risque de transmission d'agents pathogènes aux outardes en captivité par l'avifaune sauvage ..... 243
1. Réduction des populations d'oiseaux sauvages des sites d'élevage ..... 243
2. Réduction de l'attractivité des zones de volières pour les oiseaux sauvages des sites d'élevage ..... 245
3. Surveillance sanitaire des populations d'oiseaux sauvages des sites d'élevage ..... 247
Conclusions et Perspectives ..... 248
Références ..... 256
Annexes ..... 287
I. Ecologie des espèces dominantes ..... 288
1. Moineau domestique (*Passer domesticus*) ..... 288
2. Bulbul à oreillons blancs (*Pycnonotus leucotis*) ..... 292
3. Tourterelle maillée (*Spilopelia senegalensis*) ..... 296
4. Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) ..... 300
5. Pigeon biset (*Columba livia*) ..... 304
6. Francolin gris (*Francolinus pondicerianus*) ..... 309
II. Facteurs de variation de la présence d'oiseaux sauvages en zone de volière ..... 312
1. Script R utilisé pour l'analyse ..... 312
2. Résultats détaillés de l'analyse du jeu de données global ..... 321
3. Résultats détaillés de l'analyse du jeu de données NARC ..... 324
4. Résultats détaillés de l'analyse du jeu de données SKHBC-AD ..... 330
III. Analyse du risque d'exposition des outardes en captivité aux virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle par l'avifaune sauvage ..... 335
1. Script R utilisé pour l'analyse ..... 335
2. Probabilités, signification, méthodes d'estimation et valeurs associées ..... 338
3. Significativité associée aux différences de probabilités observées ..... 342

# Liste des figures

Figure 1. Représentation schématique de la circulation d'agents pathogènes à l'interface faune sauvage, faune captive et humains. ..... 21
Figure 2. Représentation schématique de la circulation d'agents pathogènes au sein d'une communauté d'hôtes. ..... 23
Figure 3. Vue satellite des Emirats Arabes Unis et de leurs trois principales agglomérations. ..... 25
Figure 4. Représentation schématique du modèle et des axes d'étude. ..... 26
Figure 5. Structure schématique d'un virus influenza A présentant les différents segments d'ARN et les protéines de structure. ..... 29
Figure 6. Voies de transmission intra et inter-espèces connues et suspectées. ..... 31
Figure 7. Voies de transmission et tropisme tissulaire des virus influenza aviaires faiblement pathogènes et hautement pathogènes. ..... 33
Figure 8. Structure schématique du virus de la maladie de Newcastle. ..... 37
Figure 9. Aire de répartition de Chlamydotis macqueenii et de Chlamydotis undulata. ..... 41
Figure 10. Outarde houbara nord-africaine femelle adulte (Chlamydotis undulata) à gauche et outarde houbara asiatique femelle adulte (Chlamydotis macqueenii) à droite. ..... 42
Figure 11. Mâle de Chlamydotis undulata en parade. ..... 43
Figure 12. Nid de Chlamydotis macqueenii avec deux œufs, NARC, printemps 2017. ..... 44
Figure 13. Vue aérienne du NARC. ..... 48
Figure 14. Détail des allées végétalisées du NARC. ..... 48
Figure 15. Vue aérienne du SKHBC-AD. ..... 49
Figure 16. Détail des zones de forêt artificielle du SKHBC-AD. ..... 49
Figure 17. Filets japonais déployés sur le SKHBC-AD. ..... 56
Figure 18. Piège en V installé sur le site du SKHBC-AD. ..... 57
Figure 19. Localisation des 13 stations de capture au filet japonais utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du NARC. ..... 58
Figure 20. Localisation des 20 stations de capture au filet japonais utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du SKHBC-AD. ..... 58
Figure 21. Localisation des pièges en V utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du NARC. ..... 59
Figure 22. Localisation des pièges en V utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du SKHBC-AD. ..... 60
Figure 23. Individu de bulbul à oreillons blancs lors de sa recapture sur le site du SKHBC-AD. ..... 62
Figure 24. Sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD (périmètres verts) et site environnants (points blancs et rouges) au sein du périmètre de 15 kilomètres (périmètre bleu). ..... 63
Figure 25. Stations et points de détection utilisés pour la détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage entre février et octobre 2017. ..... 66
Figure 26. Point de détection installé en bord de route. Le décodeur et la batterie sont hors champs. ..... 67
Figure 27. Points d'écoute utilisés pour le suivi VHF des oiseaux sauvages du NARC de novembre à décembre 2017. ..... 68
Figure 28. Zones de volières (PRT) du NARC (A) et du SKHBC-AD (B). ..... 70

Figure 29. Représentation schématique de la zone de volières du NARC avec superposition du maillage. ..... 71
Figure 30. Catégorisation des mailles de la zone de volières du NARC. ..... 72
Figure 31. Catégorisation des mailles des zones de volières du SKHBC-AD, (A) PRT1, (B) PRT2 et (C) PRT3 ..... 73
Figure 32. Représentation schématique de la zone de volières du NARC avec division en blocs. ..... 77
Figure 33. Représentation schématique des zones de volières (A) PRT 1, (B) PRT 2 et (C) PRT 3 du SKHBC-AD avec division en blocs. ..... 79
Figure 34. Stations et points de détection utilisés pour la détection des transpondeurs électroniques en zone de volières au sein des sites d'élevage entre octobre et décembre 2017. ..... 85
Figure 35. Proportions d'espèces capturées et baguées sur les deux sites d'élevage entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 89
Figure 36. Proportions d'espèces capturées et baguées sur les sites du NARC (cercle intérieur) et du SKHBC-AD (cercle extérieur) entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 89
Figure 37. Proportions d'espèces capturées et baguées sur les sites du NARC et du SKHBC-AD entre janvier 2016 et décembre 2017 selon la méthode de capture utilisée. ..... 90
Figure 38. Proportions d'espèces observées sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017 ..... 94
Figure 39. Proportions d'espèces observées sur chacun des transects réalisés sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017. ..... 95
Figure 40. Abondance moyenne par espèce sur chacun des sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017. ..... 96
Figure 41. Proportions d'espèces observées sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017 en fonction de la catégorie du site visité. ..... 97
Figure 42. Tourterelle maillée H1253 capturée sur le site du NARC le 28 novembre 2016 et photographiée lors de sa recapture sur le site du SKHBC-AD le 02 avril 2017 ..... 99
Figure 43. Déplacement de la tourterelle maillée H1253 entre les deux points de captures successifs TN14 et FS096-FS100. ..... 100
Figure 44. Photographie montrant un groupe de pigeons féraux avec parmi eux des individus équipés de bagues colorées rouges observés sur le site environnant numéro 13 le 26 mars 2017 ..... 101
Figure 45. Photographie du point de détection RA013 le 19 mars 2017 à 17h24 montrant un groupe de moineaux domestiques. ..... 102
Figure 46. Photographie du point de détection RA015 le 28 mars 2017 à 18h21 montrant un groupe de moineaux domestiques avec parmi eux l'individu C0930. ..... 103
Figure 47. Déplacement du moineau domestique C0930 entre le point de capture TS20 et le point de détection RA015. ..... 103
Figure 48. Proportions des signaux détectés à l'extérieur et à l'intérieur du NARC et non détectés pour les 17 individus équipés d'émetteurs VHF du 05 novembre au 05 décembre 2107 ..... 104
Figure 49. Distribution temporelle de la proportion moyenne de signaux détectés à l'extérieur et à l'intérieur du NARC pour les 17 individus équipés d'émetteurs VHF du 05 novembre au 05 décembre 2107. ..... 105

Figure 50. Directions des signaux détectés à l'extérieur du NARC pour les 17 individus équipés d'émetteurs VHF du 05 novembre au 05 décembre 2107. ..... 106
Figure 51. Proportion d'espèces observées dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017. ..... 108
Figure 52. Distribution temporelle du nombre d'oiseaux observés par maille dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017. ..... 109
Figure 53. Composition en espèces des oiseaux observés en contact indirect ou direct avec les outardes captives dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017. ..... 110
Figure 54. Distribution de la fréquence du nombre d'oiseaux observés. ..... 111
Figure 55. Relations entre la variable réponse (nombre d'oiseaux observés) et chacun des paramètres enregistrés. ..... 113
Figure 56. Scores d'importance de chaque variable selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres. ..... 117
Figure 57. Rootogrammes des modèles de comptages ..... 119
Figure 58. Distribution des RMSE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données. ..... 120
Figure 59. Distribution des MAE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données. ..... 120
Figure 60. Scores d'importance de chaque variable sélectionnée selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres. ..... 124
Figure 61. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle de Poisson. ..... 125
Figure 62. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle Hurdle Poisson. ..... 125
Figure 63. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec une forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres. ..... 126
Figure 64. Distribution de la fréquence du nombre d'oiseaux observés. ..... 127
Figure 65. Relations entre la variable réponse (nombre d'oiseaux observés) et chacun des paramètres étudiés. ..... 130
Figure 66. Scores d'importance de chaque variable selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres. ..... 133
Figure 67. Rootogrammes des modèles de comptages ..... 134
Figure 68. Distribution des RMSE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données. ..... 135
Figure 69. Distribution des MAE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données. ..... 135
Figure 70. Scores d'importance de chaque variable sélectionnée selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres. ..... 137
Figure 71. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle binomial négatif. ..... 138
Figure 72. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec une forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres. ..... 138
Figure 73. Distribution de la fréquence du nombre d'oiseaux observés. ..... 139
Figure 74. Relations entre la variable réponse (nombre d'oiseaux observés) et chacun des paramètres étudiés. ..... 141
Figure 75. Scores d'importance de chaque variable selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres. ..... 145
Figure 76. Rootogrammes des modèles de comptages. ..... 146

Figure 77. Distribution des RMSE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données. .....147
Figure 78. Distribution des MAE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données. .....147
Figure 79. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle de Poisson. .....150
Figure 80. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle de Quasi-Poisson.....150
Figure 81. Photographie du point de détection NA022 le 27 novembre 2017 à 10h06 montrant un groupe de bulbuls à oreillons blancs. .....151
Figure 82. Nombre de détections de transpondeurs électroniques sur les différents points de détection de la station du NARC d'octobre à décembre 2017. .....152
Figure 83. Nombre de détections de transpondeurs électroniques sur les différents points de détection de la station numéro 1 du SKHBC-AD d'octobre à décembre 2017. .....152
Figure 84. Nombre de détections de transpondeurs électroniques sur les différents points de détection de la station numéro 2 du SKHBC-AD d'octobre à décembre 2017.. .....153
Figure 85. Distribution temporelle du nombre de transpondeurs électroniques détectés dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre et décembre 2017. .....154
Figure 86. Résultats de la puce Biomark du 20 décembre 2017.....181
Figure 87. Arbre évènementiel représentant l'ensemble des voies aboutissant à l'exposition d'au moins une outarde en captivité par un oiseau sauvage infectieux et le détail de la voie aboutissant à l'exposition d'au moins une outarde en captivité par un oiseau sauvage infectieux perché sur une volière. .....213
Figure 88. Arbre évènementiel représentant le détail de la voie aboutissant à l'exposition d'au moins une outarde en captivité par un oiseau sauvage infectieux entré à l'intérieur d'une volière. .....214
Figure 89. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau de l'espèce *i* en fonction du site *s* (NARC ou SKHBC-AD) selon les différents scénarios du nombre d'oiseaux sauvages présents en zone de volière (1, 5 et 10% de l'effectif total). .....223
Figure 90. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins un oiseau de l'espèce *i* en fonction du site *s* (NARC ou SKHBC-AD) selon les différents scénarios du nombre d'oiseaux sauvages présents en zone de volière (1, 5 et 10% de l'effectif total). .....224
Figure 91. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins oiseau de l'espèce *Passer domesticus* sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. .....226
Figure 92. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins oiseau de l'espèce *Passer domesticus* sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. .....227
Figure 93. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce *Passer domesticus* entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. .....228
Figure 94. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce *Passer domesticus* entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. ...229

Figure 95. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du NARC avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. ..... 231
Figure 96. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins oiseau de l'espèce Passer domesticus sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. ..... 234
Figure 97. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Passer domesticus entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. ..... 237
Figure 98. Passer domesticus huffufae mâle adulte. ..... 288
Figure 99. Passer domesticus huffufae femelle adulte. ..... 289
Figure 100. Passer domesticus huffufae juvénile. ..... 289
Figure 101. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de Passer domesticus huffufae capturés entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 290
Figure 102. Aire de répartition de Passer domesticus. ..... 291
Figure 103. Pycnonotus leucotis leucotis adulte. ..... 292
Figure 104. Pycnonotus leucotis leucotis juvénile. ..... 293
Figure 105. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de Pycnonotus leucotis leucotis capturés entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 294
Figure 106. Aire de répartition de Pycnonotus leucotis. ..... 295
Figure 107. Spilopelia senegalensis cambayensis adulte. ..... 296
Figure 108. Spilopelia senegalensis cambayensis juvénile. ..... 297
Figure 109. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de Spilopelia senegalensis cambayensis capturés entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 298
Figure 110. Aire de répartition de Spilopelia senegalensis. ..... 299
Figure 111. Streptopelia decaocto decaocto adulte. ..... 300
Figure 112. Streptopelia decaocto decaocto juvénile. ..... 301
Figure 113. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de Streptopelia decaocto decaocto capturés entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 302
Figure 114. Aire de répartition de Streptopelia decaocto. ..... 303
Figure 115. Columba livia domestica adulte. ..... 304
Figure 116. Nid de Columba livia domestica avec deux œufs. ..... 305
Figure 117. Columba livia domestica adulte au nid. ..... 306
Figure 118. Poussins de Columba livia domestica âgés de quelques jours. ..... 307
Figure 119. Aire de répartition de Columba livia domestica. ..... 308
Figure 120. Francolinus pondicerianus pondicerianus femelle adulte. ..... 309
Figure 121. Détails du tarse chez Francolinus pondicerianus pondicerianus mâle (à droite) et femelle (à gauche). ..... 310
Figure 122. Aire de répartition de Francolinus pondicerianus.. ..... 311

Figure 123. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du SKHBC-AD avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. .....345
Figure 124. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du NARC avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. .....347
Figure 125. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du SKHBC-AD avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. .....349
Figure 126. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins oiseau de l'espèce Spilopelia senegalensis sur le site du SKHBC-AD en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. .....351
Figure 127. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins oiseau de l'espèce Passer domesticus sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. .....353
Figure 128. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins oiseau de l'espèce Passer domesticus sur le site du SKHBC-AD en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. .....355
Figure 129. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Spilopelia decaocto entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle par ses fèces sur le site du SKHBC-AD en fonction des différentes voies d'exposition. .....357
Figure 130. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Passer domesticus entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. ...359
Figure 131. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Passer domesticus perché sur la volière expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. .....361

# Liste des tableaux

Tableau 1. Résultats du screening des oiseaux sentinelles sur la période 2015-2017 sur les sites du NARC et du SKHBC-AD. ..... 53
Tableau 2. Méthodes et effort de capture. ..... 61
Tableau 3. Identifiants des sites environnants et des transects associés et catégories des sites environnants. ..... 64
Tableau 4. Variables utilisées pour l'analyse des données de comptage des sites du NARC et du SKHBC-AD. ..... 75
Tableau 5. Variables utilisées pour l'analyse des données de comptage du site du NARC. ..... 76
Tableau 6. Variables utilisées pour l'analyse des données de comptage du site du SKHBC-AD. ..... 78
Tableau 7. Espèces et nombre d'individus capturés et bagués sur les sites du NARC et du SKHBC-AD entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 86
Tableau 8. Estimations des tailles de populations des six espèces dominantes sur les sites du NARC et du SKHBC-AD entre janvier 2016 et décembre 2017. ..... 91
Tableau 9. Espèces et nombre d'individus observés sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017. ..... 92
Tableau 10. Indices écologiques relatifs aux populations d'oiseaux sauvages des sites environnants. ..... 98
Tableau 11. Indices écologiques relatifs aux populations d'oiseaux sauvages des sites d'élevage et des sites environnants. ..... 98
Tableau 12. Espèces et nombre d'individus observés dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017. ..... 107
Tableau 13. Table d'ANOVA des différentes variables selon les différents modèles. ..... 114
Tableau 14. Résumé des GLM. ..... 115
Tableau 15. Résumé des modèles Hurdle. ..... 116
Tableau 16. ANOVA du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 121
Tableau 17. Résumé du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 121
Tableau 18. ANOVA du modèle Hurdle Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 122
Tableau 19. Résumé du modèle Hurdle Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC (Composante nulle). ..... 122
Tableau 20. Résumé du modèle Hurdle Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC (Composante de comptage). ..... 123
Tableau 21. Table d'ANOVA des différentes variables selon les différents modèles. ..... 130
Tableau 22. Résumé des GLM. ..... 131
Tableau 23. Résumé des modèles de Hurdle. ..... 132
Tableau 24. ANOVA du modèle binomial négatif avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 136
Tableau 25. Résumé du modèle binomial négatif avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 136
Tableau 26. Table d'ANOVA des différentes variables selon les différents modèles. ..... 142
Tableau 27. Résumé des GLM. ..... 143

Tableau 28. Résumé des modèles de Hurdle. ..... 144
Tableau 29. ANOVA du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 148
Tableau 30. Résumé du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 148
Tableau 31. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 149
Tableau 32. Résumé du modèle de Quasi- Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC. ..... 149
Tableau 33. Signification des probabilités associées à chaque évènement de l'arbre. ..... 218
Tableau 35. Résumé du modèle de Poisson. ..... 321
Tableau 36. ANOVA du modèle de Poisson. ..... 321
Tableau 37 Résumé du modèle de Poisson avec erreurs sandwich standards. ..... 322
Tableau 38. Résumé du modèle de Quasi-Poisson. ..... 322
Tableau 39. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson. ..... 322
Tableau 40. Résumé du modèle de Poisson généralisé. ..... 323
Tableau 41. Résumé du modèle binomial négatif. ..... 323
Tableau 42. ANOVA du modèle binomial négatif. ..... 323
Tableau 43. Résumé du modèle de Poisson. ..... 324
Tableau 44. ANOVA du modèle de Poisson. ..... 324
Tableau 45. Résumé du modèle de Poisson avec erreurs sandwich standards. ..... 325
Tableau 46. Résumé du modèle de Quasi-Poisson. ..... 325
Tableau 47. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson. ..... 325
Tableau 48. Résumé du modèle de Poisson généralisé. ..... 326
Tableau 49. Résumé du modèle binomial négatif. ..... 326
Tableau 50. ANOVA du modèle binomial négatif. ..... 326
Tableau 51. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante nulle). ..... 327
Tableau 52. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante de comptage). ..... 327
Tableau 53. ANOVA du modèle Hurdle Poisson. ..... 327
Tableau 54. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante nulle). ..... 328
Tableau 55. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante de comptage). ..... 328
Tableau 56. ANOVA du modèle Hurdle binomial négatif. ..... 329
Tableau 57. Résumé du modèle de Poisson. ..... 330
Tableau 58. ANOVA du modèle de Poisson. ..... 330
Tableau 59. Résumé du modèle de Poisson avec erreurs sandwich standards. ..... 331
Tableau 60. Résumé du modèle de Quasi-Poisson. ..... 331
Tableau 61. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson. ..... 331
Tableau 62. Résumé du modèle de Poisson généralisé. ..... 332
Tableau 63. Résumé du modèle binomial négatif. ..... 332
Tableau 64. ANOVA du modèle binomial négatif. ..... 332
Tableau 65. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante nulle). ..... 333
Tableau 66. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante de comptage). ..... 333
Tableau 67. ANOVA du modèle Hurdle Poisson. ..... 333
Tableau 68. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante nulle). ..... 334
Tableau 69. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante de comptage). ..... 334
Tableau 70. ANOVA du modèle Hurdle binomial négatif. ..... 334

Tableau 71. Valeurs des différentes probabilités associées au différentes étapes du diagramme d'évènements. Sc = scénario. ..... 338
Tableau 72. p-values associées aux différences inter-espèces et inter-sites de probabilité quotidienne qu'au moins un oiseau de l'espèce i expose au moins une outarde captive aux virus de l'influenza aviaire ou de la maladie de Newcastle dans le pire des scénarios. ..... 342
Tableau 73. p-values associées aux différences de probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Passer domesticus expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle entre les différentes voies d'exposition dans le pire des scénarios. ... 343
Tableau 74. p-values associées aux différences de probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce *Passer domesticus* expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire entre les différentes voies d'exposition dans le pire des scénarios. ..... 344

# Introduction

Les dernières décennies ont été marquées par l'émergence ou la réémergence de nombreux agents pathogènes de par le monde, et notamment dans les pays en voie de développement des zones tropicales et équatoriales (1–3). Cette tendance est d'ailleurs en augmentation, en lien direct avec les changements globaux engendrés notamment par l'Homme (4–10), mais aussi avec l'amélioration continue des capacités de détection et de typage des agents pathogènes. Parmi ces « nouveaux » agents pathogènes, la majorité (plus de 60%) présente un potentiel zoonotique (2,11–13). En plus de potentiels impacts économiques et écologiques (14–18), ces agents pathogènes ont donc un intérêt tout particulier en santé publique (19–22). Parmi ceux-ci, plus de 70% ont pour origine la faune sauvage (2). C'est pourquoi, dans une vision « *One Health* » (23–25), l'interface entre faune sauvage, dont faune sauvage péridomestique, faune domestique captive (bétail et volaille) et êtres humains suscite un intérêt grandissant (26–31) (Figure 1). C'est notamment le cas de l'interface entre oiseaux sauvages et volaille, qui parmi toutes ces interfaces, concentre une part importante des travaux de recherche.

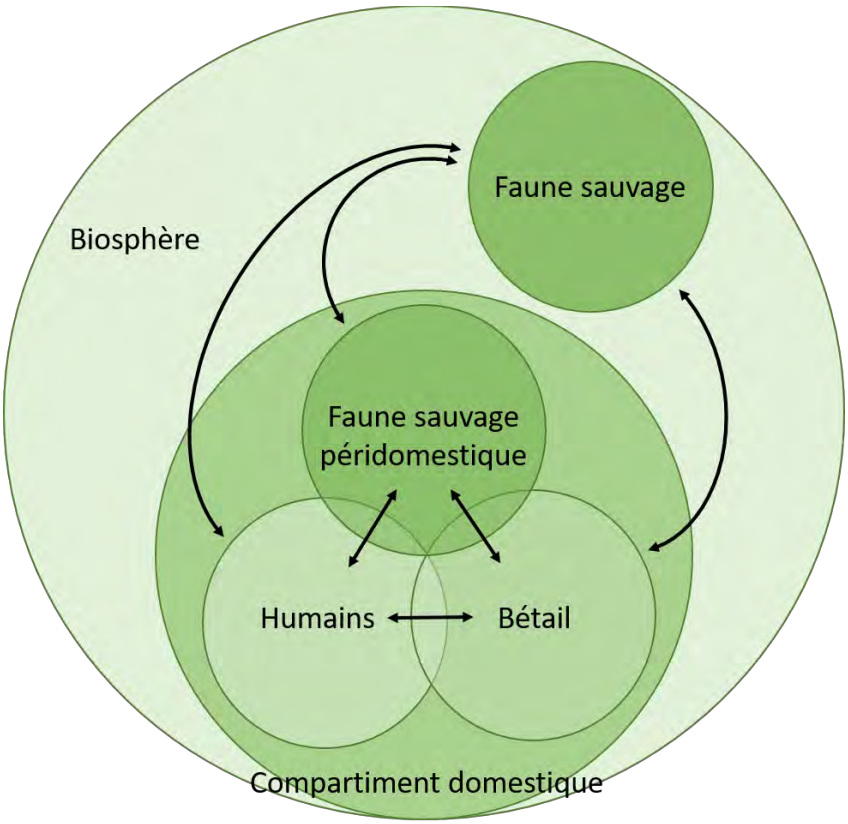



Figure 1. Représentation schématique de la circulation d'agents pathogènes à l'interface faune sauvage, faune captive et humains. Les flèches représentent les flux d'agents pathogènes. Source : Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change (9), modifié.

De par leurs impacts sanitaires et les retombées économiques qu'elles engendrent, l'influenza aviaire et la maladie de Newcastle comptent parmi les maladies les plus préoccupantes pour les élevages de volaille à l'échelle mondiale.

De plus, elles représentent des enjeux écologiques en termes de conservation puisqu'elles peuvent impacter aussi lourdement certaines populations sauvages. Enfin, ce sont toutes deux des zoonoses et l'influenza aviaire en particulier représente un risque majeur pour la santé publique (32–34). Le virus de l'influenza aviaire (AIV) a été isolé chez de nombreuses espèces d'oiseaux de par le monde (35,36). Les oiseaux d'eau, notamment les ansériformes (canards, oies, cygnes) et les charadriiformes (échassiers, goélands et mouettes), sont considérés comme les hôtes naturels du virus (37,38). Il est communément admis que la plupart des souches circulantes chez ces hôtes sauvages sont faiblement pathogènes et qu'elles peuvent, lors de leur passage chez la volaille, évoluer en souches hautement pathogènes. Le virus de la maladie de Newcastle (NDV), quant à lui, a été mis en évidence chez de nombreuses espèces d'oiseaux et toutes sont théoriquement réceptives au virus. On distingue néanmoins plusieurs communautés d'hôtes naturels, dont des espèces migratrices, notamment des oiseaux d'eau, généralement porteurs de souches faiblement pathogènes pour la volaille (39), et les colombidés, porteurs le plus souvent des variants « pigeon » de ce virus (40).

La circulation d'un agent pathogène dans une communauté d'hôtes repose sur trois caractéristiques spécifiques à la population considérée :(i) son exposition à l'agent pathogène, déterminée par son écologie ; (ii) sa réceptivité, c'est-à-dire son aptitude à héberger l'agent pathogène et à en permettre le développement ou la multiplication, sans nécessairement en être affecté (iii) sa capacité à transmettre l'agent pathogène à un nouvel hôte (41–43). On distingue deux fonctions, la *fonction de maintenance*, c'est-à-dire la capacité à maintenir l'agent pathogène dans la communauté et la *fonction de transmission*, c'est-à-dire la capacité à transmettre l'agent pathogène à la population cible. Ces deux fonctions sont distinctes puisque la population de maintenance n'est pas nécessairement en contact avec la population cible. C'est le cas par exemple dans le schéma épidémiologique qui nous intéresse puisque les oiseaux d'eau, principaux *hôtes de maintenance* des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle, ne sont généralement que peu ou pas en contact avec les *hôtes cibles*, les oiseaux d'elevage. Dans ce cas, la transmission de l'agent pathogène peut être assurée par l'intermédiaire d'un *hôte relais* qui n'appartient à aucune de ces deux populations mais qui fait le lien entre l'*hôte de maintenance* et l'*hôte cible* au travers du temps et/ou de l'espace (43) (Figure 2).

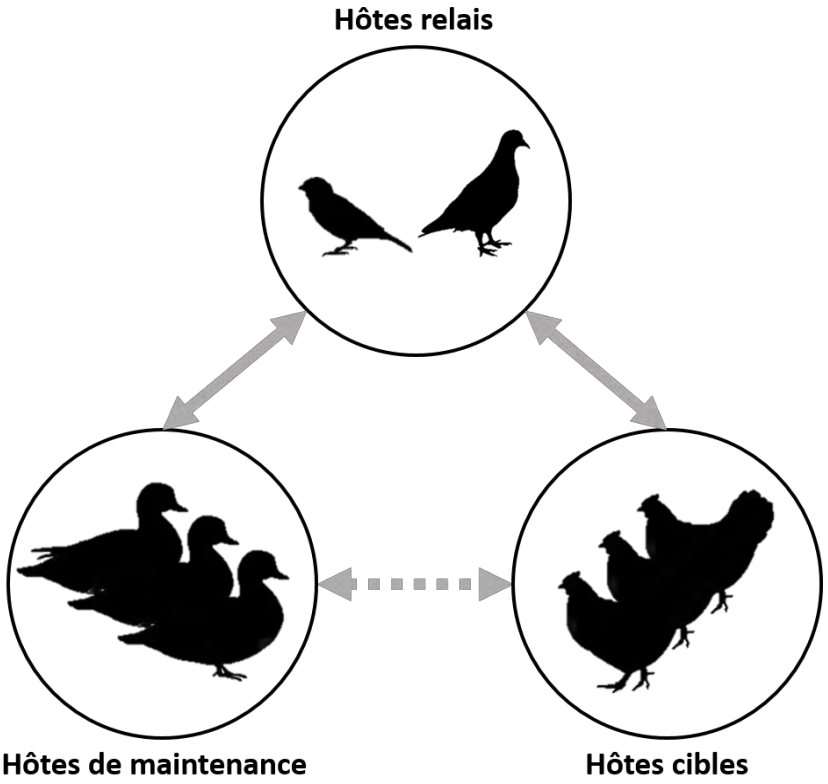



Figure 2. Représentation schématique de la circulation d'agents pathogènes au sein d'une communauté d'hôtes. Les flèches représentent les flux d'agents pathogènes.

Si les hôtes de maintenance des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle sont maintenant bien identifiés, il n'en est pas de même concernant les modalités de transmission de ces virus aux hôtes cibles. Les oiseaux sauvages sont largement suspectés, souvent sans preuve scientifique, de participer à l'introduction et à la transmission d'agents pathogènes aux oiseaux d'élevage. L'activité agricole, et notamment l'élevage, peuvent induire des modifications structurelles (richesse), démographiques (abondance), écologiques (espèces généralistes, synanthropiques) ou comportementales (phénologie, routes migratoires) de la faune sauvage, et notamment de l'avifaune (44–49). Bien souvent, de par l'attractivité des sites d'élevage de volaille et malgré les moyens de lutte mis en œuvre, l'avifaune sauvage est considérée comme un important danger pour la biosécurité (50,51). Parmi les oiseaux sauvages, les espèces synanthropiques ou péridomestiques, c'est-à-dire habituées à vivre à proximité de l'Homme sont considérées comme les plus à risque car les plus susceptibles d'agir en tant qu'hôtes relais (52). Malheureusement, rares sont les études qui étayent cette hypothèse et les données disponibles ne sont encore que trop partielles (53,54).

Ce constat est particulièrement criant dans certains contextes épidémiologiques atypiques tel que celui du Moyen Orient, incluant les Emirats Arabes Unis (EAU), où aucune étude ne s'est intéressée au rôle joué par l'avifaune sauvage dans l'épidémiologie des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle, malgré leur circulation avérée dans le compartiment domestique (55–69). L'environnement local semi-désertique et le climat aride, avec des températures élevées et un niveau de précipitations faible, constituent en effet des entraves majeures à la circulation de ces virus. Néanmoins, ils ont aussi pour effet d'accentuer

l'attraction de la faune sauvage, et notamment des oiseaux, vers les sites d'élevage par un « effet oasis », c'est-à-dire la concentration artificielle de ressources dans une zone géographique limitée (70–72). De plus, les EAU sont situés en plein couloir de migration majeur, reliant l'Asie de l'Ouest à l'Afrique de l'Est et des milliers d'oiseaux migrateurs, notamment des oiseaux d'eau, font régulièrement escale dans le pays pour se nourrir et se reposer, transportant avec eux tout un cortège d'agents pathogènes potentiels. Enfin, la filière avicole des EAU (notamment les poulets de chair et poules pondeuses) est particulièrement développée (73) mais les mesures de biosécurité en vigueur dans les élevages sont souvent limitées. Le pays est aussi traditionnellement attaché aux enjeux de conservation au travers de nombreuses réserves et collections privées qui abritent une multitude d'espèces exotiques associées à des problématiques sanitaires spécifiques (74) et au travers de l'élevage conservatoire d'une espèce emblématique du Moyen Orient, l'Outarde houbara asiatique (*Chlamydotis macquenii*).

Pour toutes ces raisons, les EAU constituent un terrain d'étude idéal pour tester l'hypothèse de l'implication d'hôtes relais dans l'épidémiologie du virus de l'influenza aviaire et du virus de la maladie de Newcastle dans un contexte épidémiologique atypique. A ce titre, les élevages conservatoires d'outardes houbara constituent un cadre d'étude parfait pour évaluer le risque épidémiologique qu'ils représentent.

L'Outarde houbara asiatique est une espèce d'oiseau paléarctique appartenant à l'ordre des otidiformes et à la famille des otididés (75). Face au déclin des populations sauvages, des programmes de conservation ont été mis en place depuis la fin des années 1980 au Moyen Orient. Dans cette étude, nous avons porté toute notre attention sur deux sites d'élevage conservatoire situées aux Emirats Arabes Unis, gérés par la société Reneco International Wildlife Consultants LLC (http://www.reneco.net/) sous l'égide de l'International Fund for Houbara Conservation (IFHC, http://www.houbarafund.org/en/home) : le National Avian Research Center (NARC) et le Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center Abu Dhabi (SKHBC-AD) (Figure 3).

Ces deux élevages, malgré des mesures de biosécurité strictes, ont subi des épisodes infectieux, notamment respiratoires, et les virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle ont déjà été mis en évidence chez les outardes captives. Ces outardes étant destinées à être relâchées dans le milieu sauvage afin de soutenir les populations sauvages, les dernières étapes du processus d'élevage ont lieu dans des volières extérieures afin de permettre leur aclimatation aux conditions naturelles. Malheureusement, cet hébergement en volières extérieures représente un risque accru de contact avec l'avifaune sauvage, potentiellement porteuse d'agents pathogènes.

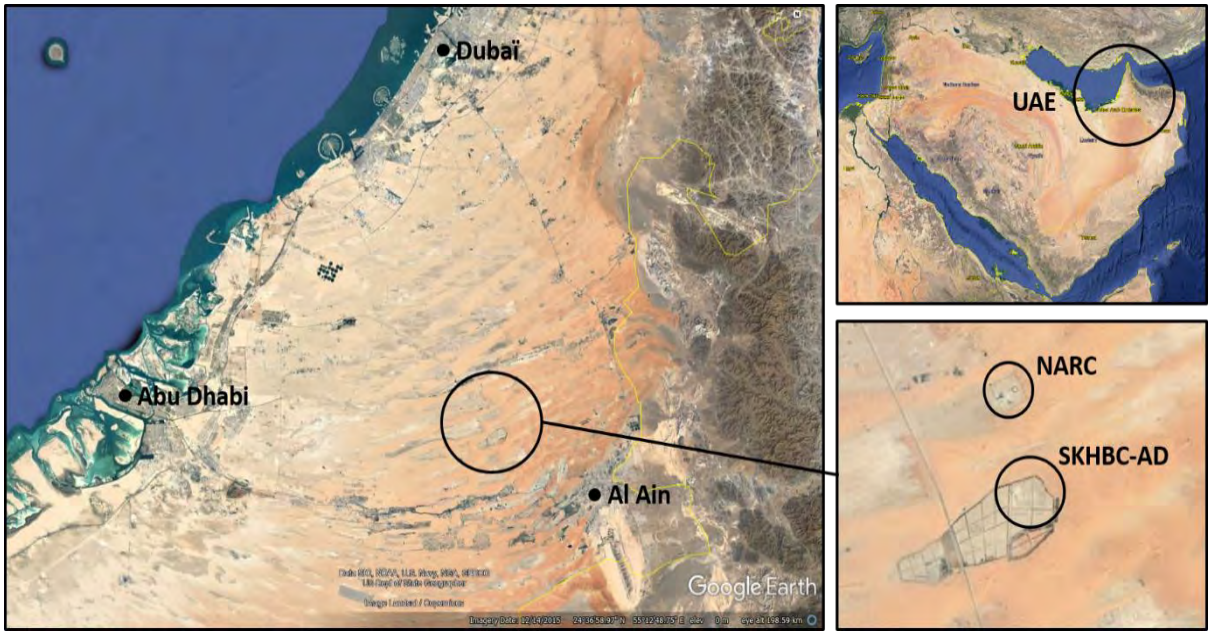



Figure 3. Vue satellite des Emirats Arabes Unis et de leurs trois principales agglomérations. En haut à droite, les Emirats Arabes Unis au sein de la péninsule arabique. En bas à droite, les sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD. Source : Exposure to and Circulation of Avian Influenza and Newcastle Disease Viruses in Peridomestic Wild Birds in the United Arab Emirates (76).

Le but de notre étude est de comprendre le rôle joué par les oiseaux péridomestiques dans l'épidémiologie des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle au sein d'élevages conservatoire d'outardes. Cette analyse vise à caracteriser le risque d'introduction et de transmission de ces virus aux outardes par plusieurs espèces péridomestiques afin de formuler une stratégie de gestion sanitaire. Pour répondre à ces objectifs, nous avons mis en place une approche multiaxiale afin de visualiser le schéma épidémiologique dans son ensemble (Figure 4). Dans un premier temps, nous nous sommes attachés à décrire les communautés d'oiseaux sauvages présentes sur les sites d'élevages et dans l'environnement proche, afin notamment d'en apprécier la richesse et la densité mais aussi d'en identifier les espèces dominantes, en utilisant des méthodes classiques en écologie telles que le comptage visuel, la capture et le marquage d'individus. Dans le même temps, nous avons essayé de décrire les mouvements des espèces dominantes entre les sites d'élevage et les sites avoisinants, afin de caractériser les possible échanges entre ces différentes entités, en utilisant la télémétrie VHF et la détection de transpondeurs. Nous avons aussi consacré une attention toute particulière à la description des mouvements des espèces dominantes à l'intérieur des sites d'élevage, et notamment dans les zones de volières extérieures, et de leurs contacts avec les outardes captives. Dans un second temps, nous avons cherché à évaluer la prévalence des virus étudiés chez les espèces dominantes et à analyser leur dynamique au sein des sites d'élevage en couplant analyse virologique (PCR quantitative et séquençage) et analyse sérologique (ELISA). Enfin, à partir de l'ensemble des données obtenues, nous avons analysé le risque épidémiologique représenté par les espèces dominantes pour les outardes captives en termes d'introduction et de transmission de ces virus.

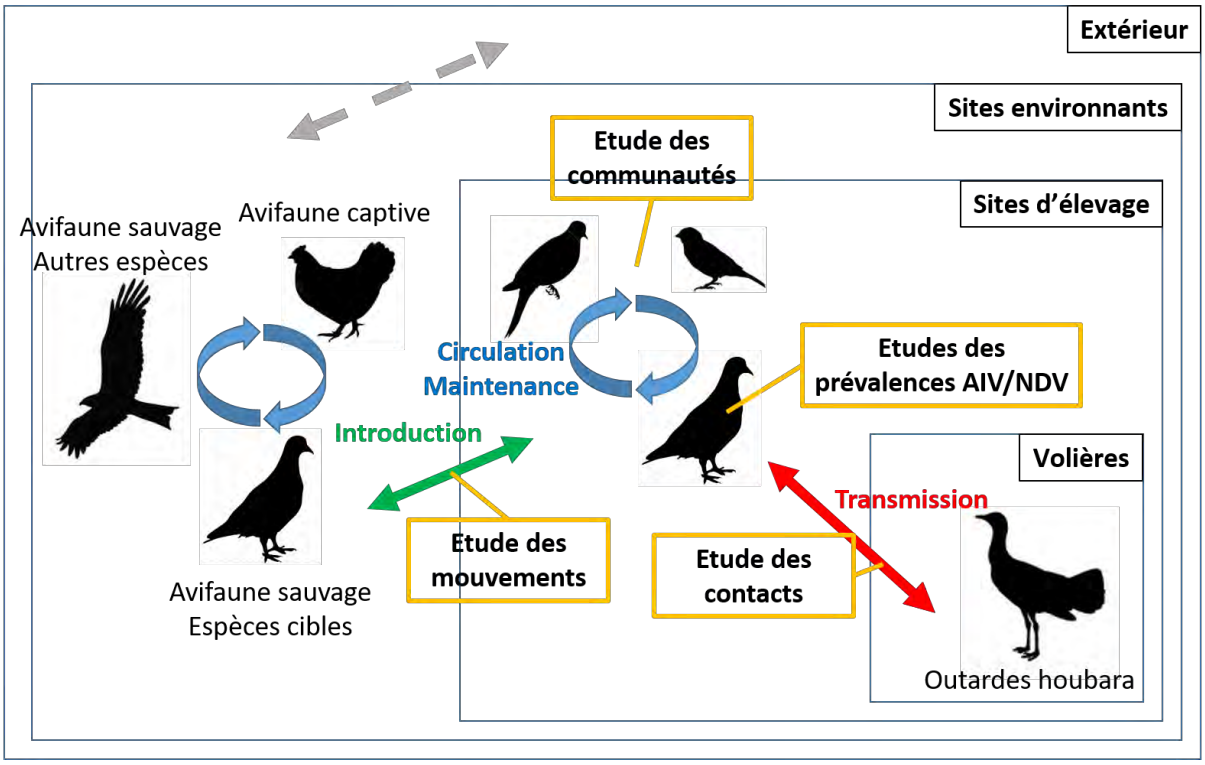



Figure 4. Représentation schématique du modèle et des axes d'étude.

Au travers un contexte particulier (environnement aride, effet oasis), un modèle peu classique (oiseaux péridomestiques, espèce protégée) et une approche multiaxiale et multi-méthodologique, cette étude a permis d'appréhender le rôle des oiseaux péridomestiques dans la circulation des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle au sein des élevages conservatoires d'outarde houbara des Emirats Arabes Unis. Nous espérons aussi que les résultats présentés dans ce manuscrit contribueront d'une manière plus générale à la compréhension des mécanismes épidémiologiques qui sous-tendent la circulation d'agents infectieux à l'interface faune sauvage – faune captive.

# Première partie : Etude bibliographique

# A. Agents pathogènes d'intérêt

# I. Influenza aviaire

Le virus de l'influenza aviaire a un spectre d'hôte large, incluant toutes les espèces d'oiseaux et un certain nombre d'espèces de mammifères. Les oiseaux sauvages constituent le réservoir naturel du virus, chez qui il ne cause dans la majorité des cas qu'une infection asymptomatique ou modérée (36). Chez la volaille, le virus peut provoquer une infection allant de l'absence de signes cliniques à une létalité allant jusqu'à 100%. Selon leur pouvoir pathogène, on distingue les virus faiblement pathogènes (LPAIV) des virus hautement pathogènes (HPAIV).

L'influenza aviaire, et en particulier l'HPAI, est une maladie d'importance majeure pour la filière avicole à l'échelle mondiale de par son impact économique. En premier lieu viennent les pertes directes, parfois très importantes, dues à la létalité induite par le virus et les pertes liées à l'éradication des troupeaux infectés. Ensuite viennent les coûts liés à la vaccination et aux mesures de biosécurité qui pèsent lourdement sur la filière et les coûts liés aux programmes de surveillance (32,33).

C'est aussi un enjeu de conservation au vu de la menace qu'elle représente pour les populations sauvages ou pour les élevages d'oiseaux autres que volaille, notamment zoos et élevages conservatoires.

Enfin, l'influenza aviaire est un véritable problème de santé publique de par son potentiel zoonotique. Le potentiel de franchissement de la barrière d'espèce et l'éventualité de l'émergence de nouveaux virus infectant l'Homme font à l'heure actuelle des interfaces entre oiseau sauvages, oiseaux d'élevage et humains un sujet de recherche majeur, notamment dans un contexte global de changements anthropogéniques (77–79).

Pour toutes ces raisons, l'influenza aviaire est une maladie répertoriée dans le Code sanitaire pour les animaux terrestres de l'Organisation Mondiale de la Santé Animale (OIE) et les sous-types H5 et H7 doivent faire l'objet d'une déclaration (80). L'HPAI et le LPAI dus aux sous-types H5 et H7 sont considérés comme dangers sanitaires de première catégorie en France (81).

## 1. Etiologie

Les virus influenza sont des virus à ARN négatif simple brin, appartenant à la famille des *Orthomyxoviridae*. Ils sont subdivisés en sept genres dont le genre *Alphainfluenzavirus* auquel appartient l'*Influenza A virus* (nommé virus influenza A dans la suite du document) (82). Les virus influenza A infectent majoritairement les oiseaux et certains mammifères dont l'Homme.

Le virus est pléomorphe. Les particules virales sont le plus souvent rondes et mesurent de 80 à 120 nm mais des formes filamenteuses peuvent exister.

Le génome viral, d'une taille totale de 10 à 15 kpb, est divisé en huit segments antigéniques différents, codant pour dix protéines virales différentes : les protéines de surface hémagglutinine (HA) et neuraminidase (NA), la protéine de membrane des canaux ioniques (M2), la nucléocapside (NP), les sous-unités de la polymérase (PA, PB1 et PB2), la couche interne de l'enveloppe virale (M1) et les protéines non structurelles NS1 et NS2 (aussi appelée *nuclear export protein* (NEP)) (Figure 5). Les virus influenza aviaires possèdent une forte capacité évolutive. Deux mécanismes coexistent : un mécanisme de dérive antigénique, lié au taux d'erreur élevé de la polymérase lors de la réplication virale, et un mécanisme de réassortiment, lié à l'échange de segments antigéniques lors de coïnfection par différents variants du virus.

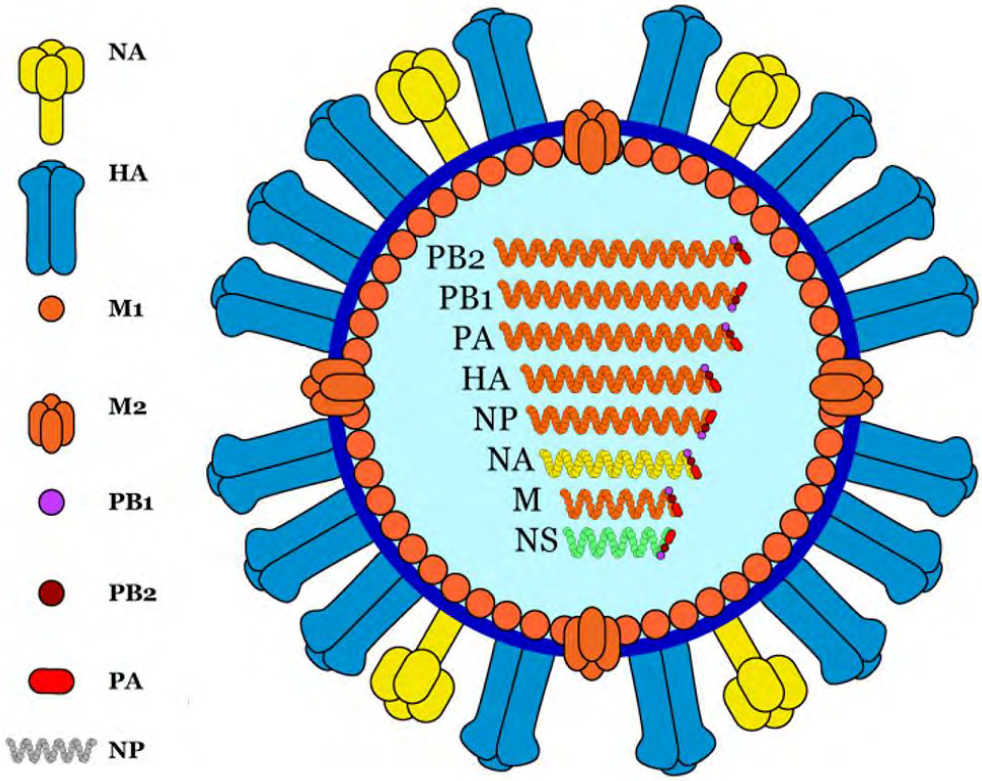



Figure 5. Structure schématique d'un virus influenza A présentant les différents segments d'ARN et les protéines de structure. NA = neuraminidase, HA = hémagglutinine, M1 = couche interne de l'enveloppe, M2 = protéine de membrane des canaux ioniques, PB1, PB2 et PA = sous-unités de la polymérase, NP = nucléocapside, NS = protéines non structurales. Source : https://virologydownunder.blogspot.com/2016/02/avian-influenza-ah7n9-virusa-primer.html, modifié.

L'hémagglutinine virale, après clivage, se fixe à la cellule hôte *via* des récepteurs constitués d'acide salicylique, provoquant l'endocytose de la particule virale. Dans l'endosome, l'enveloppe virale fusionne avec la membrane cellulaire. Les nucléocapsides sont ensuite transportées jusqu'au noyau où le complexe transcriptase se charge de les traduire en ARN messager, *via* l'activité endonucléase de la protéine PB2.

Six ARN messagers sont ainsi produits et transportés vers le cytoplasme pour être traduits en protéines HA, NA, NP, PB1, PB2 et PA. Les ARN messagers codants pour les protéines NS et M sont scindés en deux et traduits en protéines NS1, NS2, M1 et M2. Les protéines HA et NA sont glycosylées dans le réticulum endoplasmique puis transportées à la surface de la cellule hôte où elles sont incorporées à la membrane plasmique. Les huit segments antigéniques viraux et les protéines internes (PB1, PB2, NP, PA et M2) se rassemblent puis migrent vers la portion membranaire contenant les protéines HA et NA. Enfin, la protéine M1 permet leur association et le bourgeonnement des virions (84).

Les protéines HA et NA présentent d'importantes variations antigéniques. Ainsi, on compte 18 sous-types antigéniques pour l'hémagglutinine (H1 – H18) et 11 sous-types antigéniques pour la neuraminidase (N1 – N11). Elles jouent un rôle particulier dans la virulence du virus et sont la cible de la réponse immunitaire. Les virus faiblement pathogènes peuvent présenter différentes combinaisons HANA. En revanche, les virus hautement pathogènes sont limités aux sous-types H5 et H7. La majorité de virus H5 et H7 restent quand même des virus faiblement pathogènes. Enfin, il est admis que les virus hautement pathogènes sont issus de l'évolution de virus faiblement pathogènes.

Le pouvoir infectieux des virus influenza réside dans la capacité de clivage de l'hémagglutinine en deux sous-unités HA1 et HA2, nécessaires à la réplication du virus. Ce clivage nécessite normalement des protéases de type trypsine, présentes uniquement au niveau de l'appareil respiratoire et de l'intestin. C'est pourquoi les virus faiblement pathogènes sont cantonnés à ces localisations. En revanche, lorsque le site de clivage présente un motif multi-basique (nombreux résidus lysine ou arginine), le clivage est rendu possible par toute protéase de l'organisme. Ainsi, les virus hautement pathogènes se répliquent de façon systémique et l'atteinte des organes vitaux conduit souvent à la mort rapide de l'animal.

Pour déterminer le pouvoir pathogène du virus, un test *in vivo* consistant à inoculer le virus par voie intraveineuse à des poulets âgés de six semaines et à mesurer l'indice de pathogénicité intraveineuse au cours des dix jours post-infection peut être réalisé. Si cet indice est supérieur à 1,2, le virus est considéré comme hautement pathogène. Un séquençage du site de clivage pour mettre en évidence le nombre d'acides aminés basiques permet aussi de caractériser la pathogénicité des souches. C'est ce dernier test, bien plus rapide que les tests *in vivo*, qui est mis en œuvre en routine dans tous les laboratoires de référence.

## 2. Epidémiologie

Le virus influenza A a été isolé chez plus de 110 espèces d'oiseaux sauvages appartenant à 26 familles et à 13 ordres. A l'exception des sous-types H17 et H18 inféodés aux chauves-souris, tous les sous-types viraux ont été retrouvés chez les oiseaux (35,83).

Les hôtes naturels du virus sont les oiseaux d'eau et plus particulièrement les espèces appartenant aux ordres des ansériformes (canards, oies, cygnes), des charadriiformes (échassiers, goélands et mouettes), et des gruiformes dans une moindre mesure (37,38). De manière générale, les prévalences les plus élevées ont été observées chez les canards de surface du genre *Anas*, comme le Canard colvert (*Anas platyrhynchos*), mais aussi chez des oiseaux marins.

Les échassiers sont aussi fortement infectés en Amérique du Nord mais le sont moins voire pas du tout en Europe. Ces résultats s'expliquent par l'écologie de ces espèces, notamment leur comportement alimentaire et leur comportement social, qui favorise la transmission du virus (84). Les autres espèces sont considérées comme des hôtes accidentels.

Il est communément accepté que la plupart des souches circulantes au sein de l'avifaune sauvage sont des souches faiblement pathogènes et que ces souches peuvent, lors de leur passage chez la volaille, évoluer en souches hautement pathogènes (85). Les souches hautement pathogènes ne sont que très rarement isolées chez l'avifaune sauvage et, lorsqu'elles le sont, ne semblent pas provoquer d'infection clinique, exception faite des souches H5N1 et H5N8 hautement pathogènes ayant provoqué des épisodes de forte létalité en Europe de 2005 à 2009 et de 2016 à 2017, respectivement (86,87)

Le spectre d'hôte est défini par la spécificité de l'hémagglutinine pour son récepteur, présent à la surface des cellules. La conformation de ce récepteur est variable selon l'espèce hôte, ce qui explique les différences de susceptibilité observées entre espèces. Chez les espèces réservoirs, le virus circule de façon stable. En revanche, si ce virus rencontre une nouvelle espèce hôte, volaille ou mammifère, il peut s'adapter rapidement à ce nouvel hôte pour se répliquer et se transmettre. S'il parvient à circuler pendant un temps suffisamment long (années), il peut devenir progressivement spécifique de l'espèce. Ainsi, certains sous-types sont devenus endémiques dans les populations de chevaux, de porcs et chez l'Homme (Figure 6).

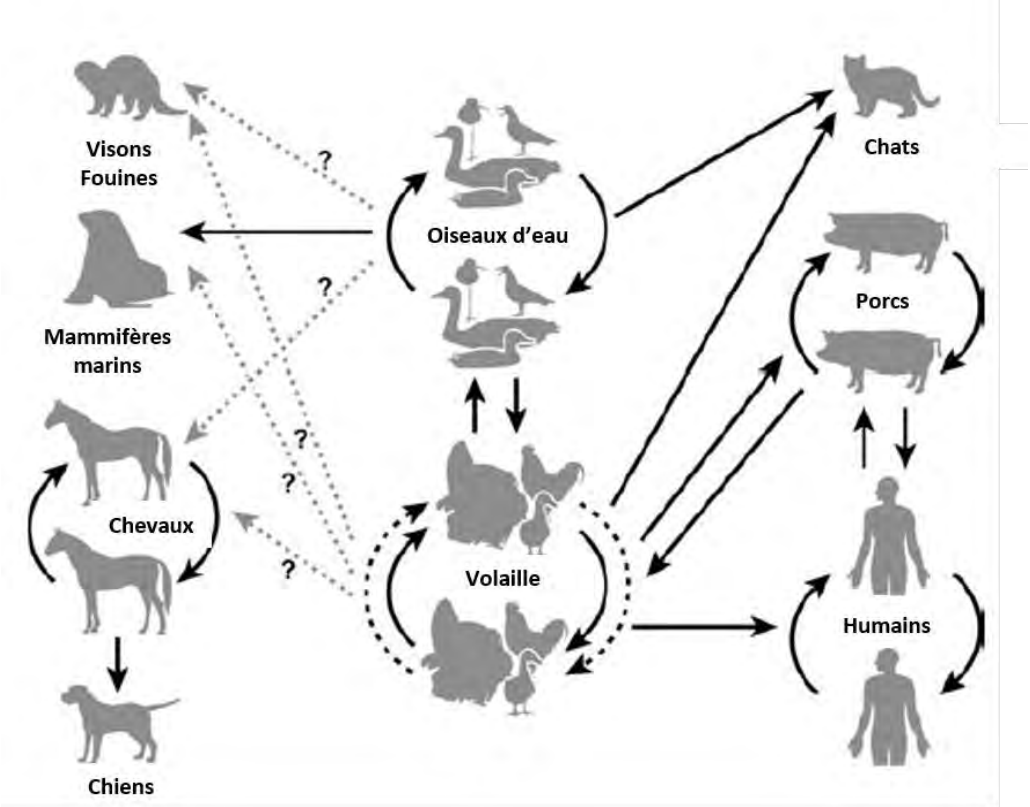



Figure 6. Voies de transmission intra et inter-espèces connues et suspectées. Source : Infectious diseases of Wild birds (88), modifié.

## 3. Distribution

Les virus influenza aviaires sont présents partout où se trouvent leurs espèces hôtes. Ils ont été isolés sur tous les continents exception faite de l'Antarctique. Jusqu'à maintenant, la majorité des espèces hôtes identifiées et des virus isolés l'ont été en Europe, en Amérique du Nord et en Asie mais cela traduit plus probablement des disparités dans l'effort de détection que de vraies différences de prévalence (38,84,89).

La prévalence des virus faiblement pathogènes est sujette à d'importantes variations saisonnières et géographiques (90). Ainsi en Europe, un pic de prévalence est observable en fin d'automne lorsque les oiseaux, dont une proportion importante de juvéniles, se regroupent avant le départ en migration. Après le départ, la prévalence diminue jusqu'à des seuils très faibles en fin d'hiver. Le rôle des oiseaux migrateurs dans l'introduction et la transmission des virus influenza aviaires a été largement étudié (84).

## 4. Transmission

Les virus faiblement pathogènes sont excrétés dans l'environnement en quantité importante *via* les matières fécales. La transmission est donc majoritairement oro-fécale, *via* l'ingestion d'eau contaminée (Figure 7) (91). D'autres modes de transmission sont néanmoins à considérer comme la transmission par voie respiratoire ou par pompage cloacal.

De plus le virus peut persister dans l'environnement, notamment dans l'eau, pendant des mois si les conditions sont adéquates (température basse, faible salinité, pH neutre) (92). Ces réservoirs environnementaux peuvent expliquer la persistance du virus d'année en année, les oiseaux migrateurs se réinfectant à leur retour sur leur zone de reproduction (93).

La transmission des virus hautement pathogènes est différente puisque ces virus sont majoritairement excrétés par voie respiratoire, bien qu'ils puissent aussi l'être par voie fécale. Ainsi la transmission est alors majoritairement directe, d'individu à individu (Figure 7). Néanmoins, l'environnement constitue aussi une voie de transmission *via* la contamination par les sécrétions respiratoires ou les carcasses contaminées. Enfin, la transmission par ingestion de carcasses contaminées a été démontrée, notamment chez les corvidés et les rapaces (39).

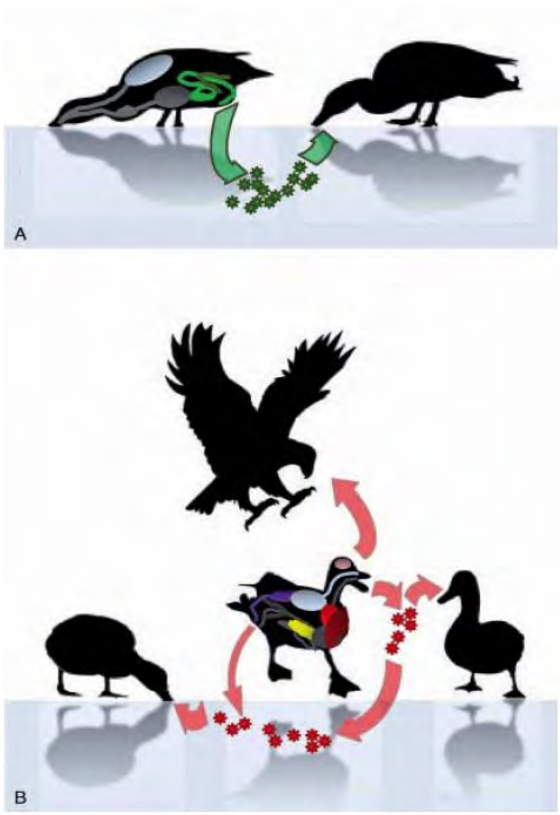



Figure 7. Voies de transmission et tropisme tissulaire des virus influenza aviaires faiblement pathogènes et hautement pathogènes. A. LPAIV (étoiles vertes), détectés dans les tractus digestif (vert) et respiratoire (gris), principalement transmis par voie oro-fécale *via* ingestion d'eau contaminée. B. HPAIV (étoiles rouges), détectés dans le système nerveux central (rose), le tractus respiratoire (gris), le cœur (rouge), le foie (marron), le pancréas (jaune) et les reins (violet), principalement transmis par contact direct *via* les sécrétions respiratoires mais aussi par ingestion d'eau ou de carcasses contaminées. Source : Infectious diseases of Wild mammals and birds (39).

## 5. Signes cliniques

La période d'incubation est d'un à deux jours chez la volaille et la période d'expression clinique est courte, d'un à deux jours pour les souches les plus virulentes. Les signes cliniques observés sont extrêmement variés et sont fonction de la nature du virus, de l'espèce hôte, du statut immunitaire, des coïnfections et des facteurs environnementaux. Ils sont consécutifs à l'effet cytopathogénique du virus et à la réaction immunitaire de l'hôte.

Les virus faiblement pathogènes provoquent chez les oiseaux sauvages une infection asymptomatique du tractus digestif (94). Néanmoins, l'infection peut avoir un coût physiologique pour l'oiseau, avec une réduction de l'appétit conduisant à une croissance réduite des juvéniles ou à une perte de poids chez les adultes, et à une migration retardée et écourtée (95). Chez la volaille, ils provoquent souvent le même tableau clinique avec parfois quelques signes cliniques frustes : apathie, chute de ponte. Les lésions sont limitées aux tractus respiratoire et digestif sur lesquels on observe inflammation et œdème (96).

Les virus hautement pathogènes provoquent une infection systémique au cours de laquelle différentes lésions sont observables en fonction de la sévérité de l'infection. Les virus les plus virulents entrainent une mort rapide par hypoxie liée à un œdème pulmonaire sans autre signe ou lésion. Néanmoins, la plupart des virus hautement pathogènes provoquent des signes généraux, respiratoires, nerveux ainsi que des lésions variées, notamment nécrotiques et hémorragiques, sur de nombreux organes. Malheureusement, aucune lésion n'est pathognomonique de l'influenza aviaire et les examens complémentaires sont nécessaires pour confirmer la présence du virus et pour faire la différence avec des infections par d'autres agents pathogènes, notamment la maladie de Newcastle.

# 6. Diagnostic

Les signes cliniques permettent de suspecter l'influenza aviaire mais le diagnostic de certitude est établi sur la base d'examens complémentaires (97). Sur animaux vivants, les échantillons de choix sont les écouvillons cloacaux et trachéaux. Pour les LPAIV comme pour les HPAIV, le profil d'excrétion, par voie respiratoire *versus* cloacale, peut grandement varier selon la souche virale et l'hôte. Sur animaux morts, en plus des écouvillons, les échantillons de choix sont les prélèvements d'intestin, de bourse de Fabricius, de trachée et de poumon dans le cas de LPAI, de cerveau, de poumon, d'intestin, de pancréas et de rein dans le cas de HPAI (98).

Sur ces échantillons, sont généralement réalisés un isolement du virus par culture ou une détection du matériel génétique par *reverse transcriptase – polymerase chain reaction* (RT-PCR) (99,100). La culture du virus est réalisée sur œufs de poule embryonnés ou sur lignées cellulaires. Elle permet la caractérisation complète du virus après isolement, notamment en testant la capacité d'hémaglutination du virus et en en typant l'hémagglutinine et la neuraminidase. La RT-PCR cible dans un premier temps des régions conservées du génome, comme le gène de matrice. Des amorces spécifiques des sous-types de HA peuvent ensuite être utilisées. L'immunohistochimie peut aussi être utilisée sur les prélèvements tissulaires et permet de localiser microscopiquement les antigènes viraux.

Le diagnostic sérologique est aussi employé mais ne renseigne que sur l'exposition, plus ou moins récente au virus. Les tests d'inhibition de l'hemagglutination (IHA) et *enzyme-linked immunosorbent assay* (ELISA) sont les plus couramment employés. Ils peuvent aussi être utilisés pour le typage grâce à des anticorps spécifiques de sous-types.

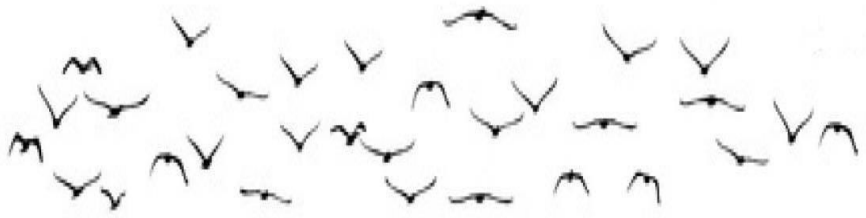
# 7. Traitement et contrôle

Il n'existe aucun traitement médical contre l'influenza aviaire chez l'oiseau.

Les virus influenza sont endémiques chez l'avifaune sauvage et aucun contrôle n'a lieu dans cette communauté. En revanche, des mesures de contrôle sont mises en place pour limiter le risque de transmission des oiseaux sauvages à la volaille, en améliorant la biosécurité des élevages.

De plus, des programmes de surveillance passive et active de l'avifaune sauvage sont mis en place dans le but d'identifier les espèces et les zones les plus à risque et de détecter précocement l'introduction ou l'émergence d'éventuels sous-types H5 et H7 (101,102).

Chez la volaille, la stratégie de contrôle est différente selon qu'il s'agit de LPAI ou de HPAI. Elle passe généralement par l'isolement et l'élimination des oiseaux infectés ainsi que par la surveillance accrue des élevages environnants. La vaccination existe mais son usage est extrêmement contraint, notamment en France. Elle doit être spécifique de l'hémagglutinine du virus circulant car la protection croisée est très limitée, y compris au sein d'un même sous-type. La biosécurité des élevages, notamment le contrôle des flux de matériel, de personnel, d'aliment, d'oiseaux mais aussi des contacts avec la faune sauvage sont donc d'une importance majeure.



# II. Maladie de Newcastle

La maladie de Newcastle est mondialement répandue et touche particulièrement les élevages de poulets même si la plupart des oiseaux domestiques et sauvages y sont sensibles. Les oiseaux sauvages sont considérés comme réservoir naturel du virus. Elle est caractérisée par des taux de morbidité et de létalité et des signes cliniques variables.

C'est une maladie d'importance majeure pour la filière avicole de par son impact économique. En premier lieu viennent les pertes directes dues à la létalité, qui peuvent être colossales. Dans certaines régions du monde, la maladie peut même constituer une menace pour la sécurité alimentaire des populations humaines en décimant les élevages familiaux à faible biosécurité. Ensuite viennent les coûts liés à la vaccination et aux mesures de biosécurité qui pèsent lourdement sur les élevages.

Cette maladie est aussi une menace importante pour les élevages d'oiseaux autres que la volaille, notamment zoos et élevages conservatoires, dans lesquels elle peut avoir de graves répercussions. Enfin, c'est aussi une zoonose mineure.

Pour toutes ces raisons, la maladie de Newcastle est répertoriée dans le Code sanitaire pour les animaux terrestres de l'OIE et doit faire l'objet d'une déclaration (80). Elle est aussi considérée comme danger sanitaire de première catégorie en France (81).

## 1. Etiologie

Le virus de la maladie de Newcastle (NDV) est un virus enveloppé appartenant à la famille des *Paramyxoviridae*, à la sous-famille *Avulavirinae*, au genre *Orthoavulavirus* (82). Cette famille de virus à ARN négatif simple brin non segmenté est divisée en huit espèces aviaires, dont l'*Avian orthoavulavirus 1* (AOAV-1) auquel appartient le NDV. Les AOAV-1 sont divisés en deux classes différentes, dénommées classes I et II. Ces classes sont-elles même sous-divisées en génotypes, un seul génotype dans la classe I et vingt génotypes (I à XXI) pour la classe II (103–106). Seuls sont considérés comme étant des virus de la maladie de Newcastle les AOAV-1 hautement pathogènes, quel que soit leur génotype (88,107).

L'ARN génomique de 15 à 16 kpb code pour six protéines : la nucléoprotéine (N), la phosphoprotéine (P), la protéine de matrice (M), la protéine de fusion (F), l'hémagglutinine-neuraminidase (HN) et la polymérase (L) (Figure 8). Le virus est pléomorphe. Le plus souvent, les particules virales sont rondes ou ovoïdes et mesurent de 120 à 170 nm. Il existe aussi des particules virales filamenteuses mesurant de 8 à 10 nm.

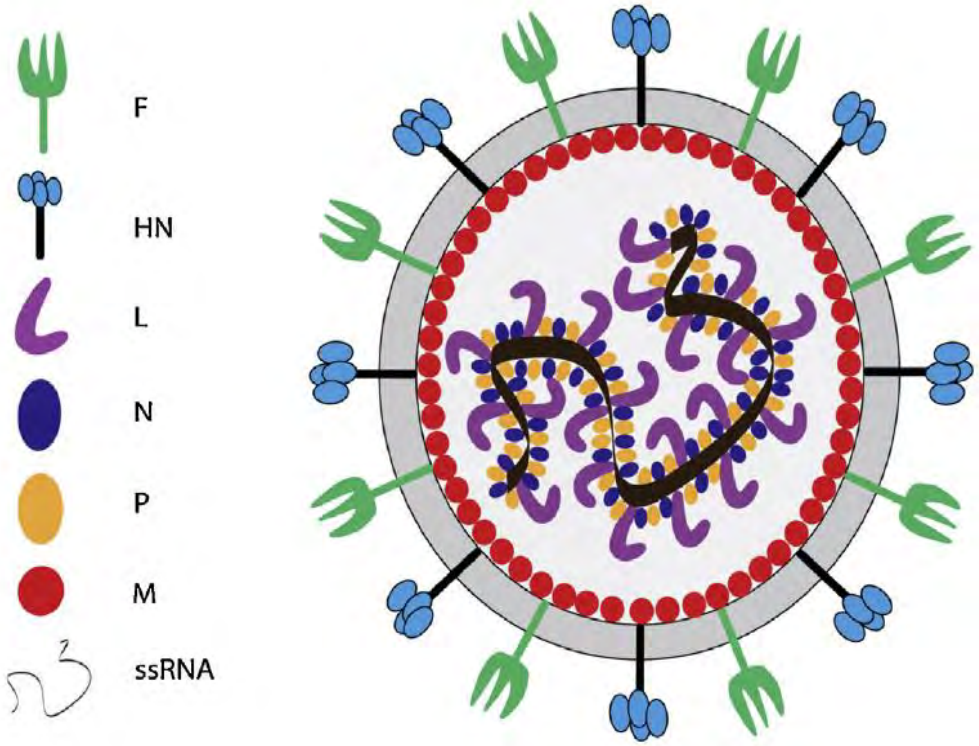



Figure 8. Structure schématique du virus de la maladie de Newcastle. F = protéine de fusion, HN = hémagglutinine-neuraminidase, L = polymérase, N= nucléoprotéine, P= phosphoprotéine, M = protéine de matrice, ssRNA = ARN simple brin. Source : Newcastle disease virus: Current status and our understanding (108).

L'hémagglutinine-neuraminidase virale permet l'attachement du virus aux récepteurs de la cellule hôte et active la protéine de fusion. Cette activation permet la fusion du virus à la membrane plasmique et l'entrée de la nucléoprotéine dans la cellule hôte. La réplication virale a lieu entièrement dans le cytoplasme cellulaire. Elle commence dès que la polymérase est libérée dans le cytoplasme. Les gènes viraux sont traduits en protéines puis le génome est répliqué. La protéine HN synthétisée est transportée à la surface de la cellule hôte et intégrée à la membrane cellulaire. Enfin, protéines et génome viraux se rassemblent, migrent vers la portion membranaire contenant la protéine HN et les nouveaux virions quittent la cellule par bourgeonnement (111).

Jusqu'à très récemment, on classifiait les AOAV-1 en fonction de leur pouvoir pathogène avec dans l'ordre croissant, les souches lentogènes, les souches mésogènes et les souches vélogènes. Cette classification est aujourd'hui désuète, on préférera parler de souches faiblement pathogènes et de souches hautement pathogènes (NDV à proprement parler) définies sur la base d'un indice de pathogénicité et en premier lieu de critères moléculaires.

L'infectiosité et le pouvoir pathogène du virus dépendent de la capacité de clivage et d'activation de la protéine de fusion F. Comme pour l'influenza aviaire, chez les souches hautement pathogènes, ce site de clivage est constitué de plusieurs résidus basiques (et d'un résidu Phénylalanine en position 117) et est reconnu par toutes les protéases cellulaires.

En revanche, chez les souches faiblement pathogènes, le site de clivage est monobasique et n'est reconnu que par les protéases de types trypsine, présentes notamment dans les cellules épithéliales.

Une fois le virus isolé, son pouvoir pathogène est déterminé par un test *in vivo* consistant à inoculer le virus par voie intracérébrale à des poussins de un jour et à mesurer l'indice de pathogénicité intracérébral (IPIC) au cours des huit jours post-infection. Si cet indice atteint 0,7 ou plus, le virus est considéré comme hautement pathogène. Le séquençage du site de clivage de la protéine de fusion pour mettre en évidence le nombre d'acides aminés basiques permet aussi de déterminer le caractère hautement pathogène.

## 2. Epidémiologie

Le NDV a été mis en évidence chez 241 espèces d'oiseaux appartenant à 27 des 40 ordres existants. Il est communément admis que toutes les espèces d'oiseaux sont sensibles au virus. En revanche, la sévérité de l'infection dépend fortement de l'espèce considérée (34).

On distingue couramment deux populations réservoirs : les oiseaux d'eau migrateurs, chez qui les souches isolées sont généralement faiblement pathogènes pour la volaille (39) et les colombidés, porteurs des variants « pigeon » de AOAV-1 (appelé aussi pigeon paramyxovirus type 1 ou PPMV-1), virus appartenant à la Classe II et aux génotypes VI et XXI (40). C'est le cas notamment des populations de cormorans à aigrette (*Phalacrocorax auritus*) en Amérique du Nord et de pigeons biset (*Columba livia*) à l'échelle mondiale, reconnues comme réservoirs de souches virulentes (109). Ces deux espèces sont d'ailleurs les seules espèces sauvages chez lesquelles des épizooties ont été décrites (88). Les souches hautement pathogènes sont aussi régulièrement détectées chez des galliformes et des passereaux.

## 3. Distribution

La maladie de Newcastle est présente à l'échelle mondiale mais les données concernant les souches circulantes et les espèces hôtes sont parcellaires. Elle est endémique dans le compartiment domestique en Afrique, au Moyen-Orient, en Asie, en Amérique Centrale et en Amérique du Sud. Dans les zones plus développées comme l'Europe et l'Amérique du Nord, des épizooties sporadiques sont encore observées malgré l'utilisation largement répandue de la vaccination. On note une spécificité géographique de certains génotypes (105). Le rôle des oiseaux migrateurs dans la dissémination du virus a aussi été largement étudié (110).

## 4. Transmission

La transmission est majoritairement horizontale. Le virus se réplique dans les tractus respiratoire et/ou digestif et est ensuite excrété par voie aérogène et/ou fécale. La transmission est donc directe d'individu à individu par inhalation d'aérosols ou indirecte par ingestion de nourriture ou d'eau contaminée par des matières fécales. Le mode d'excrétion majoritaire est variable selon le tropisme de la souche infectante.

Le virus peut aussi être introduit *via* le matériel, le personnel ou l'aliment puisqu'il est assez résistant et peut persister dans l'environnement pendant des mois si les conditions environnementales sont adéquates (matières organiques, températures basses, humidité).

Enfin, une transmission verticale est aussi possible. Même si les œufs infectés ne vont pas toujours jusqu'à éclosion, ils peuvent contaminer l'ensemble des poussins éclos s'ils viennent à être cassés dans le couvoir.

## 5. Signes cliniques

La période d'incubation est de cinq à sept jours chez la volaille et la période d'expression clinique est courte, d'un à deux jours pour les souches les plus virulentes. Les signes cliniques dépendent à la fois du pouvoir pathogène du virus et de la sensibilité de l'hôte. On distingue classiquement cinq pathotypes différents chez les AOAV-1, d'après les signes cliniques engendrés :

- Des virus hautement pathogènes viscérotropes, associés à des troubles digestifs et à une létalité élevée (jusqu'à 100%) ;
- Des virus hautement pathogènes neurotropes, associés à des troubles respiratoires et nerveux et à une létalité élevée (jusqu'à 100%) ;
- Des virus de pathogénicité intermédiaire, associés à des troubles respiratoires et nerveux mais n'engendrant qu'une faible létalité chez les adultes (mais jusqu'à 50% chez les juvéniles) ;
- Des virus faiblement pathogènes, n'induisant que peu ou pas de signes cliniques.

Néanmoins, cette distinction n'est pas toujours aussi claire et les signes cliniques observés peuvent être variables au sein de chaque groupe. Mises à part les différences de pathogénicité, le tableau clinique est aussi nuancé par des variations de sensibilité chez l'espèce hôte. Ainsi, les canards et les oies semblent être résistants aux virus hautement pathogènes pour le poulet. De même, les virus isolés chez les colombidés ne sont pathogènes chez le poulet qu'après un certain temps d'adaptation chez cette espèce.

En règle générale chez la volaille, les souches faiblement pathogènes causent des troubles respiratoires légers et transitoires associés à un retard de croissance. Les souches de pathogénicité intermédiaire causent chez l'adulte des troubles généraux (dépression, anorexie, arrêt de la ponte chez les pondeuses) ainsi que des troubles respiratoires et nerveux chez certains individus. Chez les juvéniles, la létalité peut atteindre 50% et s'accompagne de troubles respiratoires marqués et de troubles nerveux centraux.

Les souches hautement pathogènes causent jusqu'à 100% de létalité. Elle s'accompagne de troubles respiratoires (dyspnée), digestifs (diarrhée) et nerveux (paralysie) aigus. On observe des lésions hémorragiques sur la trachée, le gésier, l'intestin. L'infection est le plus souvent asymptomatique chez les oiseaux sauvages.

## 6. Diagnostic

Les signes cliniques permettent de suspecter la maladie de Newcastle mais seuls des examens complémentaires permettent d'établir un diagnostic de certitude (107). Sur animaux vivants les échantillons de choix pour le diagnostic sont les écouvillons cloacaux et trachéaux. Sur animaux morts, en plus des écouvillons, les échantillons de choix sont les prélèvements de trachée, de poumons, de sacs aériens, de rate, de cerveau, de foie, de cœur ainsi que du contenu intestinal.

Sur ces échantillons, le diagnostic est généralement réalisé par culture et isolement du virus et/ou par détection du virus par RT-PCR. La culture du virus est réalisée sur œufs de poule embryonnés incubés pendant neuf à onze jours. Le liquide allantoïque est ensuite testé pour la présence d'hémagglutinine. En cas de résultat positif, le test d'inhibition de l'hémagglutination (IHA) avec des anticorps spécifiques d'AOAV-1 permet de typer le virus. La RT-PCR cible des régions conservées du génome, comme le gène de matrice, de nucléoprotéine ou de protéine de fusion. Le diagnostic sérologique peut aussi être utilisé. On privilégie classiquement des tests d'inhibition de l'hémagglutination et ELISA.

## 7. Traitement et contrôle

Il n'existe aucun traitement médical contre la maladie de Newcastle.

Chez la volaille, la stratégie de contrôle passe à la fois par l'isolement et l'élimination des oiseaux infectés et par la prophylaxie sanitaire et médicale. L'objectif de la prophylaxie sanitaire est d'empêcher l'infection des volailles sensibles. Elle passe par le contrôle strict des flux de matériel, de personnel, d'aliment, d'oiseaux, par le nettoyage et la désinfection du matériel et des bâtiments et par la limitation des contacts entre la faune sauvage et les oiseaux captifs. L'objectif de la prophylaxie médicale *via* la vaccination est de limiter le risque d'infection et de transmission mais aussi de limiter l'expression clinique et la létalité. La politique de vaccination varie en fonction de la zone géographique considérée. Dans les zones où le virus circule de façon endémique, la vaccination a pour but de diminuer la pression d'infection alors que dans les zones où il est absent, notamment en Europe, elle a pour but une protection totale. Il existe trois types de vaccins, des vaccins inactivés, des vaccins vivants atténués et des vaccins vectorisés. L'utilisation de vaccins vivants pose néanmoins le problème du passage de souches vaccinales de la volaille à l'avifaune sauvage et de leur potentielle réversion (111–113).

# B. Outarde houbara et élevage

## I. Outarde houbara

Il existe 26 espèces d'outardes appartenant à l'ordre des otidiformes et à la famille des otididés (75). L'Outarde houbara est un oiseau paleartique appartenant au genre *Chlamydotis*. Longtemps considéré comme ne comprenant qu'une seule espèce subdivisée en trois sous espèces, le genre *Chlamydotis* est depuis 2014, scindé en deux espèces distinctes, sur la base de critères génétiques et comportementaux : l'Outarde houbara asiatique ou Outarde de Macqueen (*Chlamydotis macqueenii*) et l'Outarde houbara nord-africaine (*Chlamydotis undulata*), elle-même divisée en deux sous-espèces, *Chlamydotis undulata undulata* et *Chlamydotis undulata fuerteventurae* (114). *Chlamydotis macqueenii* est présente de la vallée du Nil en Egypte jusqu'au désert de Gobi en Chine. *Chlamydotis undulata undulata* est, elle, présente de la Mauritanie à l'Egypte alors que *Chlamydotis undulata fuerteventurae* est endémique des îles Canaries (Figure 9).

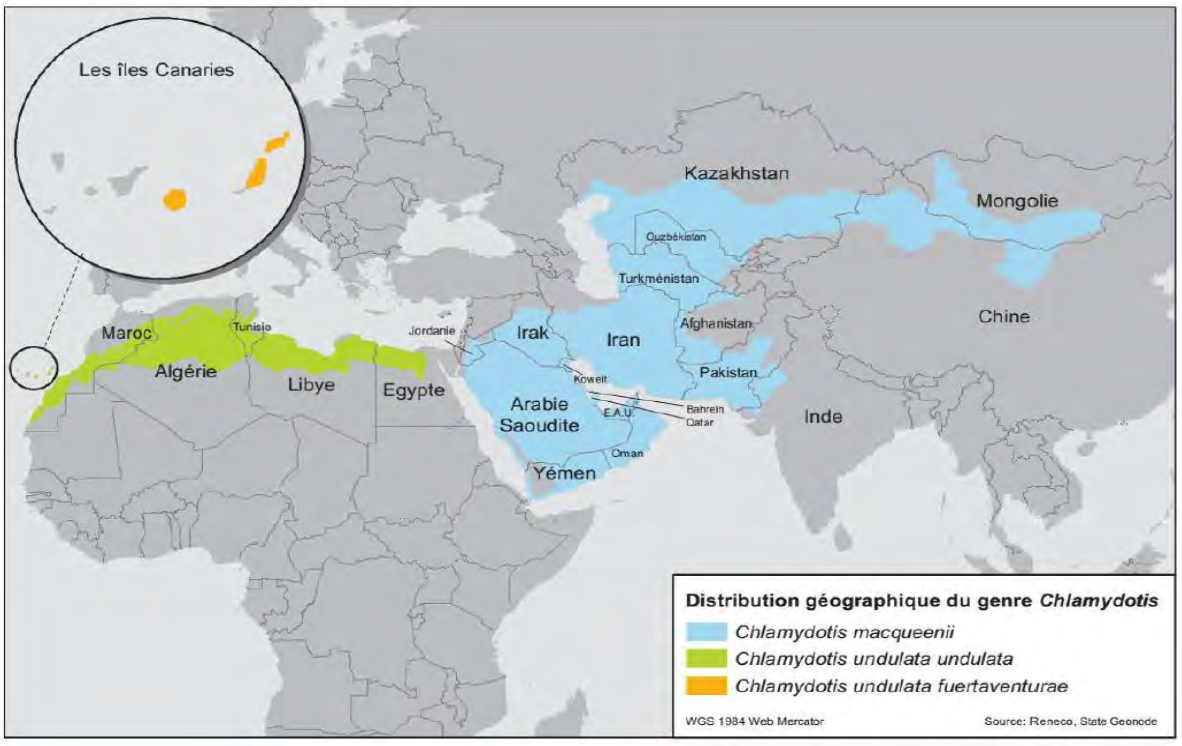



Figure 9. Aire de répartition de *Chlamydotis macqueenii* et de *Chlamydotis undulata*. Crédits : Reneco.

Dans la suite du manuscrit, les termes « outarde » ou « outarde houbara » font référence aux deux espèces, sauf mention contraire.

L'Outarde houbara est une outarde de taille moyenne avec un corps élancé. Elle présente un plumage assez pâle de couleur sable, moucheté de points noirs (Figure 10). Il existe un dimorphisme sexuel. Le mâle, plus imposant que la femelle, présente des plumes érectiles noires de chaque côté du cou jusqu'à la poitrine ainsi que des plumes érectiles blanches sur le sommet de la tête. La femelle mesure de 55 à 65 centimètres et pèse de 1200 à 1900 grammes. Le mâle mesure lui de 65 à 75 centimètres et pèse de 1800 à 2400 grammes. L'espérance de vie moyenne dans la nature est d'une quinzaine d'années.



Figure 10. Outarde houbara nord-africaine femelle adulte (*Chlamydotis undulata*) à gauche et outarde houbara asiatique femelle adulte (*Chlamydotis macqueenii*) à droite.
Crédits : Y. Hingrat et IFHC.

L'Outarde houbara est un oiseau grégaire, notamment hors saison de reproduction, formant alors de petits groupes de deux à dix individus (115). Son comportement migrateur dépend de l'espèce considérée. L'Outarde houbara nord-africaine est une espèce majoritairement sédentaire. Néanmoins les femelles adultes peuvent parcourir des centaines de kilomètres entre les sites de reproduction et les sites d'hivernage distants. Les mâles quant à eux sont plus sédentaires. Ainsi l'espèce présente une migration dite partielle et différentielle (116). L'Outarde houbara asiatique est une espèce à migration partielle. Les populations qui se reproduisent en Asie Centrale et en Asie (Chine et Mongolie) sont strictement migratrices (117,118). Les populations de l'ouest et du centre du Kazakhstan hivernent en Iran, en Irak et au nord de l'Arabie Saoudite alors que les populations plus à l'est (est du Kazakhstan, Chine et Mongolie) hivernent en Afghanistan, au Pakistan, en Inde et dans la péninsule arabe. Les populations résidentes se distribuaient historiquement du Sinaï (Egypte) au Balûchistân (Pakistan), ainsi que dans la péninsule Arabe. Aujourd'hui quelques populations relictuelles persistent au Sinaï, au Balûchistân, en Oman, au sud de l'Iran et au Yémen, ou ont été réintroduites en Arabie Saoudite et aux Emirats Arabes Unis. Ainsi, populations migratrices et sédentaires coexistent dans ces régions pendant l'hivernage.

L’Outarde houbara est un oiseau omnivore opportuniste qui se nourrit d’une grande variété d’invertébrés et de végétaux mais aussi parfois de petits vertébrés (reptiles, rongeurs) (119–121). Elle s’adapte aux variations locales et saisonnières de la disponibilité des ressources (122,123). Il n’est pas rare d’en observer dans les zones agricoles lorsque les ressources viennent à manquer (124,125).

Le système socio-sexuel de l’Outarde houbara est de type lek diffus (116,126,127). Les mâles se regroupent dans une zone, tout en gardant une certaine distance entre eux et paradent de façon assez spectaculaire en trottinant avec la tête en arrière toutes plumes hérissées (Figure 11). Les femelles visitent les mâles et choisissent ceux qui fertiliseront leurs œufs. La femelle s’occupe seule de l’élevage des jeunes.



Figure 11. Mâle de *Chlamydotis undulata* en parade. Crédits : IFHC.

La saison de reproduction est longue et varie selon l’espèce et la zone géographique. De manière générale, les mâles commencent à parader en janvier et les femelles commencent à pondre quelques semaines plus tard. La ponte s’étale de février à juin pour l’espèce nord-africaine (126) alors qu’elle est plus courte pour l’espèce asiatique, de mars à mai. Le nid est une simple cuvette creusée à même le sol par l’oiseau, souvent à proximité d’un buisson (Figure 12). La ponte est généralement composée de deux à trois œufs chez l’espèce nord-africaine et de trois à quatre œufs pour l’espèce asiatique (128). La femelle couve seule pendant 22 à 24 jours (126). Les poussins nidifuges sont ensuite nourris avec des insectes par la mère pendant plusieurs jours. Ils restent avec elle entre deux et trois mois bien qu’étant capables d’effectuer de petits vols au bout d’un mois (128).



Figure 12. Nid de *Chlamydotis macqueenii* avec deux œufs, NARC, printemps 2017. Crédits : J. Hirschinger.

L'Outarde houbara est un oiseau inféodé aux environnements désertiques. On la retrouve dans l'ensemble des régions arides à semi arides de son aire de répartition, des plaines côtières aux hauts plateaux en passant par les déserts et les steppes. Elle a tendance à fuir la présence de l'Homme (124,129,130).

Les tailles de populations de ces deux espèces sont peu connues et difficilement estimables. Néanmoins, selon BirdLife International, la population d'outardes houbara nord-africaines était de 20000 à 50000 individus (13000 à 33000 individus reproducteurs) en 2016. L'espèce est en déclin depuis le début des année 1990, déclin estimé à environ 25% entre 1984 et 2004 (131). Mais ce taux a très vraisemblablement diminué et la tendance s'est peut-être même inversée depuis quelques années. Ainsi, les dernières études menées dans l'Oriental marocain montrent que le programme de renforcement mis en place a un effet positif sur la dynamique de population, permettant notamment l'arrêt du déclin (132). Selon BirdLife International, la population d'outardes houbara asiatiques est de 50000 à 100000 individus (33000 à 67000 individus reproducteurs), dont plus de 50% localisés au sud du Kazakhstan. L'espèce est elle aussi globalement en déclin, estimé entre 26 et 36% entre 2000 et 2009 au Kazakhstan (133). Néanmoins, depuis quelques années les populations semblent s'être stabilisées dans certaines régions et on peut être même augmentées. Les deux espèces restent actuellement catégorisées comme Vulnérable sur la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) (131,133) et figurent en annexe 1 de la Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvage menacées d'extinction (CITES) car la tendance est difficile à évaluer.

Le déclin généralisé de l'Outarde houbara s'explique par de multiples facteurs au premier rang desquels figurent la dégradation de l'habitat (urbanisation et intensification de l'agriculture), la chasse non régulée et le braconnage (134,135). La chasse au faucon, pratiquée depuis des siècles par les peuples arabes, est une tradition forte dans les pays du Golfe où l'outarde est le gibier de prédilection. L'intensification de cette chasse, grâce à la modernisation des moyens logistiques, en fait la principale menace pour les populations d'outardes (114,136,137). De plus, elle implique une augmentation de la demande en outardes nécessaire à l'entrainement des faucons qui se traduit par le braconnage et le trafic de ces oiseaux, notamment au Pakistan et en Iran. Chasse et braconnage seraient responsables de plus de 70% de la mortalité observée sur certaines zones d'hivernage (138). Enfin, la dégradation de l'habitat, *via* la diminution des ressources disponibles engendrée par le surpâturage ou la diminution du couvert végétal ou *via* le dérangement des femelles nicheuses, a également un impact conséquent sur les populations d'outardes (139).

# II. Elevage conservatoire d'outardes houbara aux Emirats Arabes Unis

## 1. Acteurs

Face au déclin des populations sauvages, des programmes de conservation ont été mis en place depuis la fin des années 1980. Le premier élevage conservatoire, le National Wildlife Research Center (NWRC) a été créé en 1986 en Arabie Saoudite et d'autres ont suivi ensuite en Afrique du Nord, au Moyen Orient et en Asie centrale. Dans le but de fédérer les efforts de conservation, l'International Fund for Houbara Conservation (IFHC, http://www.houbarafund.org) a vu le jour en 2006 sous l'impulsion de son Excellence Sheikh Khalifa bin Zayed al Nahyan, président des Emirats Arabes Unis. Ses objectifs sont les suivants :

- Etablir un réseau de projets de conservation dédiés à la préservation de l'Outarde houbara en captivite et dans son habitat naturel et assurer leur maintient sur le long terme au travers de collaborations internationales ;
- Contribuer à une gestion raisonnée de l'espèce tout en participant au développement social, économique et environnemental des pays de son aire de répartition.

L'IFHC s'est ainsi fixé pour mission de régénérer et de conserver les populations d'outardes houbara dans le milieu sauvage au travers une politique interventionniste dont le but est de permettre le développement de populations stables et durables au maximum des capacités d'accueil du milieu.

Actuellement, l'IFHC comprend quatre projets :

- Le National Avian Research Center (NARC), fondé en 1989 aux Emirats Arabes Unis ;
- L'Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP), fondé en 1995 au Maroc ;
- Le Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center Kazakhstan (SKHBC-KZ), fondé en 2008 au Kazakhstan ;
- Le Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center Abu Dhabi (SKHBC-AD), fondé en 2012 aux Emirats Arabes Unis.

L'IFHC a confié la supervision de ses projets à la société Reneco International Wildlife Consultants LLC. (http://www.reneco.net/) fondée en 1986, afin d'apporter une expertise technique et scientifique à la conservation de l'Outarde houbara. Ainsi l'ECWP est sous la supervision de Reneco depuis 1996, le SKHBC-KZ depuis 2009, le NARC depuis 2010 et le SKHBC-AD depuis 2012. En plus de ces quatre projets, Reneco gère aussi depuis 2010 l'Emirates Center for Conservation of Houbara (ECCH), fondé en 2007 en Ouzbékistan par son Excellence Sheikh Mohammed bin Rashid al Maktum, prince héritier de Dubaï.

L'étude présentée ici a été menée sur les sites du NARC et du SKHBC-AD aux Emirats Arabes Unis.

Reneco s'efforce de mener, de concert avec l'IFHC, une stratégie cohérente sur l'ensemble des projets dont elle a la charge. Cette stratégie a pour objectif principal le maintien de populations viables compatibles avec la persistance d'une chasse traditionnelle, au travers d'une gestion cohérente des populations (140). Cette stratégie se décompose en quatre grand axes, définis selon les recommandations de l'IUCN (141) :

- Entreprendre des recherches fondamentales et appliquées (sur le terrain et en captivité) pour acquérir les connaissances essentielles sur la biologie et l'écologie des espèces ;
- Maintenir une population captive viable tout en maintenant le potentiel génétique initial et assurer la production d'individus propices aux lâchers ;
- Identifier les zones favorables à la création d'aires protégées et assurer la protection effective des populations ;
- Renforcer les populations existantes par des lâchers réguliers et supplémenter les aires dédiées à la chasse régulée.

Un cinquième axe se rajoute dans les pays où la communauté de fauconniers est importante, consistant à fournir des outardes produites en captivité pour l'entrainement des faucons afin de lutter contre le braconnage et le trafic d'oiseaux sauvages. Depuis leur création, ces différents projets ont permis la production de 188891 outardes houbara nord-africaines et 166740 outardes houbara asiatiques.

## 2. Fonctionnement général

Les projets sont tous conçus sur le même modèle et on y retrouve différentes zones : une zone d'élevage (bâtiments d'élevage, laboratoire, clinique vétérinaire, élevage d'insectes et culture de luzerne, etc.), une zone administrative et logistique (bureaux, entrepôts, ateliers, etc.) et une zone résidentielle et récréative (logements, restaurant, jardins, etc.).

Les bâtiments d'élevage sont eux même regroupés géographiquement et fonctionnellement en unités dédiées à chacune des phases du processus d'élevage. En fonction de l'unité d'élevage et du devenir de l'oiseau, les outardes captives sont hébergées en bâtiments ou à l'extérieur, en cages individuelles ou en volières collectives. Les densités sont aussi fonction de l'unité d'élevage et du devenir de l'oiseau mais restent globalement faibles comparées à celles communément observées en élevage avicole.

Afin de maximiser la reproduction et d'optimiser la diversité génétique, des techniques de reproduction et d'élevage artificiels sont utilisées (142,143). Durant la saison de reproduction, la semence des mâles est collectée et analysée avant d'inséminer les femelles. Les œufs sont ensuite collectés et incubés artificiellement afin de provoquer une ponte de remplacement. Les poussins sont ensuite élevés à la main selon deux protocoles différents selon leur devenir :

- Oiseaux destinés à être lâchés
    - pour le renforcement des populations sauvages: l'objectif est de permettre l'acquisition d'un comportement sauvage, notamment la recherche de nourriture et l'habituation au manque d'eau, afin de maximiser le taux de survie après le lâcher qui s'effectue entre les âges de trois mois et un an. Ces oiseaux sont élevés en volières extérieures par petits groupes (de 12 à 24 individus par volière) avec des contacts humains réduits au minimum.
    - pour la chasse ou l'entrainement des faucons : les oiseaux sont élevés selon le même protocole mais peuvent, selon les besoins, être maintenus en volières pendant plus d'un an. De ce fait, différentes générations peuvent cohabiter pendant plusieurs mois.
- Oiseaux destinés au renouvellement des reproducteurs : l'objectif est d'habituer les oiseaux à la captivité et a l'Homme (imprégnation) et ainsi faciliter la reproduction artificielle. Ces oiseaux sont élevés en cage individuelle, à l'extérieur ou à l'intérieur en fonction des conditions météorologiques.

# 3. Sites du NARC et du SKHBC-AD

Les deux sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD sont situés dans l'émirat d'Abu Dhabi aux Emirats Arabes Unis, à dix kilomètres au sud du plus proche village, Sweihan (Figure 3).

Le NARC (N24.39600 E55.43630) est une enceinte fermée de 4000 hectares (Figure 13). Le site d'élevage en lui-même, construit dans un reg, ne représente que 360 hectares. Les abords des différents bâtiments, des allées et des clôtures sont plantés de différentes essences d'arbres et de buissons (*Phoenix dactylifera, Prosopis cineraria, Salvadora persica, Ziziphus spina-christi*) irrigués artificiellement (Figure 14). On trouve aussi des jardins plantés de gazon et de différentes essences de plantes ornementales exotiques. Le reste de l'enceinte est une vaste étendue de dunes de sables entrecoupées de regs sur laquelle pousse une végétation clairsemée composée de buissons et de plantes basses (*Cornulaca monocantha, Cyperus conglomeratus, Dipterygium glaucum, Haloxylon salicornicum, Paniculum turgidum, Tribulus omanense, Zygophyllum* sp.).



Figure 13. Vue aérienne du NARC. Crédits : IFHC.



Figure 14. Détail des allées végétalisées du NARC. Crédit : J. Delannoy

Le SKHBC-AD (N24.35389 E55.44333) est une enceinte fermée de 620 hectares, elle-même incluse dans une enceinte de 2440 hectares utilisée comme palmeraie et réserve de faune sauvage (Figure 15). La majeure partie du site d'élevage est un reg sur lequel sont construits les différents bâtiments mais les zones végétalisées sont bien plus importantes qu'au NARC.

On retrouve les mêmes allées plantées d'arbres irrigués mais on trouve aussi des zones de forêt artificielle, plantées de différentes variétés d'arbres et de buissons (*Leptadenia pyrotechnica, Prosopis cineraria, Salvadora persica, Ziziphus spina-christi*) (Figure 16).



Figure 15. Vue aérienne du SKHBC-AD. Crédits : IFHC.



Figure 16. Détail des zones de forêt artificielle du SKHBC-AD. Crédit : J. Delannoy

Les deux sites sont situés à environ 80 kilomètres de la côte, 110 kilomètres d'Abu Dhabi, 90 kilomètres de Dubai, 30 kilomètres d'Al Ain et seulement 13 kilomètres de l'agglomération la plus proche, Sweihan. Ils sont distants de cinq kilomètres et sont reliés par une route bordée d'arbres et de buissons irrigués. Entre les deux sites et tout autour, l'environnement est majoritairement constitué de dunes de sable et de regs. Néanmoins, de nombreux sites anthropisés sont présents à proximité immédiate, notamment des sites d'élevage de bétail et de volaille, et des exploitations agricoles (Figure 24. *Sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD (périmètres verts) et site environnants (points blancs et rouges) au sein du périmètre de 15 kilomètres (périmètre bleu). Les sites environnants signalés en rouge correspondant à des fermes avicoles. L'étoile noire correspond à l'agglomération de Sweihan. Crédits : Reneco.*). La mise en défens des sites et les modifications anthropiques apportées, notamment les plantations ornementales et l'irrigation, permettent à la végétation de se développer de manière importante ce qui fournit ressources et refuge à une multitude d'espèces animales sauvages.

# 4. Enjeux sanitaires et gestion

Depuis le premier projet fondé en 1986, de nombreuses affections ont été décrites chez l'Outarde houbara captive (63,74,144–152). Il est ainsi admis que, dans des conditions d'élevage adéquates, les outardes captives sont plus susceptibles de présenter des traumatismes et des affections métaboliques que des maladies infectieuses.

Néanmoins, en 2018, les maladies infectieuses représentaient 38% des diagnostics ante-mortem et 62% des diagnostics post-mortem au NARC. Ces taux étaient respectivement de 37 et 72% chez les juvéniles et 39 et 52% chez les adultes. Au SKHBC-AD, ces taux étaient respectivement de 37 et 63% dans la population totale, de 34 et 55% chez les juvéniles et de 40 et 71% chez les adultes. Parmi les maladies infectieuses, une grande majorité était imputables à des infections bactériennes secondaires. Les infections primaires, bactériennes ou virales, étaient relativement rares.

Ces maladies infectieuses peuvent provoquer occasionnellement une morbidité et une létalité importantes chez les outardes captives et engendrer un risque non négligeable pour les projets de conservation. Ainsi, quelques épisodes infectieux notables ont eu lieu au NARC et au SKHBC-AD lors des dernières années :

- Avipoxvirose en 2010 ;
- Salmonellose à *Salmonella* Arizonae en 2011 ;
- Salmonellose à *Salmonella* Enteritidis en 2012 ;
- Collibacillose à *Escherichia coli* hautement pathogène en 2013 ;
- Influenza aviaire faiblement pathogène due à un sous-type H9N2 en 2015 et 2017 ;
- Maladie de Newcastle en 2018.

Certains de ces épisodes ont fortement questionné le rôle de l'avifaune sauvage dans l'introduction des agents pathogènes impliqués. En effet, la grande diversité des souches virales ou bactériennes détectées laisse supposer des introductions multiples potentiellement liées au compartiment sauvage (153).

Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que les autres sources potentielles d'introduction (dissémination par liens de filières ou facteurs anthropiques) sont étroitement contrôlées.

En effet, l'aliment et l'eau, seuls intrants des sites, sont méticuleusement et régulièrement analysés avant distribution aux outardes captives tandis que le personnel qui travaille sur les sites est dans l'immense majorité logé sur place et n'a donc aucun contact avec d'autres structures d'élevage. Les véhicules extérieurs quant à eux sont méticuleusement désinfectés avant leur entrée sur les sites et des règles de biosécurité strictes sont imposées aux visiteurs extérieurs.

Afin de prévenir l'apparition de tels épisodes infectieux, la stratégie sanitaire en vigueur sur les différents projets s'appuie sur deux axes principaux : l'épidémiosurveillance et la prophylaxie.

L'épidémiosurveillance a pour objectif d'évaluer les risques sanitaires auxquels sont exposés les élevages, de détecter précocement l'apparition de maladies et de démontrer l'absence ou à défaut de quantifier l'importance de certaines affections dans les élevages. Ainsi, de nombreux échantillons sont collectés et analysés à la fois chez les oiseaux captifs, dans l'environnement et chez l'avifaune sauvage. Cet axe s'appuie sur différents outils :

- le dépistage et la surveillance évènementielle des principales maladies infectieuses de l'Outarde houbara (influenza aviaire, maladie de Newcastle, variole aviaire, colibacillose, salmonellose, mycoplasmose, etc.) ;
- une veille sanitaire non spécifique basée sur l'analyse des bases de données et le calcul des différents indicateurs épidémiologiques (taux de morbidité et létalité) ;
- les laboratoires de diagnostic *in situ* et les laboratoires partenaires pour la réalisation des analyses et l'exploration des anomalies détectées.

Cette épidémiosurveillance passe notamment par la mise en place et le dépistage de cohortes d'oiseaux sentinelles. Ainsi, un certain nombre d'oiseaux non vaccinés sont élevés dans les mêmes conditions que leurs congénères vaccinés et font régulièrement l'objet de prélèvements sanguins pour la recherche de différents agents pathogènes. Le tableau ci-dessous présente les résultats obtenus dans le cadre du dépistage des oiseaux sentinelles pour la période 2015-2017 sur les sites du NARC et du SKHBC-AD (Tableau 1).

L'épidémiosurveillance concerne aussi dans une moindre mesure l'avifaune sauvage. Ainsi, lors de l'année 2015, une surveillance active de l'avifaune sauvage a été réalisée à travers la capture régulière et le dépistage de petites cohortes d'oiseaux sauvages. Toutefois, par manque de recul sur les espèces devant être l'objet de la surveillance et en l'absence de protocole bien établi, cette surveillance active a été abandonnée au profit d'une surveillance passive passant par la collecte et le dépistage des carcasses d'oiseaux sauvages trouvés morts sur les sites. Malheureusement, en raison de l'état de dessiccation avancée de la majorité des carcasses collectées, il a été choisi de mettre un terme à cette surveillance dans les premiers mois de ce projet de recherche.

Le second axe de la stratégie sanitaire, la prophylaxie, a pour but de limiter l'introduction, la dissémination et la persistance des agents pathogènes. Elle est elle-même divisée en deux axes : la biosécurité et la prophylaxie médicale. La biosécurité est assurée par l'organisation des bâtiments d'élevage en unités épidémiologiques au sein desquels les oiseaux captifs sont

regroupés par classe d'âge et par devenir. Ces unités sont elles-mêmes divisées en sous-unités permettant leur confinement si besoin. Leur accès est limité et contrôlé. Personnel et matériel sont spécifiques à chaque unité.

Les flux entrants ou sortants (oiseaux, personnel, matériels, déchets) sont contrôlés et le principe de la marche en avant s'applique. Enfin, des protocoles de nettoyage, de désinfection, de lutte contre les nuisibles et de vide sanitaire sont en vigueur, eux-mêmes issus des recommandations internationales (154).

La prophylaxie médicale est basée sur la vaccination contre l'influenza aviaire, la maladie de Newcastle et la variole aviaire ainsi que sur le traitement préventif des helminthoses intestinales. Ainsi, les oiseaux juvéniles reçoivent une primo-vaccination et un traitement antiparasitaire vers l'âge d'un à deux mois. Les individus reproducteurs juvéniles et adultes reçoivent un rappel annuel. La vaccination contre l'influenza aviaire se base sur une double vaccination : le vaccin Gallimune 208 (souche H9N2 faiblement pathogène inactivée) avec une primo-vaccination à 10 jours et un rappel à 30 jours et le vaccin Volvac AI (souche H5N2 hautement pathogène inactivée) avec une primo-vaccination à 30 jours et un rappel à 60 jours. La vaccination contre la maladie de Newcastle utilise elle aussi le vaccin Gallimune 208 (souche Ulster 2C inactivée) avec une primo-vaccination à 10 jours et un rappel à 30 jours. La vaccination contre la variole aviaire utilise le vaccin vivant atténué Poulvac P Canary (souche KP1) avec une primo-vaccination à 30 jours et un rappel à 60 jours.



| | AIV H5 | | | AIV H7 | | | AIV H9 | | | AOAV-1 | | | *M. gallisepticum* | | | *M. synoviae* | | | *S. pullorum/gallinarum* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | + | p | n | + | p | n | + | p | n | + | p | n | + | p | n | + | p | n | + | p |
| **2015** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Trimestre 1 | 219 | 0 | **0%** [0.0 - 0.8] | 219 | 0 | **0%** [0.0 - 0.8] | / | / | / | 218 | 37 | **18.0%** [13.0 - 24.2] | 217 | 0 | **0%** [0.0 - 0.8] | 217 | 0 | **0%** [0.0 - 0.8] | 217 | 0 | **0%** [0.0 - 0.8] |
| Trimestre 2 | 624 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 621 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | / | / | / | 620 | 51 | **8.1%** [6.0 - 10.9] | 613 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 609 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 619 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] |
| Trimestre 3 | 155 | 0 | **0%** [0.0 - 1.6] | 155 | 0 | **0%** [0.0 - 1.6] | / | / | / | 155 | 0 | **0%** [0.0 - 1.6] | 154 | 0 | **0%** [0.0 - 1.6] | 147 | 0 | **0%** [0.0 - 1.7] | 172 | 0 | **0%** [0.0 - 1.3] |
| Trimestre 4 | 150 | 0 | **0%** [0.0 - 1.7] | 175 | 0 | **0%** [0.0 - 1.3] | 437 | 11 | **1.7%** [0.5 - 3.9] | 184 | 3 | **0.7%** [0.0 - 4.1] | 120 | 0 | **0%** [0.0 - 2.4] | 117 | 0 | **0%** [0.0 - 2.5] | 117 | 0 | **0%** [0.0 - 2.5] |
| Total | 1148 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 1170 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 437 | 11 | **1.7%** [0.5 - 3.9] | 1177 | 91 | **7.6%** [6.0 - 9.4] | 1104 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 1090 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 1125 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] |
| **2016** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Trimestre 1 | 379 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 375 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 372 | 3 | **0%** [0.0 - 1.5] | 379 | 25 | **6.3%** [3.9 - 9.6] | 365 | 1 | **0%** [0.0 - 0.6] | 361 | 1 | **0%** [0.0 - 0.6] | 350 | 0 | **0%** [0.0 - 0.1] |
| Trimestre 2 | 169 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 169 | 0 | **0%** [0.0 - 1.4] | 274 | 3 | **0.1%** [0.0 - 2.4] | 315 | 69 | **23.5%** [18.8 - 29.0] | 80 | 0 | **0%** [0.0 - 4.0] | 76 | 0 | **0%** [0.0 - 4.3] | 53 | 0 | **0%** [0.0 - 6.8] |
| Trimestre 3 | 200 | 5 | **1.7%** [0.1 - 5.3] | 188 | 0 | **0%** [0.0 - 1.1] | 199 | 6 | **2.3%** [0.0 - 6.1] | 200 | 18 | **9.0%** [5.4 - 14.4] | 54 | 0 | **0%** [0.0 - 6.3] | 54 | 0 | **0%** [0.0 - 6.3] | 54 | 0 | **0%** [0.0 - 6.3] |
| Trimestre 4 | 182 | 0 | **0%** [0.0 - 1.2] | 181 | 0 | **0%** [0.0 - 1.2] | 180 | 0 | **0%** [0.0 - 1.2] | 182 | 15 | **8.1%** [4.6 - 13.7] | 50 | 0 | **0%** [0.0 - 6.9] | 49 | 0 | **0%** [0.0 - 7.0] | 47 | 0 | **0%** [0.0 - 7.4] |
| Total | 930 | 5 | **0%** [0.0 - 0.3] | 913 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 1025 | 12 | **0.2%** [0.0 - 1.2] | 1076 | 127 | **12.1%** [10.1 - 14.5] | 549 | 1 | **0%** [0.0 - 0.0] | 540 | 1 | **0%** [0.0 - 0.0] | 504 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] |
| **2017** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Trimestre 1 | 292 | 0 | **0%** [0.0 - 0.3] | 291 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 289 | 4 | **0.4%** [0.0 - 2.8] | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / |
| Trimestre 2 | 171 | 0 | **0%** [0.0 - 1.4] | 171 | 0 | **0%** [0.0 - 1.4] | 170 | 13 | **7.5%** [4.0 - 13.1] | 141 | 32 | **24.4%** [17.5.0 - 32.9] | / | / | / | / | / | / | / | / | / |
| Trimestre 3 | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / | / |
| Trimestre 4 | 254 | 0 | **0%** [0.0 - 0.6] | 254 | 0 | **0%** [0.0 - 0.6] | 254 | 0 | **0%** [0.0 - 0.6] | 252 | 9 | **2.9%** [1.0 - 6.3] | 73 | 0 | **0%** [0.0 - 4.5] | 73 | 0 | **0%** [0.0 - 4.5] | 73 | 0 | **0%** [0.0 - 4.5] |
| Total | 717 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 716 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 713 | 17 | **1.4%** [0.4 - 2.9] | 393 | 41 | **10.6%** [7.6 - 14.4] | 73 | 0 | **0%** [0.0 - 4.5] | 73 | 0 | **0%** [0.0 - 4.5] | 73 | 0 | **0%** [0.0 - 4.5] |
| **2015-2017** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Total | 2795 | 5 | **0%** [0.0 - 0.0] | 2799 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] | 2175 | 40 | **0.9%** [0.4 - 1.7] | 2646 | 259 | **9.9%** [8.7 - 11.2] | 1726 | 1 | **0%** [0.0 - 0.0] | 1703 | 1 | **0%** [0.0 - 0.0] | 1702 | 0 | **0%** [0.0 - 0.0] |

Tableau 1. Résultats du screening des oiseaux sentinelles sur la période 2015-2017 sur les sites du NARC et du SKHBC-AD. Les tests utilisés sont l'inhibition de l'hémaglutination (AIV et NDV) et le test d'hémaglutination rapide (*Mycoplasma* sp et *Salmonella pullorum/gallinarum*). Les prévalences sont calculées avec Epitools epidemiological calculators (Sergeant, ESG, 2019. Epitools epidemiological calculators. Ausvet Pty Ltd. Available at: https://epitools.ausvet.com.au/) en considérant une sensibilité de 0.9 et une spécificité de 0.99. Les intervalles de confiance à 95% sont présentés. n : effectif, + : échantillons positifs, p : prévalence.

# Deuxième partie : Etude expérimentale

# A. Etude des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage et des sites environnants, de leurs mouvements entre les sites et à l'extérieur et de leurs contacts avec les outardes en captivité

## I. Objectifs

L'interface avifaune captive – avifaune sauvage fait actuellement l'objet d'un intérêt grandissant (28,108). La limitation des contacts entre ces deux compartiments fait partie des mesures de biosécurité en élevage depuis des décennies (154,155). Les nombreuses méthodes de lutte qui ont ainsi vu le jour (abattage, filets protecteurs, dispositifs d'effarouchement) sont souvent couteuses et contraignantes logistiquement parlant et décevantes sur le long terme en raison notamment d'un phénomène d'habituation (156–158).

Pour gagner en efficacité, la prévention des contacts entre l'avifaune sauvage et les oiseaux en captivité doit prendre en compte certaines données écologiques comme la diversité des espèces en présence, leur écologie comportementale et leur démographie. Ainsi, la caractérisation de l'avifaune locale est un prérequis à l'établissement d'un plan de gestion sanitaire efficace (98). Cependant, les rares études consacrées au risque sanitaire représenté par l'avifaune sauvage se sont majoritairement cantonnées à la description des agents pathogènes hébergés par ces populations et peu ou pas à l'écologie de leur transmission (mouvements et contacts avec les populations cibles). Les rares études qui s'y sont attelées ont été menées en zone tempérée dans des contextes dits à haut risque, c'est-à-dire dans des zones où les densités d'oiseaux captifs et/ou d'oiseaux sauvages sont particulièrement élevées (159–163). A notre connaissance, aucune étude de ce type n'a été conduite dans un environnement désertique comme celui de notre étude.

Néanmoins, les milieux désertiques ne sont pas dénués de faune sauvage, ni d'activités agricoles. Or, les activités agricoles comme l'élevage sont reconnues comme étant un important facteur de modification des patterns de distribution de l'avifaune sauvage (49). Elles peuvent conduire, entre autres, à des modifications structurelles (richesse), démographiques (abondance), écologiques (espèces généralistes, synanthropiques) et comportementales (phénologie, modification des routes migratoires) (44–48). Le phénomène est encore accentué en région désertique où un « effet oasis », c'est-à-dire la concentration de ressources dans une zone limitée, provoque l'établissement de communautés florissantes d'oiseaux sauvages à proximité des exploitations agricoles (70–72). C'est le cas des deux sites d'élevage d'outardes houbara de notre étude. Qui plus est, ces deux sites sont situés à proximité de nombreux sites eux aussi très attractifs pour l'avifaune sauvage, et notamment d'élevages de volailles.

Dans cette partie du projet de thèse, nous avons donc voulu décrire les communautés d'oiseaux sauvages présentes sur les deux sites du NARC et du SKHBC-AD et sur les sites environnants. Nous avons ensuite étudié les déplacements des espèces identifiées comme dominantes entre les deux sites d'élevage et vers les sites environnants.

Enfin, nous nous sommes attachés à quantifier et à caractériser les contacts entre oiseaux sauvages et outardes captives au sein des sites d'élevages.

# II. Matériel et méthodes

## 1. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage

### a. Capture - Recapture

Afin de caractériser les communautés d'oiseaux sauvages présentes sur les sites d'élevage, nous avons mis en place un protocole de capture - recapture. Dans le cadre de notre étude, nous avons utilisé principalement deux méthodes de capture : les filets japonais et les pièges en V (Figures 17 et 18). Occasionnellement, d'autres méthodes de capture ont été utilisées (capture sur nid, capture à l'épuisette). Ces deux méthodes de capture principales ont été sélectionnées dans le but de capturer des oiseaux de comportement et d'écologie différents et d'obtenir ainsi un échantillon le plus représentatif possible des populations des deux sites d'élevage.



Figure 17. Filets japonais déployés sur le SKHBC-AD. Crédits : J. Hirschinger.



Figure 18. Piège en V installé sur le site du SKHBC-AD. Le tunnel situé au bas du piège a pour but de permettre l'entrée des oiseaux marcheurs, comme les francolins gris. La couverture présente au sommet du piège n'est pas présente lorsque le piège est armé, elle a ici pour but d'éviter la sortie des oiseaux capturés au moment de la collecte. Noter les gamelles de granulés et d'eau pour l'appâtage. Crédits : J. Hirschinger.

Trois modèles de filets japonais de caractéristiques différentes (longueur, poly/monofilament, maillage) ont été utilisés (Ecotone® Mist Net 716/12, Ecotone® Mist Net 1022/18L and Ecotone® Ultra Thin Mist Nets - M-20/15) pour un total 186 mètres de filets. Ces filets ont été déployés par petits groupes en différents endroits des sites d'élevage dans des zones végétalisées propices à la capture. Au total, 13 stations de capture ont été mise en place sur le site du NARC et 20 sur le site du SKHBC-AD (Figures 19 et 20).

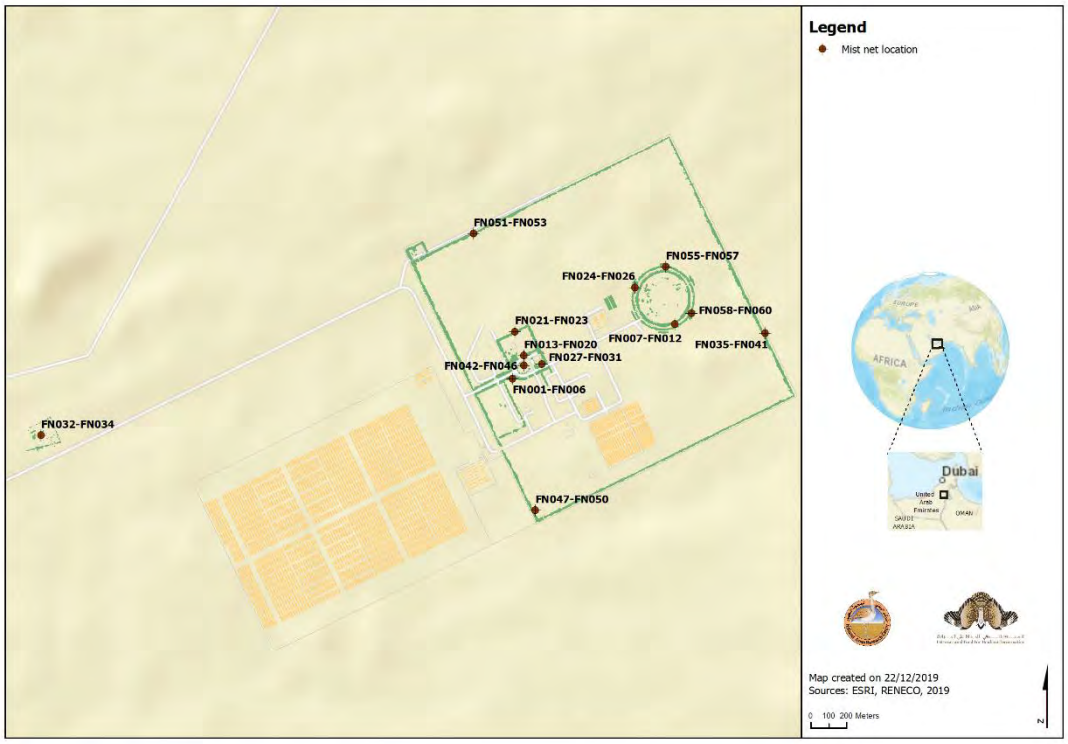



Figure 19. Localisation des 13 stations de capture au filet japonais utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du NARC. Crédits : Reneco.

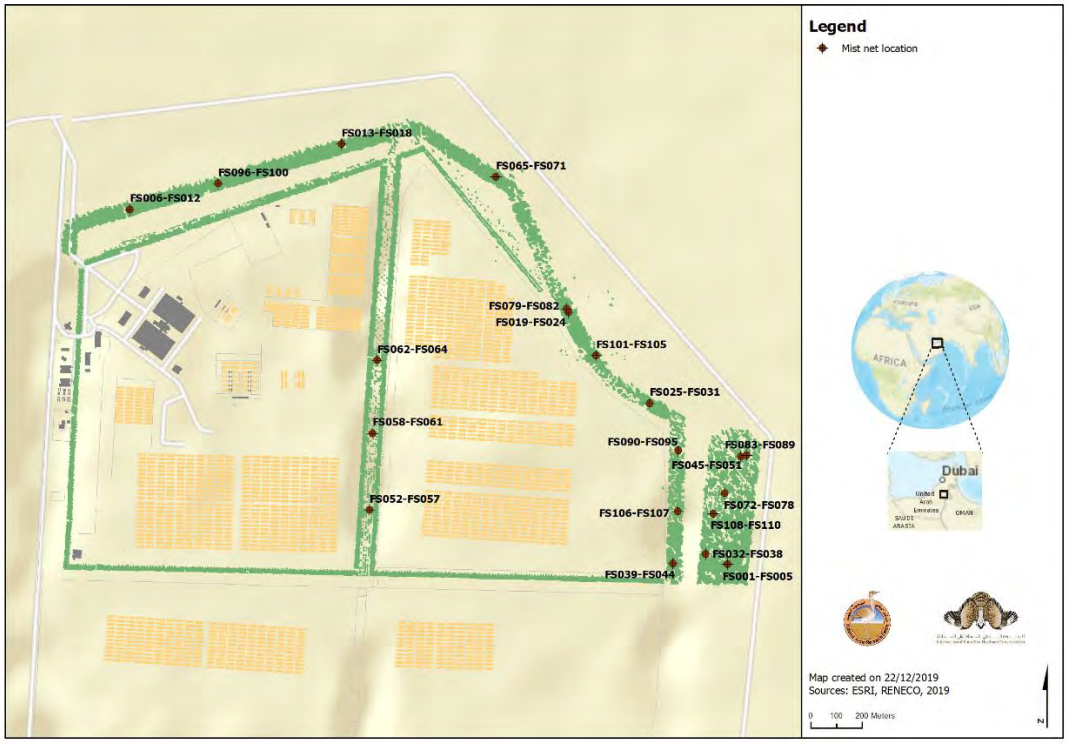



Figure 20. Localisation des 20 stations de capture au filet japonais utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du SKHBC-AD. Crédits : Reneco.

Chaque station de capture était utilisée pendant environ une semaine avant d'être déplacée afin de limiter l'habituation des oiseaux. Certaines stations ont été utilisées une seule fois au cours de l'étude, d'autres à de nombreuses reprises. Lors des évènements de captures, les filets étaient déployés pendant environ quatre heures à partir du lever du soleil et pendant environ deux heures avant la tombée de la nuit. Pendant tout le temps de capture, ils étaient vérifiés toutes les 30 minutes afin de collecter les oiseaux capturés.

Les pièges en V étaient installés à demeure sur les sites du NARC et du SKHBC-AD à proximité des principales zones végétalisées. Les jours d'utilisation, ils étaient appâtés peu après le lever du soleil avec des granulés pour oiseaux et de l'eau disposés au sol dans des gamelles. Les oiseaux capturés étaient ensuite collectés deux fois dans la journée, la première fois en fin de matinée et la deuxième fois en début d'après-midi. Après la deuxième collecte, les pièges étaient désarmés et sécurisés jusqu'à leur prochaine utilisation. Au total, 24 pièges ont été utilisés sur le site du NARC et 23 sur le site du SKHBC-AD (Figures 21 et 22).

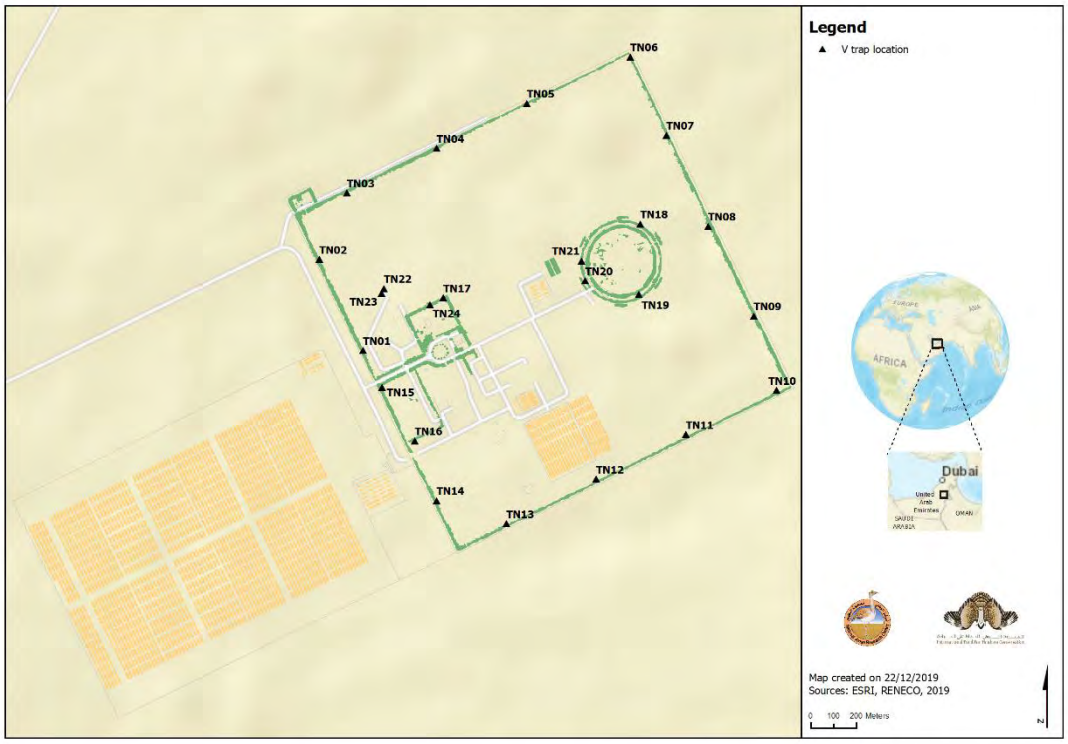



Figure 21. Localisation des pièges en V utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du NARC. Crédits : Reneco.

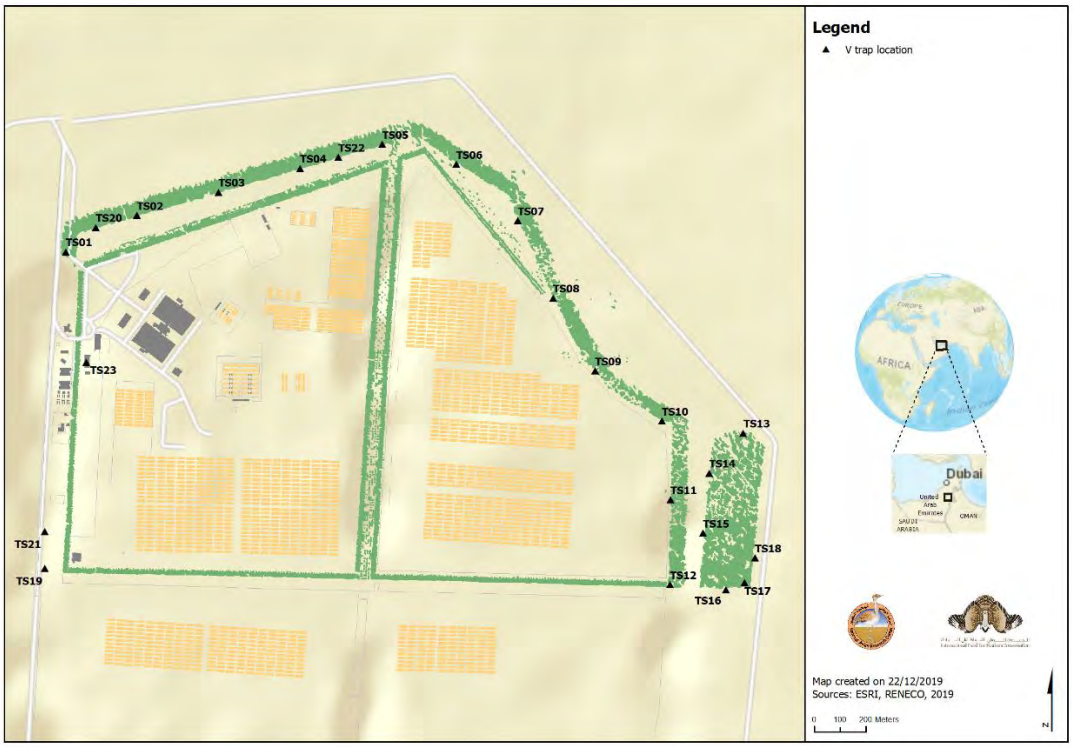



Figure 22. Localisation des pièges en V utilisées entre janvier 2016 et décembre 2017 sur le site du SKHBC-AD. Crédits : Reneco.

Filets et pièges ont été utilisés de janvier 2016 à décembre 2017 au cours de quatre sessions de terrain afin de couvrir l'essentiel des évènements de migration, d'hivernage et de reproduction de la plupart des espèces susceptibles d'utiliser les sites de manière permanente ou occasionnelle. Aucune capture n'a eu lieu pendant les mois d'été afin de minimiser le stress thermique et d'éviter une surmortalité des oiseaux capturés. L'effort de capture déployé a varié au cours du temps afin de libérer du temps pour d'autres tâches, avec une première phase intensive dans le but de capturer un maximum d'individus puis une seconde phase plus modérée dans le but de réaliser un suivi longitudinal des populations. De plus, l'utilisation des filets a progressivement été réduite au profit de l'utilisation des pièges. Au total, les filets japonais et les pièges en V ont respectivement été utilisés lors de 117 et 99 évènements de capture (Tableau 2).

Tableau 2. Méthodes et effort de capture.

| Méthode de capture | Session de capture | Evènements de capture (en jours) | Fréquence |
|---|---|---|---|
| **Filets japonais** | 27 janvier 2016 – 09 juin 2016 | 60 | 4 jours par semaine, 1 semaine sur 2 sur chaque site |
| | 20 septembre 2016 – 13 decembre 2016 | 20 | 2 jours par semaine, 1 semaine sur 2 sur chaque site |
| | 26 janvier 2017 – 21 juin 2017 | 19 | occasionellement |
| | 11 septembre 2017 – 07 decembre 2017 | 18 | occasionellement |
| | **Total** | **117** | / |
| **Pièges en V** | 27 janvier 2016 – 09 juin 2016 | 41 | 2 jours par semaine, 1 semaine sur 2 sur chaque site |
| | 20 septembre 2016 – 13 decembre 2016 | 29 | 2 jours par semaine, 1 semaine sur 2 sur chaque site |
| | 26 janvier 2017 – 21 juin 2017 | 15 | 1 jour par semaine, 1 semaine sur 2 sur chaque site |
| | 11 septembre 2017 – 07 decembre 2017 | 14 | 1 jour par semaine, 1 semaine sur 2 sur chaque site |
| | **Total** | **99** | / |

## b. Manipulation des oiseaux capturés

Les oiseaux capturés étaient maintenus dans des sacs de contention et placés au calme et à l'abri de la chaleur jusqu'à leur manipulation par des opérateurs expérimentés.

Chaque oiseau était ensuite identifié individuellement par une bague métallique Mekanista® gravée avec un code alphanumérique unique apposé sur la patte droite. Il recevait en plus une bague plastique colorée dont la couleur était fonction du site d'élevage (rouge pour le NARC, bleu pour le SKHBC-AD) apposée sur la patte gauche. De plus, chaque oiseau était identifié individuellement par un transpondeur électronique (Passive Integrative Transponder, Cannula 2.6*0.15*40mm TROVAN®) implanté sous la peau dans la région thoracique droite à l'aide d'un applicateur à usage unique (Transponder TROVAN® applicator IDEN®) avec désinfection préalable de la zone à l'alcool. La plaie d'introduction était ensuite refermée avec un point de colle chirurgicale (Vetbond tissue adhesive 3M®) (Figure 23).



Figure 23. Individu de bulbul à oreillons blancs lors de sa recapture sur le site du SKHBC-AD. Noter la bague métallique (patte droite), la bague plastique bleue (patte gauche) et le transpondeur électronique en place (région thoracique droite). Crédits : G. Monchaux.

Une fois identifiée, l'espèce de chaque oiseau était minutieusement notée, tout comme l'âge et le sexe (164,165). Enfin, masse et longueur d'aile pliée étaient mesurées. Le rejet des transpondeurs (après relâcher) observé chez les oiseaux recapturés s'est limitée à 0,6%. La mortalité induite par la manipulation des oiseaux (de la collecte au relâcher) a été de 0,6%.

### c. Estimation des tailles de population des espèces dominantes

Grace aux données de capture-recapture, les tailles de populations des espèces dominantes ont pu être estimées. Ces estimations ont été réalisées à l'aide du logiciel E-Surge (166).

Les données de captures ont été regroupées par mois puis les histoires de vie obtenues ont été analysées au travers la construction de modèles de Markov pour chaque espèce et sur chaque site. Le meilleur modèle a ensuite été sélectionné en fonction de son AIC (Akaike Information Criterion) (167) et la taille de population estimée selon ce modèle.

## 2. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites environnants

Afin de caractériser les communautés d'oiseaux sauvages présentes sur les sites environnants, nous avons mis en place un protocole de comptage.

Dans un premier temps, nous avons cherché à référencer les sites potentiellement attractifs pour l'avifaune sauvage situés à proximité des deux sites d'élevages. Pour ce faire, nous avons d'abord défini un périmètre de 15 kilomètres autour des sites, en accord avec la capacité de dispersion pour la recherche de nourriture connue chez les espèces dominantes (168–175). Dans ce périmètre, nous avons référencé un total de 336 sites anthropisés. Parmi ces sites, nous n'avons conservé que ceux présentant un potentiel attractif pour les oiseaux, soit la présence potentielle de ressources liées à la présence de végétation ou d'une activité d'élevage, c'est-à-dire 55 sites. Au final, en ne conservant que les sites dont l'accès nous a été autorisé, 21 sites ont été inclus dans l'étude (Figure 24). Ces sites correspondaient à des sites d'élevage (bétail ou volaille, n=10), des sites agricoles (petites exploitations agricoles ou vastes champs irrigués, n=9), une parcelle de forêt artificielle et un parc public (Tableau 3).

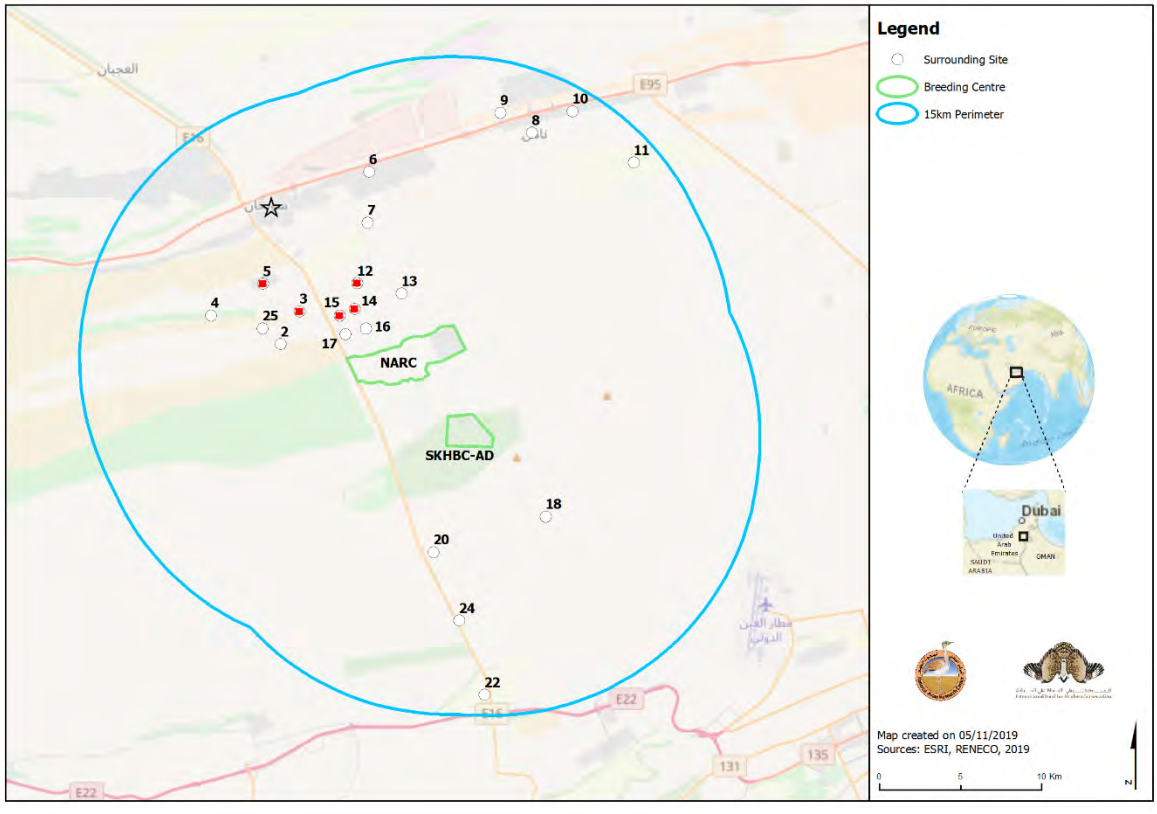



Figure 24. Sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD (périmètres verts) et site environnants (points blancs et rouges) au sein du périmètre de 15 kilomètres (périmètre bleu). Les sites environnants signalés en rouge correspondant à des fermes avicoles. L'étoile noire correspond à l'agglomération de Sweihan. Crédits : Reneco.

Tableau 3. Identifiants des sites environnants et des transects associés et catégories des sites environnants.

| Site | Transects | Catégorie du site |
|---|---|---|
| E2 | T20 | Exploitation agricole |
| E3 | T19 | Ferme avicole |
| E4 | T27, T28 | Forêt artificielle |
| E5 | T17, T18 | Ferme avicole |
| E6 | T1, T2, T3 | Exploitation agricole |
| E7 | T24 | Exploitation agricole |
| E8 | T7 | Enclos à bétail |
| E9 | T4, T5 | Exploitation agricole |
| E10 | T6 | Parc public |
| E11 | T21, T22, T23 | Champs irrigués |
| E12 | T25 | Ferme avicole |
| E13 | T14 | Enclos à bétail |
| E14 | T26 | Ferme avicole |
| E15 | T29 | Ferme avicole |
| E16 | T30 | Ferme avicole |
| E17 | T16 | Ferme avicole |
| E18 | T12, T13 | Enclos à bétail |
| E20 | T15 | Exploitation agricole |
| E22 | T9, T10, T11 | Exploitation agricole |
| E24 | T8 | Exploitation agricole |
| E25 | T31 | Exploitation agricole |

Les comptages ont ensuite été réalisés selon la méthode des transects. Sur chacun des sites, nous avons défini un ou plusieurs transects en fonction de la taille du site (un transect pour une superficie de moins de 100 hectares, deux pour une superficie comprise entre 100 et 500 hectares et trois pour une superficie de plus de 500 hectares). Chaque transect consistait en une marche en ligne droite de dix minutes parcourue par deux observateurs et un opérateur en charge de l'enregistrement des données au cours de laquelle tout oiseau observé dans un périmètre de 50 mètres était identifié à l'espèce et comptabilisé. Pour chaque comptage ont été notés le site, le transect, la date, l'heure de début du comptage, les conditions météorologiques ainsi que le nombre et l'espèce des oiseaux observés. Chacun des sites environnants inclus dans l'étude a été visité deux fois afin de mettre en évidence d'éventuelles variations saisonnières, une première fois au printemps 2017 de mars à avril et une deuxième en automne de septembre à octobre 2017.

# 3. Caractérisation des déplacements des oiseaux sauvages entre les sites d'élevage et vers l'extérieur

## a. Détection des bagues colorées

Le marquage différentiel des oiseaux en fonction du site de capture par bagues colorées avait pour but de fournir une méthode simple de détection d'un grand nombre d'individus sur une zone géographique assez large afin de visualiser les mouvements d'individus entre les sites d'élevages et entre les sites d'élevages et les sites environnants. Ainsi, durant chaque évènement de capture ou de comptage, une attention particulière a été portée à la recherche de bagues colorées. Ce fut notamment le cas pendant les captures au sein des sites d'élevage mais aussi pendant les comptages réalisés sur les sites environnants. Ce fut aussi le cas lors des comptages réalisés en zone de volières sur les sites d'élevage présentés dans le paragraphe 4.a.

## b. Détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage

La détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage avait pour but de détecter et d'identifier les oiseaux se déplaçant dans les couloirs de végétation à proximité des sites d'élevage, notamment le long des axes routiers.

Pour ce faire, trois stations ont été mises en place dans le périmètre des 15 kilomètres autour des sites d'élevage, chacune composée de huit points de détection. La première station avait pour but de tester l'hypothèse des couloirs de végétation en utilisant des points de détection éloignés respectivement de 2,5, 5, 10 et 15 kilomètres de l'entrée des sites d'élevage disposés le long de la principale route allant de Sweihan à Al Saad. La deuxième station avait pour but de tester cette même hypothèse mais cette fois ci avec des points de détection disposés à égale distance les uns des autres sur la portion de route reliant les entrées des deux sites d'élevage. Enfin, la dernière station avait pour but de tester l'hypothèse contraire selon laquelle les oiseaux se déplaçaient d'un site à l'autre directement à travers les dunes en utilisant des points de détection disposés à égale distance les uns des autres le long de la clôture extérieure du NARC (Figure 25).

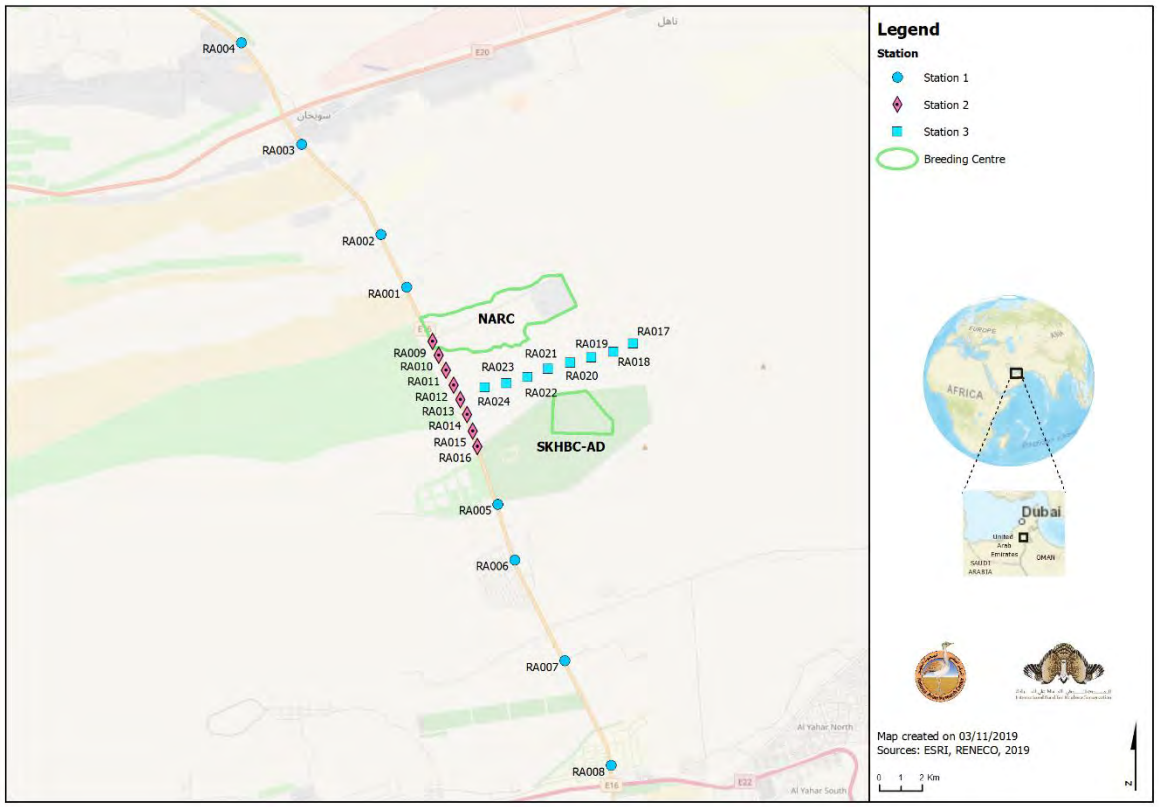



Figure 25. Stations et points de détection utilisés pour la détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage entre février et octobre 2017. Crédits : Reneco.

Chaque point de détection était constitué d'une antenne (Dorset® ANT612 Large panel antenna) et d'un décodeur (Dorset® LID-650 Decoder) alimentés par une batterie de voiture. Le dispositif était installé à même le sol, délimité par un périmètre et signalé par des documents officiels (Figure 26). Les antennes étaient appâtées avec des granulés pour oiseaux. Chaque point de détection était complété par un piège photographique (Reconyx® HC600 Hyperfire) utilisé pour estimer l'occupation des antennes et vérifier les résultats de détection.




Figure 26. Point de détection installé en bord de route. Le décodeur et la batterie sont hors champs. Crédits : J. Hirschinger

Chaque station a été utilisée pendant trois semaines d'affilées au cours d'une session et les points de détection étaient actifs pendant cinq jours. Tous les jours d'activité, le bon fonctionnement des dispositifs était vérifié et les antennes ré-appâtées. A la fin de la semaine, les dispositifs étaient collectés afin de recharger les batteries et d'analyser les données. La détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage a eu lieu durant l'année 2017 au cours de deux sessions différentes afin de mettre en évidence d'éventuelles variations saisonnières, une première fois au printemps de février à avril (3918 oiseaux équipés) et une deuxième en automne de septembre à octobre (4401 oiseaux équipés). Cependant, en raison des résultats de la première session, la station numéro 1 n'a pas été utilisée lors de la deuxième session. Au final, la détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage a eu lieu durant 75 jours.

## c. Suivi VHF des oiseaux sauvages du NARC

Le suivi VHF des oiseaux du NARC avait pour but de mettre en évidence, à partir d'un petit nombre d'individus, d'éventuels déplacements vers l'extérieur du site et d'en identifier la temporalité, la fréquence et la direction. Dans ce but, 17 oiseaux capturés sur le site du NARC, trois moineaux domestiques, trois bulbuls à oreillons blancs, trois tourterelles maillées, trois tourterelles turques et cinq pigeons féraux, ont été équipés d'émetteurs VHF (HOLOTHIL®, modèle BD-2 pour moineaux (0,95g) et tourterelles (3g)).

Pour les passereaux, les émetteurs ont été attachés selon la méthode dite « *leg-loop harness* » décrite par Rappole and Tipton (1991). Pour les colombidés, les émetteurs ont été attachés selon la méthode dite « *glued-on* » décrite par Fournier et al. (2013) .

Les oiseaux ont été équipés le 24 octobre 2017 puis relâchés après vérification du bon fonctionnement de l'émetteur. Le suivi VHF a eu lieu pendant un mois, du 5 novembre et au 5 décembre 2017, à raison de deux jours de suivi par semaine et de six écoutes par jour, respectivement à 7:00, 9:00, 11:00, 14:00, 16:00 et 18:00. Chaque écoute a été réalisée en simultané par deux opérateurs à partir de deux points fixes situés au sommet de hautes dunes de part et d'autre du NARC (Figure 27). Pour chaque écoute ont été notés la date du suivi, le point d'écoute, l'heure de début et de fin du suivi, l'heure de début de suivi de chaque individu, les conditions météorologiques ainsi que l'angle du signal détecté. Selon la direction du signal détecté simultanément par les deux opérateurs (biangulation), il a ensuite été possible de déterminer si l'individu suivi était situé à l'instant *t* dans l'enceinte du site ou bien à l'extérieur.

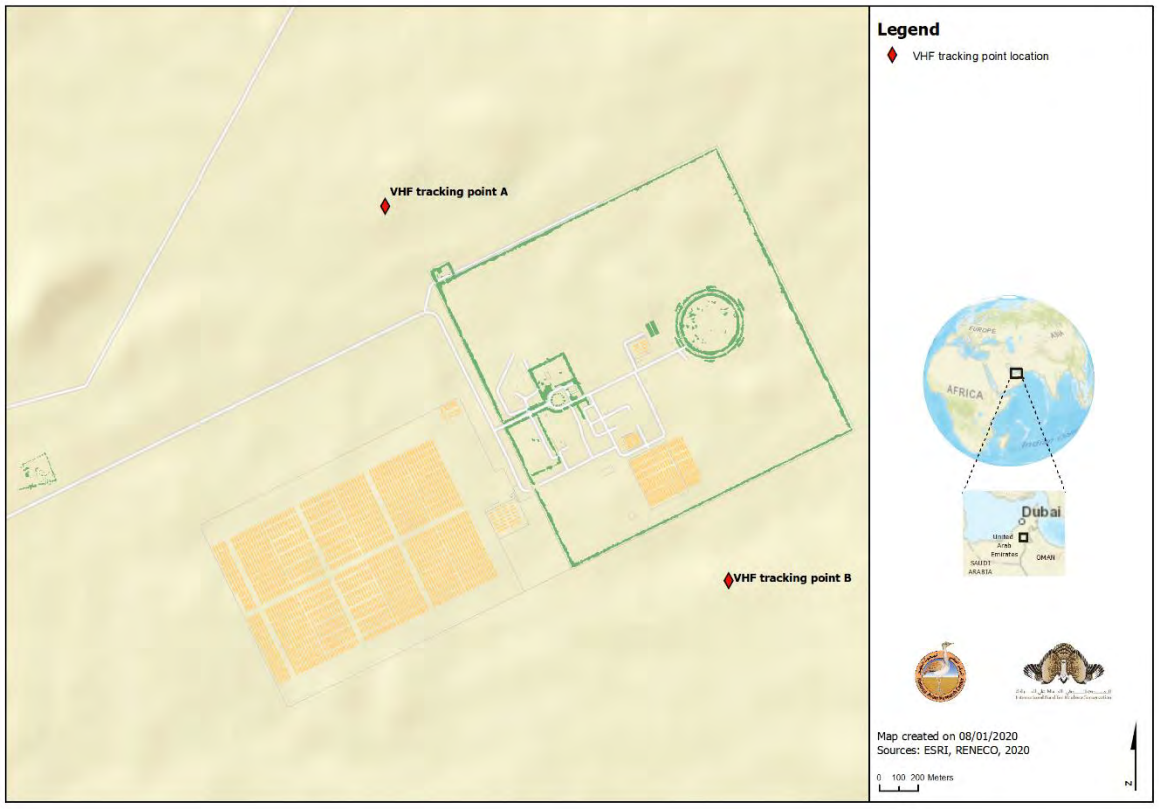



Figure 27. Points d'écoute utilisés pour le suivi VHF des oiseaux sauvages du NARC de novembre à décembre 2017. Crédits : Reneco.

# 4. Caractérisation des contacts entre oiseaux sauvages et outardes en captivité au sein des sites d'élevage

## a. Comptages en zone de volières au sein des sites d'élevage

Afin d'identifier les communautés d'oiseaux sauvages utilisant les zones de volières et de caractériser leurs contacts avec les outardes en captivité, nous avons mis en place un protocole de comptage spécifique aux zones de volières, aussi appelées zones PRT (*pre-release tunnel*). Les comptages en zones de volières ont été menés à la fois sur les sites du NARC et du SKHBC-AD. Ils ont concerné les PRT 1 à 4 du NARC et 1 à 3 du SKHBC-AD (Figure 28).




Figure 28. Zones de volières (PRT) du NARC (A) et du SKHBC-AD (B).

Chaque zone de volières a été divisée en un réseau de mailles rectangulaires de quatre volières chacune (Figure 29). Ces mailles ont ensuite été attribuées à une catégorie en fonction de leur position au sein de la zone de volière : les mailles situées en bordure de zone, qualifiées de « mailles externes », les mailles situées en bordure de zone mais à proximité des voies utilisées pour la distribution d'eau et d'aliment, qualifiées de « mailles de passage », les mailles situées un cran plus proche du centre de la zone, qualifiées de « mailles intermédiaires » et les mailles situées au centre de la zone, qualifiées de « mailles centrales » (Figure 30).

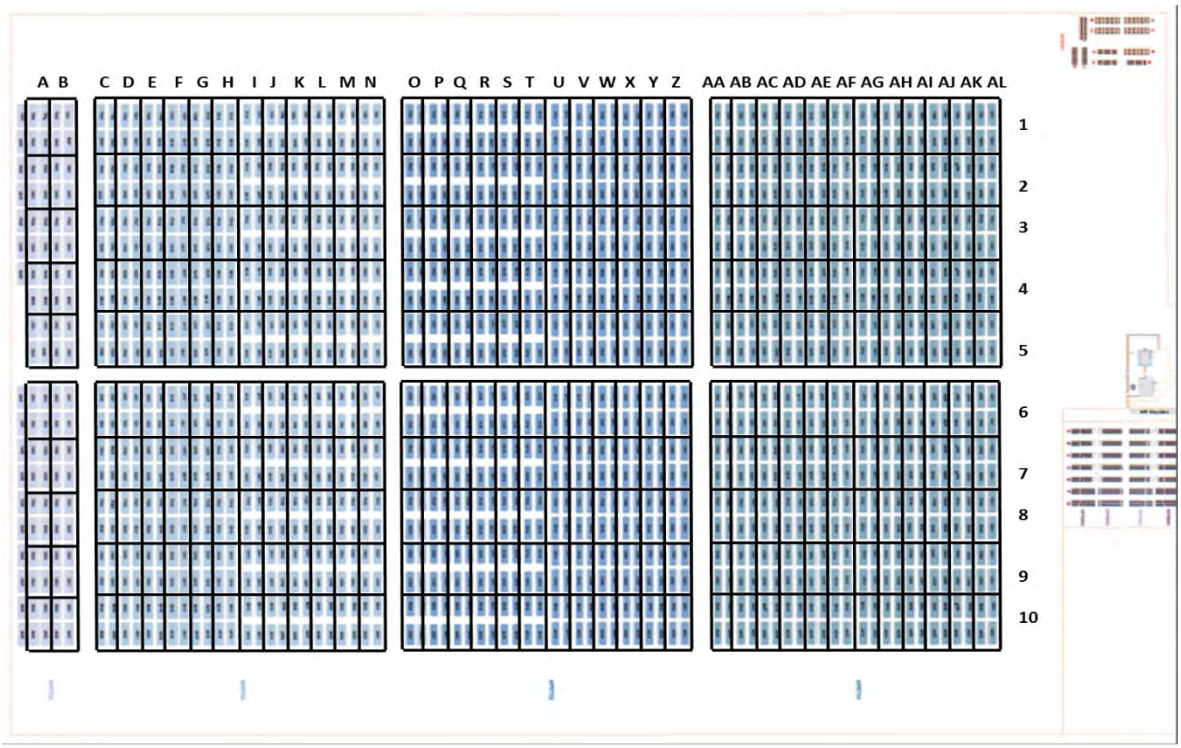



Figure 29. Représentation schématique de la zone de volières du NARC avec superposition du maillage.

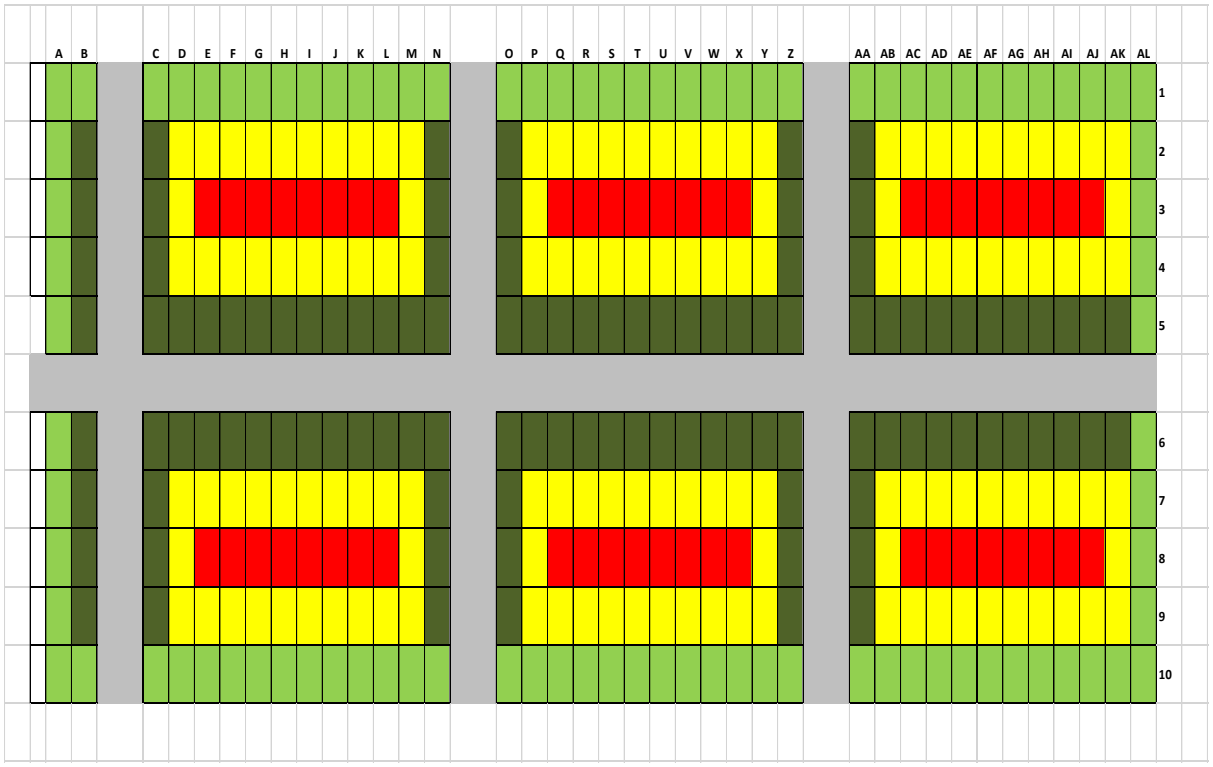



Figure 30. Catégorisation des mailles de la zone de volières du NARC. En vert clair, les mailles externes, en vert foncé les mailles de passage, en jaune les mailles intermédiaires et en rouge les mailles centrales. Les volières non incluses dans des mailles sont figurées en blanc.

Le même maillage a été appliqué aux zones de volières du SKHBC-AD (Figure 31).

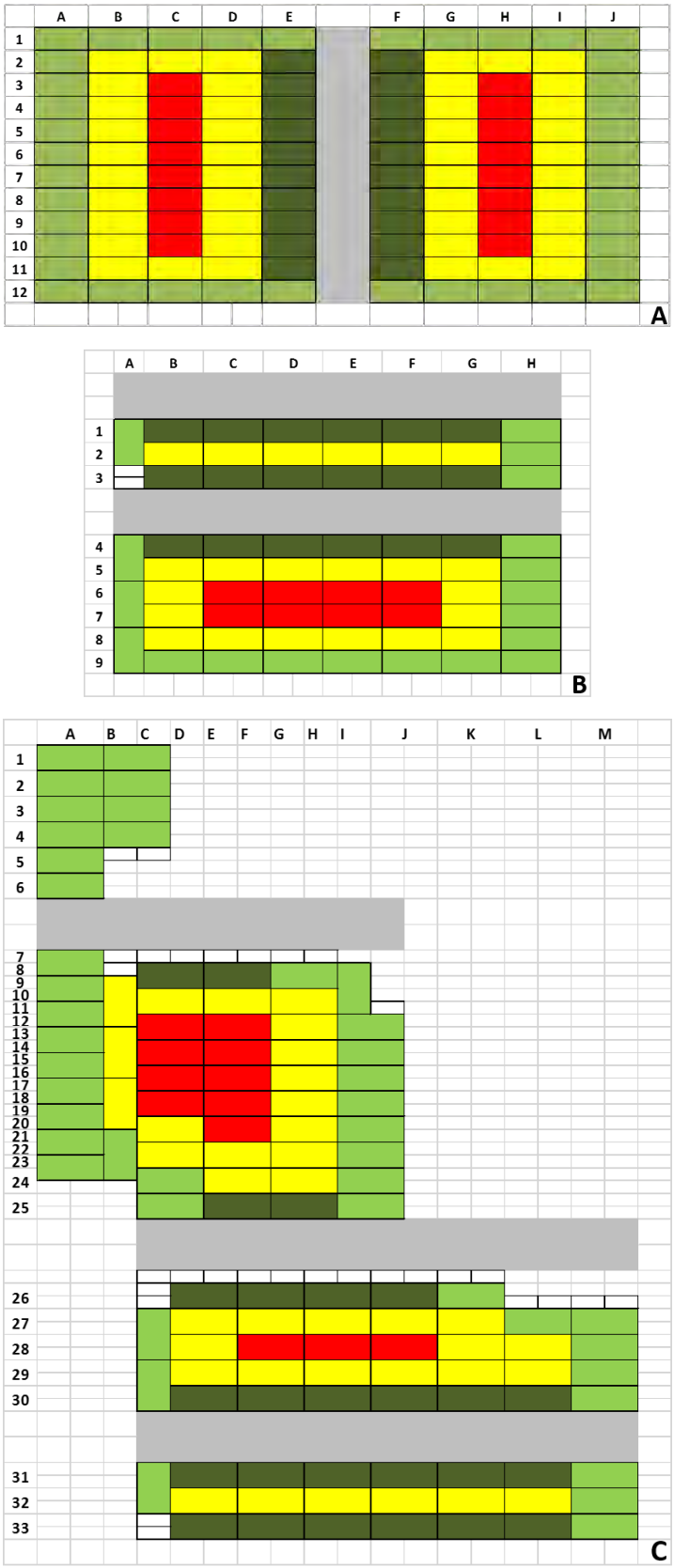



Figure 31. Catégorisation des mailles des zones de volières du SKHBC-AD, (A) PRT1, (B) PRT2 et (C) PRT3. En vert clair, les mailles externes, en vert foncé les mailles de passage, en jaune les mailles intermédiaires et en rouge les mailles centrales. Les volières non incluses dans des mailles sont figurées en blanc.

Lors de chaque évènement de comptage, 10% des mailles du site considéré étaient choisies par tirage aléatoire dans chacune des quatre catégories. Le protocole de comptage était ensuite appliqué à chacune de ces mailles. Sur chaque maille, le protocole de comptage consistait en un transect standardisé le long des volières, parcouru à pied par trois opérateurs (deux observateurs et un opérateur en charge de l'enregistrement des données), pour une durée totale de six minutes. Durant ces six minutes, tout oiseau observé à l'intérieur de la maille était identifié à l'espèce et comptabilisé. Pour chaque comptage ont été notés le site d'élevage, la date, les conditions météorologiques, la maille, le taux d'occupation de la maille, l'activité humaine sur la maille, l'heure de début du comptage sur la maille, le nombre et l'espèce des oiseaux observés, l'heure d'observation, le comportement des oiseaux observés ainsi que leurs contacts avec les outardes captives. A noter que, comme lors des comptages sur les sites environnants, une attention particulière a été portée à la recherche de bagues colorées. Les comptages ont eu lieu deux fois par semaine, une semaine sur deux sur chaque site, de 6 h du matin à 5 h du soir de façon à couvrir toute la période d'activité potentielle des oiseaux. Afin de mettre en évidence d'éventuelles variations saisonnières, les comptages en zone de volière ont été répétés lors de trois sessions, une première en automne 2016 d'octobre à décembre, une deuxième en hiver 2017 de février à mars et une troisième en automne 2017 de septembre à novembre. Au final, les mailles ont été visitées en moyenne 1,6 fois avec un minimum de une fois et un maximum de quatre fois.

## b. Analyse statistique des données de comptages en zone de volières

Les données de comptage en zones de volière ont fait l'objet d'une analyse statistique multivariée afin d'identifier les facteurs temporels (heure de la journée, mois de l'année, conditions météorologiques, etc.) ou environnementaux (site d'élevage, emplacement de la maille, etc.) pouvant expliquer les variations observées. Grâce aux résultats obtenus, nous avons ensuite réalisé une analyse statistique prédictive afin d'estimer l'abondance d'oiseaux sauvages en zone de volières dans des conditions données.

### Données

Au total, en 34 évènements de comptages (pour un total d'environ 128h passées sur le terrain), 664 mailles ont été prospectées une ou plusieurs fois, donnant lieu à 1042 observations pour un total de 1788 oiseaux dénombrés. Les observations ont été séparées en trois jeux de données différents : un jeu de données complet regroupant les deux sites d'élevage (n=1042) et un jeu de données par site (n=583 et n=459 pour NARC et SKHBC-AD, respectivement) afin de comprendre les différences observées entre sites.

A chaque donnée de comptage étaient associés différentes variables en lien avec la maille telles que le site d'élevage (NARC ou SKHBC-AD), la catégorie de la maille (VC, VF, J ou R) (Figures 30 et 31), le taux d'occupation de la maille (pleine, ¾ pleine, ½ pleine) et la distance minimum de la maille par rapport à la végétation environnante et différentes variables liées au

temps telles que l'heure du comptage, le mois de l'année, les conditions météorologiques au moment du comptage, et l'activité humaine sur la maille au moment du comptage.

Pour l'analyse du jeu de données complet, les variables considérées ont été le site d'élevage, l'heure de la journée, le mois de l'année, les conditions météorologiques, la catégorie de la maille, l'activité humaine sur la maille, le taux de remplissage de la maille et la distance de la maille par rapport à la végétation la plus proche (Tableau 4).

Tableau 4. Variables utilisées pour l'analyse des données de comptage des sites du NARC et du SKHBC-AD.

| Variable name | Variable description | Levels | Statistics |
|---|---|---|---|
| **Number** | Number of wild birds encountered on a given mesh at a given time | Positive or nul discrete values | **N** 1042 · **Min** 0 · **Max** 43 · **Mean** 1.72 · **Sd** 3.42 |
| **Center** | Name of the center where the mesh is located | NARC, SKHBC-AD | **NARC** N 583 · **SKHBC-AD** N 459 |
| **Time** | Hour of the counting time | Hourly fom 6am to 5pm | **6am** N 9 · **7am** 116 · **8am** 120 · **9am** 137 · **10am** 140 · **11am** 90 · **12am** N 9 · **1pm** 75 · **2pm** 112 · **3pm** 117 · **4pm** 79 · **5pm** 38 |
| **Month** | Month of the counting time | Monthly from September to March | **Sep** N 133 · **Oct** 393 · **Nov** 346 · **Dec** 28 · **Feb** 110 · **Mar** 32 |
| **Weather** | Weather at the counting time | Sunny, Windy, Cloudy, Foggy | **Sunny** N 844 · **Windy** 159 · **Cloudy** 29 · **Foggy** 10 |
| **Category** | Category of the mesh | VC (external), VF (corridor), J (intermediate), R (central) | **VC** N 295 · **VF** 265 · **J** 357 · **R** 125 |
| **Human.activity** | Human activity at the counting time | None, Feeding, Working | **None** N 947 · **Feeding** 70 · **Working** 25 |
| **Occupancy.rate** | Occupancy rate of the mesh at the counting time | Full, 3/4 full, 1/2 full | **Full** N 961 · **3/4 full** 25 · **1/2 full** 56 |
| **Vegetation** | Distance of the mesh from vegetation | Positive continuous values in meters | **N** 1042 · **Min** 70.30 · **Max** 1419.90 · **Mean** 549.49 · **Sd** 368.33 |

Pour l'analyse du jeu de données NARC, la variable Centre disparait pour laisser sa place à une nouvelle variable Block correspondant à la division spatiale de chaque zone de volière (PRT1, 2, 3 et 4) en deux zones distinctes H et B (Tableau 5). Le but de ce découpage en blocs était de pouvoir mettre en évidence une éventuelle influence de la localisation spatiale de la maille. Ils ont été définis selon l'organisation générale des différentes zones de volière, ce qui explique leurs variations de taille et de forme (Figure 32).

Tableau 5. Variables utilisées pour l'analyse des données de comptage du site du NARC.

| Variable name | Variable description | Levels | Statistics |
|---|---|---|---|
| **Number** | Number of wild birds encountered on a given mesh at a given time | Positive or nul discrete values | **N** 562 · **Min** 0 · **Max** 27 · **Mean** 2.12 · **Sd** 3.54 |
| **Block** | Location of the mesh | PRT1H, PRT1B<br>PRT2H, PRT2B<br>PRT3H, PRT3B | **PRT1H** 100 · **PRT1B** 109<br>**PRT2H** 98 · **PRT2B** 109<br>**PRT3H** 75 · **PRT3B** 71 |
| **Time** | Hour of the counting time | Hourly fom 6am to 5pm | **6am** 6 · **7am** 62 · **8am** 65 · **9am** 77 · **10am** 82 · **11am** 51<br>**12am** 7 · **1pm** 32 · **2pm** 57 · **3pm** 57 · **4pm** 40 · **5pm** 26 |
| **Month** | Month of the counting time | Monthly from September to November, February, March | **Sep** 69 · **Oct** 233 · **Nov** 164 · **Feb** 64 · **Mar** 32 |
| **Weather** | Weather at the counting time | Sunny, Cloudy or Windy | **Sunny** 447 · **Cloudy or Windy** 115 |
| **Category** | Category of the mesh | VC (external), VF (corridor), J (intermediate), R (central) | **VC** 133 · **VF** 154 · **J** 203 · **R** 72 |
| **Human.activity** | Human activity at the counting time | None, Activity | **None** 522 · **Activity** 40 |
| **Occupancy.rate** | Occupancy rate of the mesh at the counting time | Full, 1/2 or 3/4 full | **Full** 517 · **1/2 or 3/4 full** 45 |
| **Vegetation** | Distance of the mesh from vegetation | Positive continuous values in meters | **N** 562 · **Min** 346.43 · **Max** 1392.17 · **Mean** 805.27 · **Sd** 268.46 |

De plus, certains niveaux de variables comptant trop peu d'observations ont été combinés. C'est le cas des niveaux « Cloudy » et « Windy » de la variable Weather, des niveaux « ½ full » et « ¾ full » de la variable Occupancy.rate et de tous les niveaux autres que « None » de la variable Human.activity. Enfin, en raison du trop faible nombre d'observations, le PRT4 a été exclu de l'analyse.

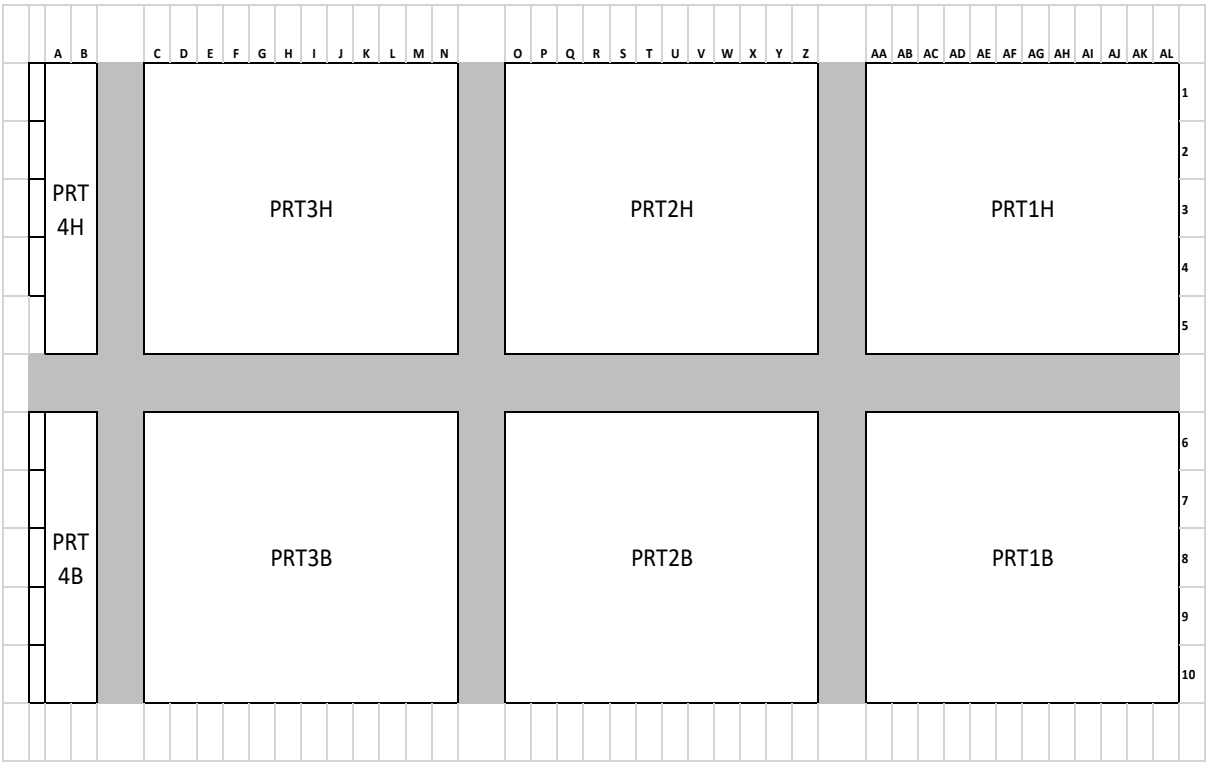



Figure 32. Représentation schématique de la zone de volières du NARC avec division en blocs.

De la même façon, pour l'analyse du jeu de données SKHBC-AD, la variable Centre disparait et la variable Block apparait, correspondant à la division spatiale de chaque zone de volière (PRT1, 2 et 3) en plusieurs zones distinctes (Tableau 6 et Figure 33).

Tableau 6. Variables utilisées pour l'analyse des données de comptage du site du SKHBC-AD.

| Variable name | Variable description | Levels | Statistics |
|---|---|---|---|
| **Number** | Number of wild birds encountered on a given mesh at a given time | Positive or nul discrete values | **N** **Min** **Max** **Mean** **Sd**<br>459 0 43 1.29 3.28 |
| **Block** | Location of the mesh | PRT1.1, PRT1.2<br>PRT2.1, PRT2.2<br>PRT3.1 to PRT3.4 | **PRT1.1** **PRT1.2**<br>**N** 102 80<br>**PRT2.1** **PRT2.2**<br>**N** 41 55<br>**PRT3.1** **PRT3.2** **PRT3.3** **PRT3.4**<br>**N** 14 81 53 33 |
| **Time** | Hour of the counting time | Hourly fom 6am to 5pm | **6am** **7am** **8am** **9am** **10am** **11am**<br>**N** 2 53 53 60 57 35<br>**12am** **1pm** **2pm** **3pm** **4pm** **5pm**<br>**N** 2 43 53 54 35 12 |
| **Month** | Month of the counting time | Monthly from September to december + February | **Sep** **Oct** **Nov** **Dec** **Feb**<br>**N** 60 150 175 28 46 |
| **Weather** | Weather at the counting time | Sunny, Windy, Cloudy, Foggy | **Sunny** **Windy** **Cloudy** **Foggy**<br>**N** 377 47 25 10 |
| **Category** | Category of the mesh | VC (external), VF (corridor), J (intermediate), R (central) | **VC** **VF** **J** **R**<br>**N** 150 102 154 53 |
| **Human.activity** | Human activity at the counting time | None, Feeding, Working | **None** **Feeding** **Working**<br>**N** 405 35 19 |
| **Occupancy.rate** | Occupancy rate of the mesh at the counting time | Full, 3/4 full, 1/2 full | **Full** **3/4 full** **1/2 full**<br>**N** 423 17 19 |
| **Vegetation** | Distance of the mesh from vegetation | Positive continuous values in meters | **N** **Min** **Max** **Mean** **Sd**<br>459 70.29 384.91 209.51 81.91 |

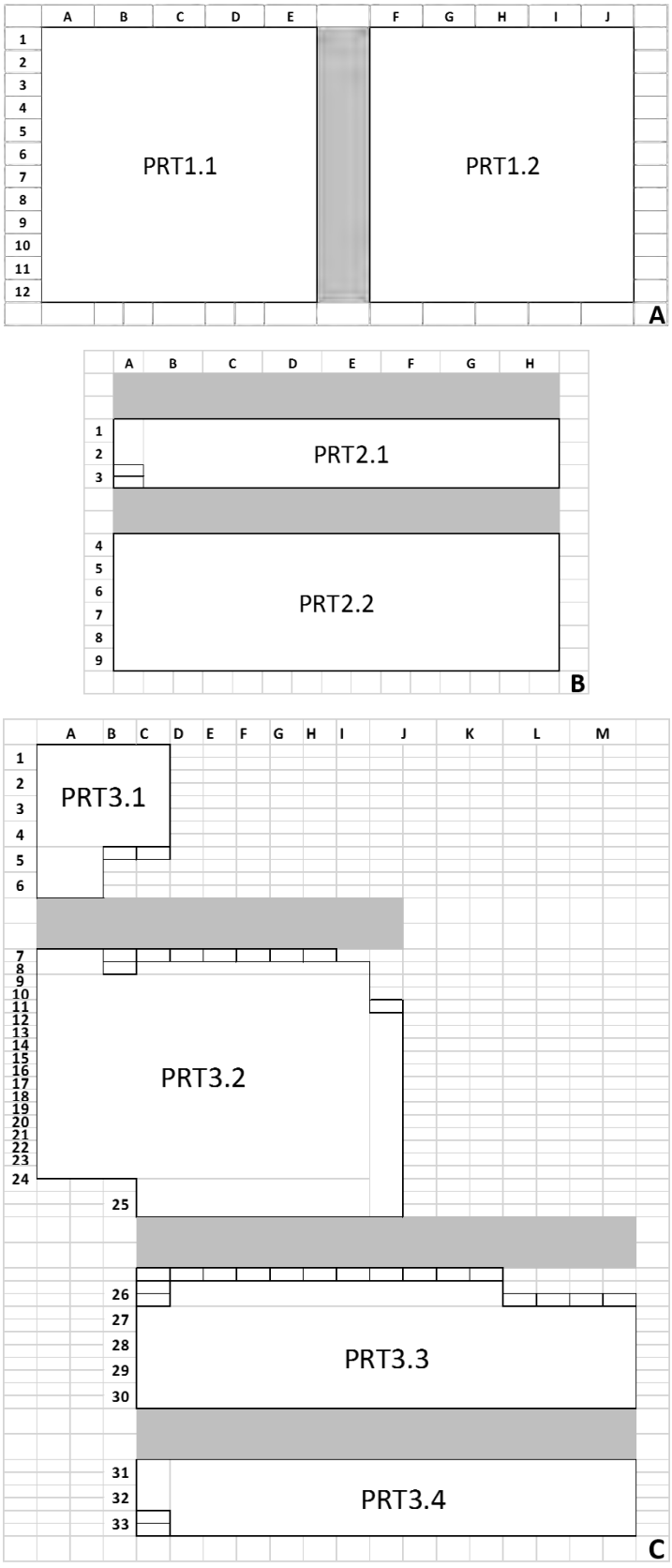



Figure 33. Représentation schématique des zones de volières (A) PRT 1, (B) PRT 2 et (C) PRT 3 du SKHBC-AD avec division en blocs.

**Analyse exploratoire**

La relation entre le nombre d'oiseau observés (variable réponse) et chacun des paramètres enregistrés (variables explicatives) a d'abord été représentée graphiquement.

Pour les variables discrètes à deux niveaux (à plus de deux niveaux, respectivement), le test non-paramétrique U de Mann-Whitney (test de Kruskal-Wallis, respectivement) a été utilisé pour déterminer s'il existait une différence significative du rang moyen du nombre d'oiseaux observés entre les deux niveaux (si au moins un des rangs était significativement différents des autres, respectivement). Pour les variables continues, le test non-paramétrique de corrélation de Spearman a été utilisé pour mesurer le degré d'association entre le nombre d'oiseaux observés et la variable testée.

Le choix de l'utilisation de tests non-paramétriques avait pour but d'éviter de considérer à priori une distribution spécifique de la variable réponse. Par exemple, le nombre d'oiseaux observés ne suivait pas une loi normale comme nous l'a montré le test de Shapiro-Wilk.

**Modélisation des données de comptages**

Les modèles linéaires généralisés (GLM) conviennent parfaitement à la représentation des modèles de régression de données de comptage. Ils décrivent la dépendance d'une variable scalaire $y$i $(\mathrm{i} = 1, \ldots, n)$ à un vecteur de variables $x$i. La distribution conditionnelle de $y\mathrm{i}|x\mathrm{i}$ est une famille exponentielle linéaire dont la fonction de densité de probabilité est

$$f(y;\, \lambda\,, \phi) = \exp\left(\frac{y.\lambda - \mathrm{b}(\lambda)}{\phi} + c(y, \phi)\right)$$

où $\lambda$ est le paramètre canonique dépendant des variables via un prédicteur linéaire et $\phi$ le paramètre de dispersion. Les fonctions $b(.)$ et $c(.)$ sont connues et déterminent quel membre de la famille est utilisé (i.e. distribution normale, binomiale ou de Poisson). La moyenne conditionnelle et la variance de $y$i sont données par $E[y\mathrm{i}|x\mathrm{i}] = \mu\mathrm{i} = b'(\lambda\mathrm{i})$ et $\mathrm{VAR}[y\mathrm{i}|x\mathrm{i}] = \phi b''(\lambda\mathrm{i})$. La distribution de $y$i est déterminée par sa moyenne et un paramètre de dispersion $\phi$. Sa variance est proportionnelle à $V(\mu) = b''(\lambda(\mu))$.

La dépendance de la moyenne conditionnelle $E[y\mathrm{i}|x\mathrm{i}] = \mu\mathrm{i}$ aux variables $x$i est spécifiée par

$$g(\mu\mathrm{i}) = x_i^T \beta$$

où $g(.)$ est une fonction lien connue et $\beta$ est le vecteur des coefficients de régression estimés par maximum de vraisemblance (ML) en utilisant l'algorithme des moindres carrés pondérés (IWLS).

- Modèle de Poisson

C'est la distribution la plus simple utilisée pour modéliser des données de comptage. Sa fonction de densité de probabilité est donnée par

$$f(y;\mu) = exp^{-\mu}\frac{\mu^y}{y!}$$

La régression de Poisson est un cas particulier de GLM. Le lien canonique $g(\mu) = log(\mu)$ résulte en une relation log-linéaire entre la moyenne et le prédicteur linéaire. La variance est identique à la moyenne, ainsi la dispersion est fixée à $\phi = 1$ et la fonction de la variance est $V(\mu) = \mu$.

Le modèle de Poisson est souvent utile pour décrire la moyenne $\mu i$ mais il sous-estime la variance dans les données. Pour gérer ce problème, on peut utiliser la même fonction pour la moyenne mais baser l'inférence sur un estimateur plus robuste tel que la matrice de covariance sandwich.

- Modèle de Quasi-Poisson

Une autre façon de gérer le problème de sur-dispersion est d'utiliser la fonction de régression de la moyenne et la fonction de la variance du modèle de Poisson, mais de laisser le paramètre de dispersion $\phi$ indéfini. Ainsi, $\phi$ n'est plus fixé à 1 mais estimé en fonction des données.

Cette méthode donne les mêmes valeurs estimées que le GLM Poisson pour les coefficients mais l'inférence est ajustée par la prise en compte de la sur-dispersion.

De cette façon, les modèles Quasi-Poisson et sandwich-Poisson adoptent la fonction d'estimation du modèle de Poisson et ne correspondent donc pas à des modèles pour lesquelles la vraisemblance est complètement spécifiée. D'où le fait que le calcul de la log-vraisemblance et des critères d'information d'Akaike (AIC) et bayésien (BIC) ne soient pas possible pour ces modèles.

- Modèle de Poisson généralisé

La distribution de Poisson généralisée [3] ajoute un paramètre supplémentaire $\omega$ à la distribution de Poisson classique, ce qui permet une perte d'homogénéité dans les processus stochastiques modélisés par la distribution. La distribution généralisée permet de prendre en compte sous et sur-dispersion et possède la fonction de densité de probabilité suivante :

$$f(y;\mu,\omega) = \frac{\mu(\mu+\omega y)^{y-1}\exp(-\mu-\omega y)}{y!}$$

Dans la distribution de Poisson classique, $\omega = 0$.

- Modèle binomial négatif

Une autre façon de modéliser des données de comptage sur-dispersées est de considérer une distribution binomiale négative pour $yi|xi$. Sa fonction de densité de probabilité est donnée par :

$$f(y;\mu,\theta) = \frac{\Gamma(y+\theta)}{\Gamma(\theta).y!}.\frac{\mu^{y}.\theta^{\theta}}{(\mu+\theta)^{y+\theta}}$$

avec la moyenne $\mu$, le paramètre de forme $\theta$ et la fonction gamma $\Gamma(.)$. Pour chaque $\theta$ fixé, c'est un cas particulier de GLM avec $\phi = 1$ mais de fonction de la variance $V(\mu) = \mu + \frac{\mu^2}{\theta}$.

- Modèle de Hurdle

En plus de la sur-dispersion, les données peuvent présenter une surabondance d'observations nulles qui n'est pas prise en charge par le modèle de Poisson. Le modèle de Hurdle [6] prend lui en charge les deux aspects. Ce sont des modèles à deux composantes : une composante de comptage tronquée qui s'intéresse aux observations positives (le nombre d'oiseaux observés, donné par une loi de Poisson, une loi géométrique ou une loi binomiale négative) et une composante de Hurdle qui modélise les zéros versus les autres données (probabilité d'observer ou non des oiseaux, donnée par une loi binomiale ou une loi de comptage censurée).

Dans le cadre de cette analyse, un modèle Poisson (P), Quasi-Poisson (QP), Poisson généralisé (GP), binomial négatif (NB) ainsi que deux modèles Hurdle (l'un avec une loi de Poisson pour la composante de comptage (HP), l'autre avec une loi binomiale négative (HNB), les deux avec une loi binomiale pour la composante zéro) ont été ajustés aux données en utilisant toutes les variables disponibles. Pour chaque modèle, sauf le modèle Quasi-Poisson, la log-vraisemblance ainsi que l'AIC et le BIC ont été calculés.

Le test de ratio de la vraisemblance a été utilisé pour comparer les modèles imbriqués (NB et P par exemple) et le test de proximité de Vuong a été utilisé pour comparer les modèles non-imbriqués (NB et HNB par exemple).

Une alternative intéressante aux méthodes paramétriques est l'utilisation de méthodes basées sur les arbres de décision.

Cette classe particulière de modèles non-paramétriques basée sur le partitionnement récursif possède de nombreux avantages : nul besoin de spécifier de distribution, habilité à détecter les interactions entre variables et prise en charge des relations non-linéaires.

Un arbre est un algorithme d'apprentissage automatique (machine learning) qui produit une série de décisions qui amènent chacune à une valeur de la variable réponse ou à une autre décision. La réponse peut être discrète ou continue, on parle alors respectivement d'arbre de classification ou d'arbre de régression [1].

Une forêt d'arbres décisionnels (random forest (RF)) est basée sur l'agrégation (bootstrap aggregating) d'arbres de décision dans le but de surmonter le problème de sur-apprentissage et de réduire la variance. L'algorithme crée un échantillon à partir du jeu de données et construit un arbre à partir de cet échantillon. Il répète ensuite l'opération de nombreuses fois. Chaque arbre, basé sur un échantillon différent, donne une prédiction de la variable réponse.

Les forêts d'arbres décisionnels peuvent être utilisés pour classer les variables selon leur importance sur la base des résultats de permutations aléatoires : obtenir une moins bonne prédiction avec un modèle excluant une variable signifie que cette variable est important. A noter que les variables considérées comme importantes par cette méthode n'ont pas nécessairement de relation linéaire additive avec la variable réponse.

Une forêt d'arbres décisionnels de 1000 arbres a été construite à partir de l'ensemble du jeu de données afin de définir l'importance de chaque variable.

**Analyse prédictive**

La capacité prédictive des modèles paramétriques et non-paramétriques présentés ci-dessus a été comparée en utilisant la méthode de validation croisée (k-fold cross-validation).

Le jeu de données original a été divisé de manière aléatoire en 10 sous-échantillons de taille égale. Sur ces 10 sous-échantillons, un a été retenu pour servir de jeu de données de validation pour tester les modèles. Les 9 autres ont servi à ajuster le modèle (jeu de données d'ajustement).

Pour chaque modèle défini précédemment, une sélection de variables a été effectuée à partir du jeu de données d'ajustement de manière à définir un jeu de variables d'importance parcimonieux pour la prédiction du jeu de données de validation. Pour les GLM et les modèles Hurdle, la méthode de sélection descendante de variables a été employée en fonction de l'AIC lorsque disponible ou en fonction de l'analyse de la table de variance (ANOVA) sinon. Pour la forêt d'arbres de décision, les variables ont été classées en fonction de leur importance et le jeu de variables minimisant l'erreur de prédiction du jeu de données de validation a été conservé.

Cette procédure a été répété 10 fois (nombre de sous-échantillons), chacun des sous échantillons utilisé une fois en tant que jeu de données de validation.

Pour minimiser l'influence de la division aléatoire du jeu de données original, la procédure entière a ensuite été répétée 100 fois, résultant en 100 divisions aléatoires différentes. La performance globale de la procédure a été objectivée par la mesure de l'écart quadratique moyen (RMSE) donné par $RMSE = \sqrt{E(\hat{Y} - Y)^2}$ . Cette mesure d'erreur donne plus de poids au grand résidus qu'aux petits, elle a donc été comparée à la mesure de l'erreur absolue moyenne (MAE) donnée par $MAE = E(|\hat{Y} - Y|)^2$ qui donne le même poids à tous les résidus. Le plus faible est le RMSE ou la MAE, le meilleur est le modèle en termes de prédiction.

Le meilleur modèle a ensuite été ajusté au jeu de données complet puis utilisé dans une nouvelle validation croisée à 10 sous-échantillons répétée 100 fois pour estimer une prédiction moyenne pour chaque observation.

L'analyse a d'abord été réalisée sur le jeu de données complet regroupant NARC et SKHBC-AD. Ensuite, les jeux de données de NARC et SKHBC-AD ont été analysés séparément afin de mettre en évidence d'éventuelles différences.

**Logiciel**

L'analyse statistique a été réalisée à l'aide du logiciel R (R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) et des packages *countreg* (Achim Zeileis and Christian Kleiber. countreg: Count Data Regression. R package version 0.2-0. 2017), *MASS* (W. N. Venables and B. D. Ripley. Modern Applied Statistics with S. Fourth.), *sandwich* (Achim Zeileis. "Econometric Computing withHCandHAC Covariance Matrix Estimators et Achim Zeileis. "Object-Oriented Computation of Sandwich Estimators"), *VGAM* (ThomasW.Yee, Jakub Stoklosa, and Richard M. Huggins. "TheVGAMPackage for Capture-Recapture Data Using the Conditional Likelihood"), *pscl* (Achim Zeileis, Christian Kleiber, and Simon Jackman. "Regression Models for Count Data in R"), *car* (John Fox and SanfordWeisberg. An R Companion to Applied Regression. Second.), *lmtest* (Achim Zeileis and Torsten Hothorn. "Diagnostic Checking in Regression Relationships") et *party* (Torsten Hothorn et al. "Survival Ensembles", Carolin Strobl et al. "Bias in Random Forest Variable Importance Measures: Illustrations, Sources and a Solution" et Carolin Strobl et al. "Conditional Variable Importance for Random Forests").

Le logiciel ainsi que les différents packages sont disponibles à l'adresse https://CRAN.R-project.org/. Le script utilisé est présenté en annexe II.

## c. Détection des transpondeurs électroniques en zone de volières au sein des sites d'élevage

La détection des transpondeurs électroniques en zone de volières avait pour but de compléter les comptages réalisés dans ces même zones en apportant une identification précise des individus utilisant cet habitat et de mettre en évidence les zones visitées. Cette fois ci, trois stations ont été mises en place dans les mêmes zones que celles concernées par les comptages avec une station sur le site du NARC et deux stations sur le site du SKHBC-AD (Figure 34).

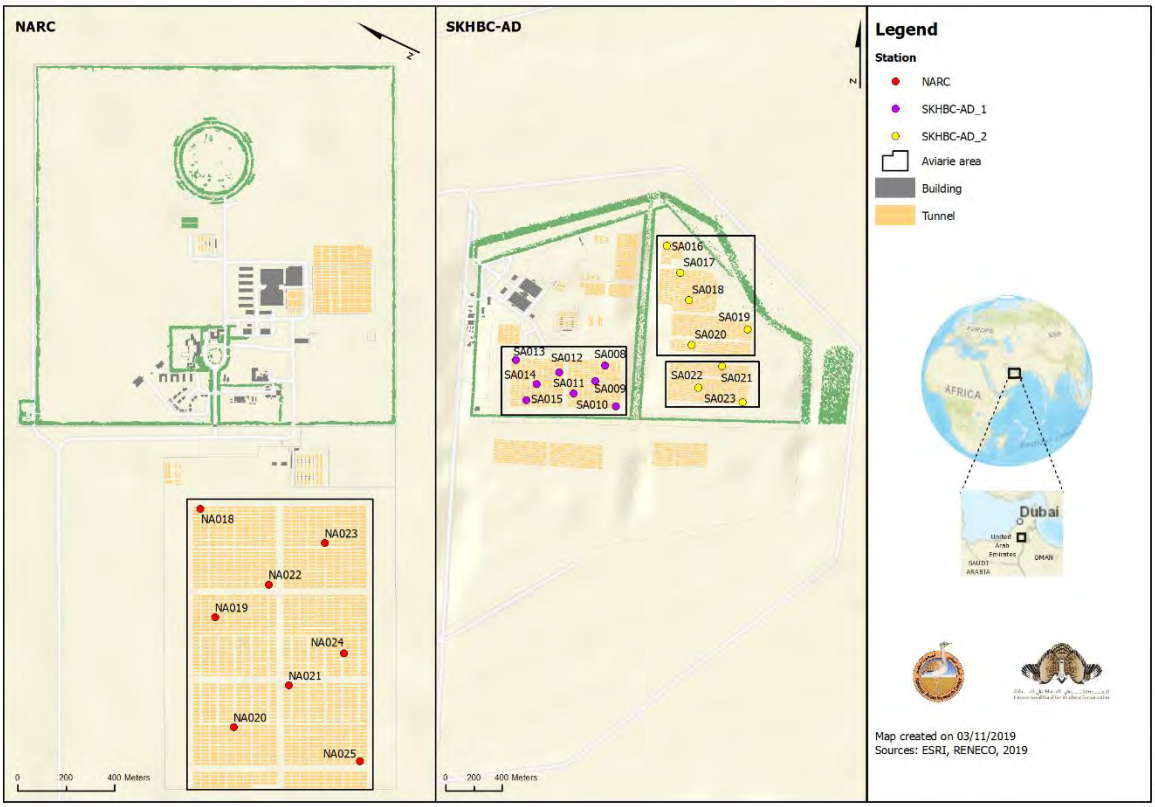



Figure 34. Stations et points de détection utilisés pour la détection des transpondeurs électroniques en zone de volières au sein des sites d'élevage entre octobre et décembre 2017. Crédits : Reneco.

Comme pour la détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites, chaque station était composée de huit points de détection. Le dispositif utilisé était le même (appâtage notamment) mais les points de détection n'étaient cette fois ni délimités ni signalés par les documents officiels. Chaque station a été utilisée pendant une semaine d'affilée à raison d'une semaine sur deux sur chaque site d'élevage. Les points de détection étaient actifs pendant cinq jours. Tous les jours d'activité, le bon fonctionnement des dispositifs était vérifié et les antennes ré-appâtées. A la fin de la semaine, les dispositifs étaient collectés afin de recharger les batteries et d'analyser les données. La détection des transpondeurs électroniques en zone de volières a eu lieu en automne 2017 d'octobre à décembre. Au final, elle a eu lieu durant 15 jours sur NARC et 20 jours sur SHBC-AD.

# III. Résultats

## 1. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage

### a. Espèces et effectifs capturés

Au total, avec 234 évènements de captures, le protocole mis en place nous a permis de capturer 4798 oiseaux de 56 espèces différentes (Tableau 7).

Tableau 7. Espèces et nombre d'individus capturés et bagués sur les sites du NARC et du SKHBC-AD entre janvier 2016 et décembre 2017. * selon https://www.uaebirding.com/bird-checklists

| Nom scientifique | Nom commun | Comportement migratoire* | Nb Captures | Nb Recaptures |
|---|---|---|---|---|
| ***Pycnonotus leucotis*** | **Bulbul à oreillons blancs** | **Resident** | **1304** | **188** |
| ***Passer domesticus*** | **Moineau domestique** | **Resident** | **1287** | **72** |
| ***Spilopelia senegalensis*** | **Tourterelle maillée** | **Resident** | **992** | **92** |
| ***Streptopelia decaocto*** | **Tourterelle turque** | **Resident** | **594** | **45** |
| ***Columba livia*** | **Pigeon biset** | **Resident** | **295** | **75** |
| ***Francolinus pondicerianus*** | **Francolin gris** | **Resident** | **65** | **30** |
| *Sylvia curruca* | Fauvette babillarde | Migrant | 39 | 5 |
| *Turdoides squamiceps* | Cratérope écaillé | Resident | 21 | 3 |
| *Cinnyris asiaticus* | Souimanga asiatique | Resident | 19 | 0 |
| *Lanius meridionalis aucheri* | Pie-grièche méridionale (Moyen-Orient) | Resident | 19 | 4 |
| *Sylvia mystacea* | Fauvette de Ménétries | Migrant | 13 | 0 |
| *Caprimulgus europeaus* | Engoulevent d'Europe | Migrant | 12 | 0 |
| *Euodice malabarica* | Capucin bec-de-plomb | Resident | 11 | 0 |
| *Lanius phoenicuroides* | Pie-grièche du Turkestan | Migrant | 10 | 4 |
| *Phoenicurus ochruros phoenicuroides* | Rougequeue noir oriental | Migrant | 8 | 3 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *Phoenicurus phoenicurus* | Rougequeue à front blanc | Migrant | 8 | 2 |
| *Phylloscopus collybita* | Pouillot véloce | Migrant | 7 | 0 |
| *Vanelus indicus* | Vanneau indien | Resident | 7 | 7 |
| *Galerida cristata* | Cochevis huppé | Resident | 6 | 1 |
| *Iduna pallida* | Hypolaïs pâle | Migrant | 6 | 0 |
| *Phylloscopus collybita tristis* | Pouillot de Sibérie | Migrant | 6 | 0 |
| *Streptopelia turtur arenicola* | Tourterelle des bois (arenicola) | Migrant | 6 | 0 |
| *Ptyonoprogne obsoleta* | Hirondelle isabelline | Resident | 5 | 3 |
| *Luscinia megarhynchos golzii* | Rossignol philomèle (golzii) | Migrant | 4 | 0 |
| *Oenanthe deserti* | Traquet du désert | Migrant | 4 | 0 |
| *Acrocephalus scirpaceus* | Rousserolle effarvatte | Migrant | 3 | 0 |
| *Bubo ascalaphus* | Grand-duc ascalaphe | Resident | 3 | 0 |
| *Oenanthe pleschanka* | Traquet pie | Migrant | 3 | 1 |
| *Phylloscopus neglectus* | Pouillot modeste | Migrant | 3 | 0 |
| *Uppupa epops* | Huppe fasciée | Migrant | 3 | 0 |
| *Hippolais languida* | Hypolaïs d'Upcher | Migrant | 2 | 0 |
| *Monticola solitarius* | Monticole merle-bleu | Migrant | 2 | 0 |
| *Musicapa striata* | Gobemouche gris | Migrant | 2 | 0 |
| *Phoenicurus ochruros* | Rougequeue noir | Migrant | 2 | 0 |
| *Phylloscopus collybita abietinus* | Pouillot véloce (abietinus) | Migrant | 2 | 1 |
| *Phylloscopus collybita collybita* | Pouillot véloce (collybita) | Migrant | 2 | 0 |
| *Prinia gracilis* | Prinia gracile | Resident | 2 | 0 |
| *Sylvia communis* | Fauvette grisette | Migrant | 2 | 0 |
| *Sylvia nana* | Fauvette naine | Migrant | 2 | 0 |
| *Acrocephalus palustris* | Rousserolle verderolle | Migrant | 1 | 0 |
| *Coturnix coturnix* | Caille des blés | Migrant | 1 | 0 |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| *Falco tinnunculus* | Faucon crécerelle | Migrant | 1 | 0 |
| *Ficedula semitorquata* | Gobemouche à demi-collier | Migrant | 1 | 0 |
| *Irania guttularis* | Iranie à gorge blanche | Migrant | 1 | 0 |
| *Lanius isabellinus* | Pie-grièche isabelle | Migrant | 1 | 0 |
| *Lanius minor* | Pie-grièche à poitrine rose | Migrant | 1 | 0 |
| *Larus fuscus barabadensis* | Goéland brun | Migrant | 1 | 0 |
| *Luscinia svecica* | Gorgebleue à miroir | Migrant | 1 | 0 |
| *Oenanthe isabellina* | Traquet isabelle | Migrant | 1 | 0 |
| *Otus scops* | Petit-duc scops | Migrant | 1 | 0 |
| *Phoenicurus phoenicurus samamisicus* | Rougequeue à front blanc (samamisicus) | Migrant | 1 | 0 |
| *Spatula querquedula* | Sarcelle d'été | Migrant | 1 | 0 |
| *Streptopelia turtur* | Tourterelle des bois | Migrant | 1 | 0 |
| *Sylvia mystacea mystacea* | Fauvette de Ménétries (nominal) | Migrant | 1 | 0 |
| *Sylvia nisoria* | Fauvette épervière | Migrant | 1 | 0 |
| *Turdus torquatus* | Merle à plastron | Migrant | 1 | 0 |
| **Total** | | | **4798** | **536** |

Parmi les 56 espèces capturées, 73,2% sont des espèces migratrices mais elles ne représentent que 3,5% de l'effectif global. En revanche, six espèces résidentes sont largement dominantes dans notre échantillon, représentant 94,6% des oiseaux capturés sur les sites du NARC et du SKHBC-AD : deux espèces de passereaux, le Moineau domestique (*Passer domesticus*) et le Bulbul à oreillons blancs (*Pycnonotus leucotis*), trois espèces de colombidés, la Tourterelle maillée (*Spilopelia senegalensis*), la Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) et le Pigeon féral (*Columba livia domestica*) et une espèce de galliformes, le Francolin gris (*Francolinus pondicerianus*) (Figure 35). Ces six espèces font l'objet d'une description détaillée en annexe I. Néanmoins, des variations entre les sites sont observables, avec notamment une inversion des proportions de moineaux domestiques et de bulbuls à oreillons blancs entre le NARC et le SKHBC-AD, une plus grande proportion de pigeons féraux sur le NARC et au contraire une plus grande proportion de tourterelles sur le SKHBC-AD (Figure 36).

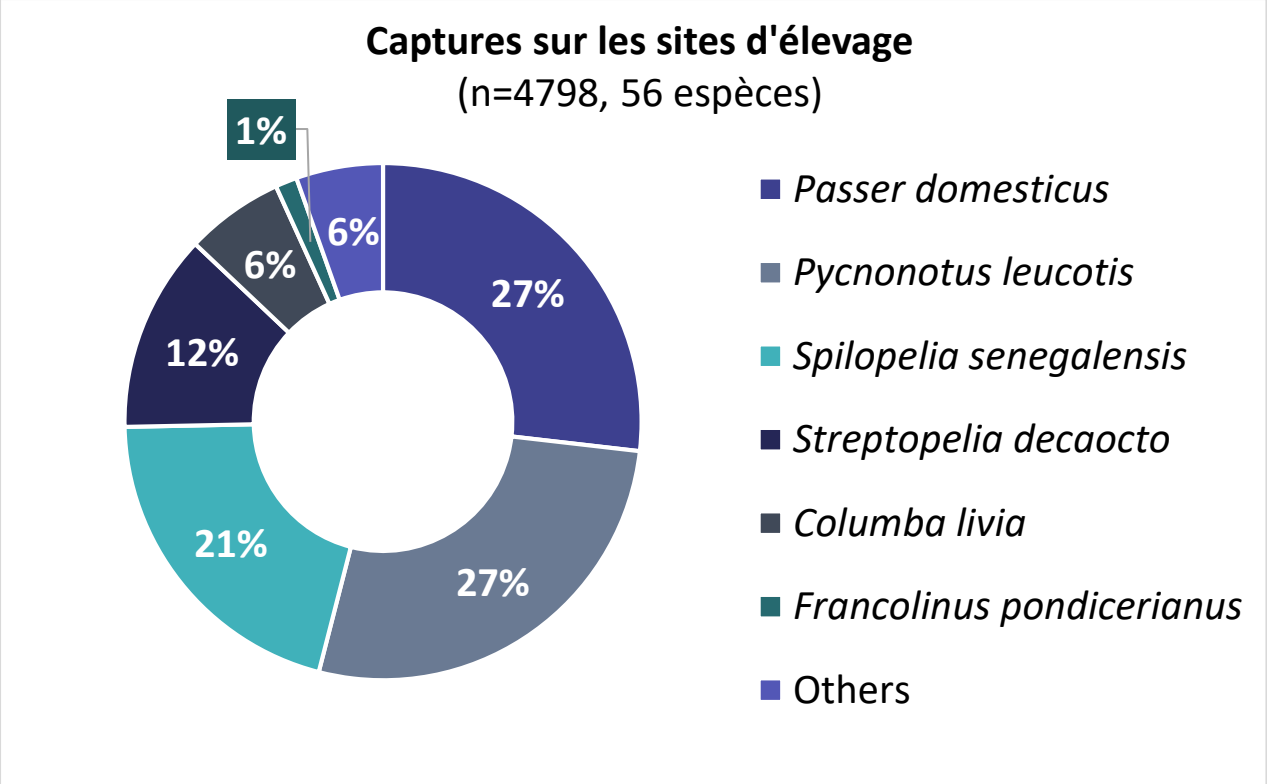



Figure 35. Proportions d'espèces capturées et baguées sur les deux sites d'élevage entre janvier 2016 et décembre 2017.

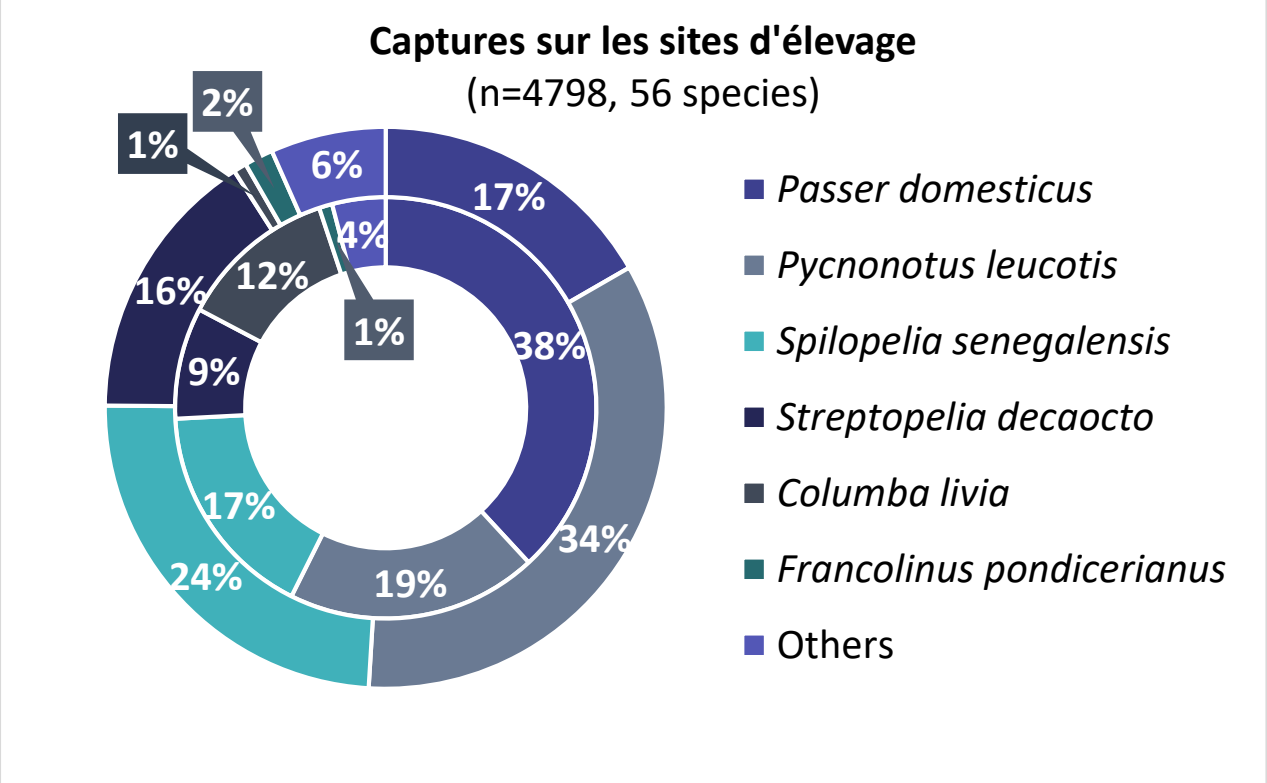



Figure 36. Proportions d'espèces capturées et baguées sur les sites du NARC (cercle intérieur) et du SKHBC-AD (cercle extérieur) entre janvier 2016 et décembre 2017.

Les proportions d'espèces capturées sont fonction de la méthode de capture utilisée, avec notamment une plus grande proportion de passereaux capturés au filet japonais, une plus grande proportion de colombidés capturés dans les pièges en V et une immense majorité des pigeons féraux capturés directement au nid ou à l'épuisette ($\chi2=3555,785$ ; ddl=12) (Figure 37).

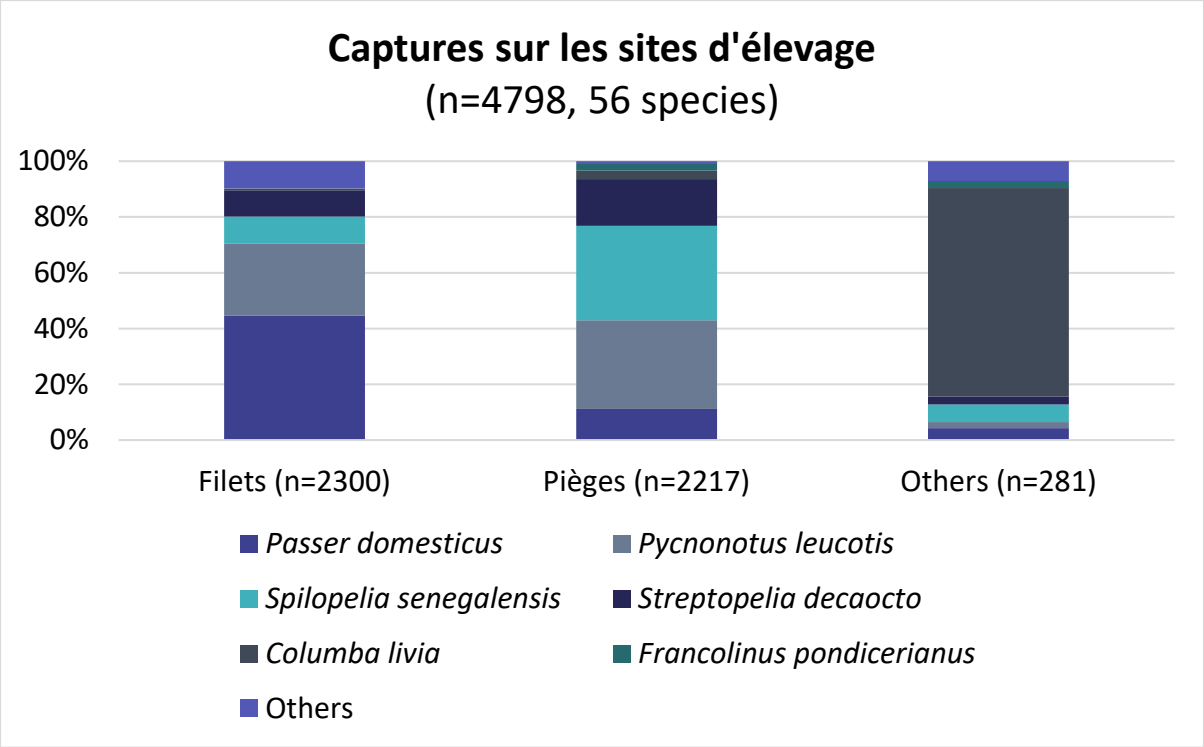



Figure 37. Proportions d'espèces capturées et baguées sur les sites du NARC et du SKHBC-AD entre janvier 2016 et décembre 2017 selon la méthode de capture utilisée.

Parmi les 4798 individus capturés, 536 (11,2%) ont été recapturés au moins une fois au cours des deux ans d'échantillonnage (Tableau 3). Les taux de recaptures étaient variables en fonction de l'espèce considérée (5,6% pour les moineaux domestiques, 14,4% pour les bulbuls à oreillons blancs, 9,6% pour les tourterelles maillées, 7,6% pour les tourterelles turques, 26,8% pour les pigeons féraux, 46,2% pour les francolins gris et 12,1% pour les autres espèces confondues), du site d'élevage (en moyenne 13,0% sur le NARC et 9,6% sur le SKHBC-AD ; $\chi2=75,92119$ ; ddl=6) et de la méthode de capture utilisée (en moyenne 8,0% avec les filets japonais, 13,9% avec les pièges en V et 22,8% avec les autres méthodes confondues ; $\chi2=265,2219$ ; ddl=12).

## b. Estimation des tailles de population des espèces dominantes

Grace au données de capture-recapture collectées, il nous a été possible d'estimer des tailles de populations pour les six espèces dominantes des sites d'élevages. Ces estimations ont révélé des populations importantes sur chacun des deux sites. Sur le site du NARC, la présence de près de 15000 individus a été estimée, dont 38,7% de moineaux domestiques et 32,8% de tourterelles maillées. Sur le site du SKHBC-AD, l'estimation est encore plus haute avec près de 36000 individus sur le site dont 38% de moineaux domestiques et 24,1% de bulbuls à oreillons blancs (Tableau 8).

Tableau 8. Estimations des tailles de populations des six espèces dominantes sur les sites du NARC et du SKHBC-AD entre janvier 2016 et décembre 2017.

| | NARC | | SKHBC-AD | |
|---|---|---|---|---|
| **Espèce** | **Nb Captures (Tx de recapture)** | **Taille de population** | **Nb Captures (Tx de recapture)** | **Taille de population** |
| ***Passer domesticus*** | 861 (5,7%) | **5781 [3982 - 7580]** | 422 (6,4%) | **13664 [2139 - 25189]** |
| ***Pycnonotus leucotis*** | 425 (25,4%) | **916 [830 - 1001]** | 867 (10,6%) | **8691 [2620 - 14762]** |
| ***Spilopelia senegalensis*** | 382 (8,9%) | **4899 [751 - 9047]** | 610 (9,5%) | **8006 [4124 - 11887]** |
| ***Streptopelia decaocto*** | 194 (8,8%) | **2238 [677 - 3800]** | 400 (7,0%) | **5483 [2368 - 8599]** |
| ***Columba livia*** | 276 (26,1%) | **1059 [665 - 1452]** | 19 (15,8%) | / |
| ***Francolinus pondicerianus*** | 23 (82,6%) | **35 [24 - 46]** | 42 (26,2%) | **136 [40 - 264]** |
| **Total** | 2161 (13,8%) | **14928 [6929 – 22926]** | 2360 (9,3%) | **35974 [11291 – 60071]** |

## 2. Caractérisation des communautés d'oiseaux sauvages des sites environnants

Au total, lors de 42 évènements de comptages sur les 31 transects répartis sur les 21 sites inclus dans l'étude, nous avons observé 5162 oiseaux appartenant à 45 espèces différentes (Tableau 9).

Tableau 9. Espèces et nombre d'individus observés sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017. * selon https://www.uaebirding.com/bird-checklists

| Nom scientifique | Nom commun | Comportement migratoire* | Printemps | Automne | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| ***Passer domesticus*** | **Moineau domestique** | **Resident** | **1243** | **1020** | **2263** |
| ***Spilopelia senegalensis*** | **Tourterelle maillée** | **Resident** | **471** | **484** | **955** |
| ***Pycnonotus leucotis*** | **Bulbul à oreillons blancs** | **Resident** | **261** | **307** | **568** |
| ***Streptopelia decaocto*** | **Tourterelle turque** | **Resident** | **258** | **265** | **523** |
| ***Francolinus pondicerianus*** | **Francolin gris** | **Resident** | **159** | **187** | **346** |
| *Vanellus indicus* | Vanneau indien | Resident | 39 | 74 | 113 |
| *Galerida cristata* | Cochevis huppé | Resident | 38 | 21 | 59 |
| *Euodice malabarica* | Capucin bec-de-plomb | Resident | 25 | 30 | 55 |
| *Prinia gracilis* | Prinia gracile | Resident | 20 | 18 | 38 |
| *Hirundo rustica* | Hirondelle rustique | Migrant | 6 | 29 | 35 |
| ***Columba livia*** | **Pigeon biset** | **Resident** | **15** | **19** | **34** |
| *Acridotheres tristis* | Martin triste | Resident | 6 | 15 | 21 |
| *Cinnyris asiaticus* | Souimanga asiatique | Resident | 11 | 7 | 18 |
| *Bubulcus ibis* | Héron garde-bœufs | Resident | 0 | 15 | 15 |
| *Upupa epops* | Huppe fasciée | Migrant | 7 | 5 | 12 |
| *Merops orientalis* | Guêpier d'Orient | Resident | 6 | 3 | 9 |
| *Apus pallidus* | Martinet pâle | Migrant | 8 | 0 | 8 |
| *Oenanthe isabellina* | Traquet isabelle | Migrant | 2 | 6 | 8 |
| *Psittacula krameri* | Perruche à collier | Resident | 3 | 4 | 7 |
| *Calidris minuta* | Bécasseau minute | Migrant | 6 | 0 | 6 |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Coracias benghalensis* | Rollier indien | Resident | 2 | 4 | 6 |
| *Lanius phoenicuroides* | Pie-grièche isabelle | Migrant | 2 | 4 | 6 |
| *Ptyonoprogne obsoleta* | Hirondelle du désert | Resident | 1 | 4 | 5 |
| *Sp.* | / | / | 4 | 1 | 5 |
| *Anthus campestris* | Pipit rousseline | Migrant | 4 | 0 | 4 |
| *Charadrius dubius* | Petit Gravelot | Migrant | 4 | 0 | 4 |
| *Motacilla alba* | Bergeronnette grise | Migrant | 3 | 1 | 4 |
| *Motacilla flava* | Bergeronnette printanière | Migrant | 1 | 3 | 4 |
| *Sylvia curruca* | Fauvette babillarde | Migrant | 0 | 4 | 4 |
| *Circus aeruginosus* | Busard des roseaux | Migrant | 0 | 3 | 3 |
| *Musicapa striata* | Gobemouche gris | Migrant | 0 | 3 | 3 |
| *Apus apus* | Martinet noir | Migrant | 0 | 2 | 2 |
| *Charadrius alexandrinus* | Pluvier à collier interrompu | Resident | 1 | 1 | 2 |
| *Falco tinnunculus* | Faucon crécerelle | Migrant | 1 | 1 | 2 |
| *Pycnonotus cafer* | Bulbul à ventre rouge | Resident | 1 | 1 | 2 |
| *Riparia riparia* | Hirondelle de rivage | Migrant | 0 | 2 | 2 |
| *Turdoides squamiceps* | Cratérope écaillé | Resident | 2 | 0 | 2 |
| *Anthus sp.* | / | / | 1 | 0 | 1 |
| *Anthus spinoletta* | Pipit spioncelle | Migrant | 1 | 0 | 1 |
| *Calidris temmincki* | Bécasseau de Temminck | Migrant | 1 | 0 | 1 |
| *Circus pygargus* | Busard cendré | Migrant | 0 | 1 | 1 |
| *Ixobrychus minutus* | Blongios nain | Migrant | 0 | 1 | 1 |
| *Oena capensis* | Tourterelle masquée | Resident | 0 | 1 | 1 |
| *Oenanthe pleschanka* | Traquet pie | Migrant | 1 | 0 | 1 |
| *Saxicola maurus* | Tarier de Sibérie | Migrant | 1 | 0 | 1 |
| *Sylvia communis* | Fauvette grisette | Migrant | 0 | 1 | 1 |
| **Total** | | | **2615** | **2547** | **5162** |

Les espèces migratrices représentent 53,3% des espèces recensées. Les résultats en fonction de la saison sont assez similaires avec 2615 oiseaux de 35 espèces différentes au printemps (45,7% et 54,3% d'espèces migratrices et résidentes, respectivement) et 2547 oiseaux de 35 espèces différentes en automne (42,9% et 57,1% d'espèces migratrices et résidentes, respectivement). Les six espèces identifiées comme dominantes sur les sites d'élevage le sont aussi sur les sites environnants, représentant 90,8% de l'échantillon (Figure 38).

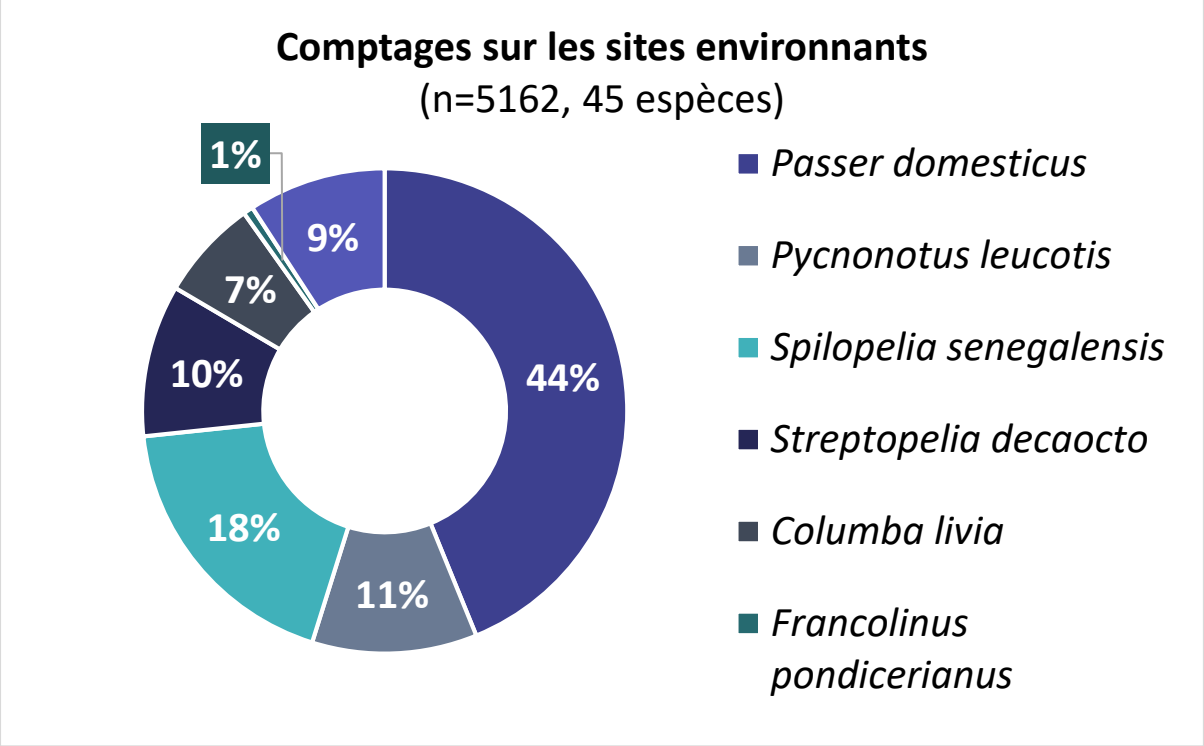



Figure 38. Proportions d'espèces observées sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017.

Néanmoins, des différences en termes d'abondance (nombre d'oiseaux) et de richesse (nombre d'espèces) ont été observées en fonction des sites visités (Figure 39).

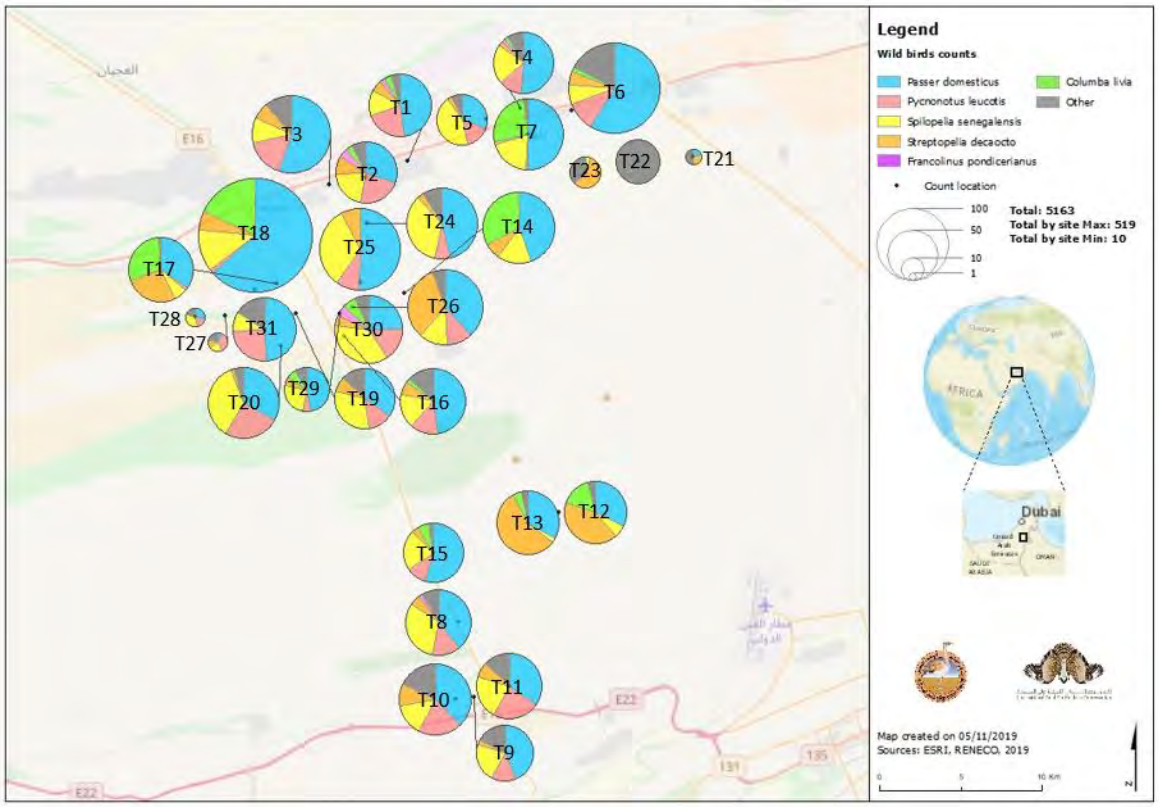



Figure 39. Proportions d'espèces observées sur chacun des transects réalisés sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017. Crédits : Reneco.

L'abondance minimum a été observée sur le site E4 (parcelle de forêt artificielle) avec seulement 7,3 oiseaux par transect tandis que l'abondance maximum a été observée sur le site E5 (élevage de volailles) avec 171,5 oiseaux par transect. L'abondance moyenne était de 88,9 oiseaux par transect (CI : 50,5 – 127,2) (Figure 40). La richesse spécifique minimum a été observée sur le site E12 (élevage de volailles) avec seulement quatre espèces tandis que la richesse maximum a été observée sur le site E10 (parc public) avec 20 espèces. La richesse moyenne était de 10,2 espèces (CI : 6,5 – 13,9).

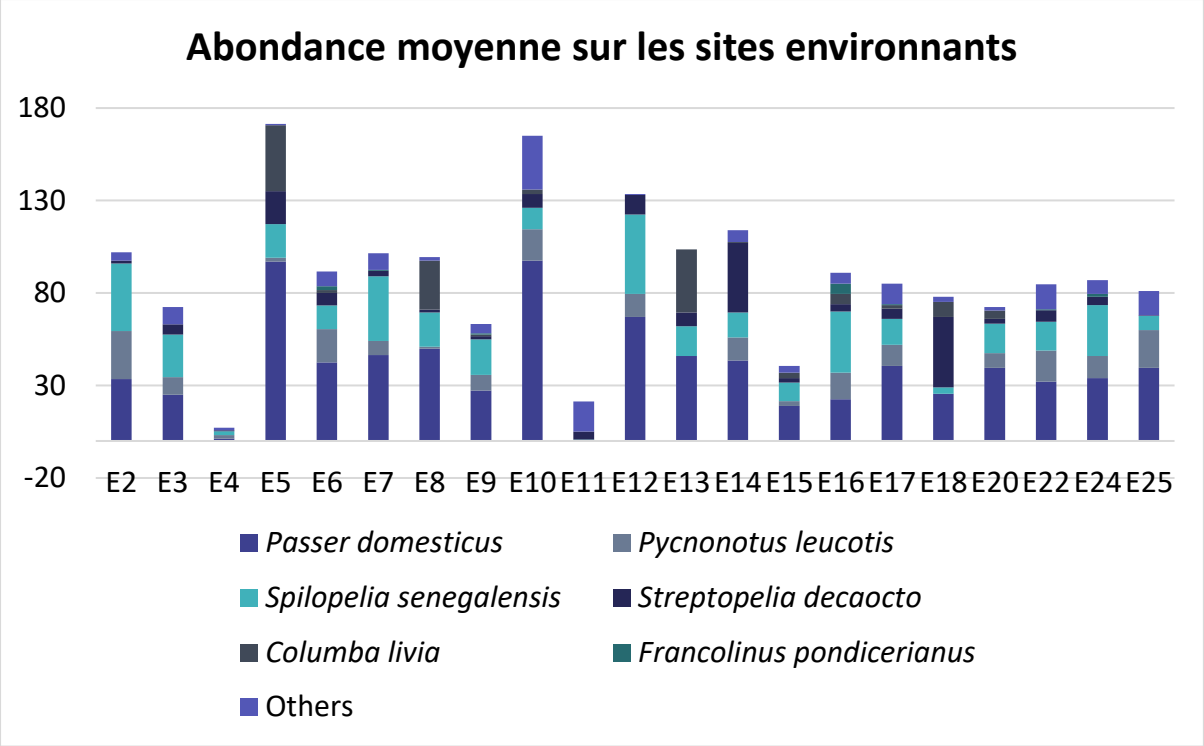



Figure 40. Abondance moyenne par espèce sur chacun des sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017.

Les proportions d'espèces observées sont fonction de la catégorie du site, avec notamment une nette prédominance des espèces identifiées comme dominantes sur les sites d'élevage au niveau des enclos à bétail et des fermes avicoles et une plus grande proportion d'espèces autres au niveau de la parcelle de forêt artificielle, du parc puclic et surtout des champs irrigués ($\chi 2=1809,885$ ; ddl=30) (Figure 41).

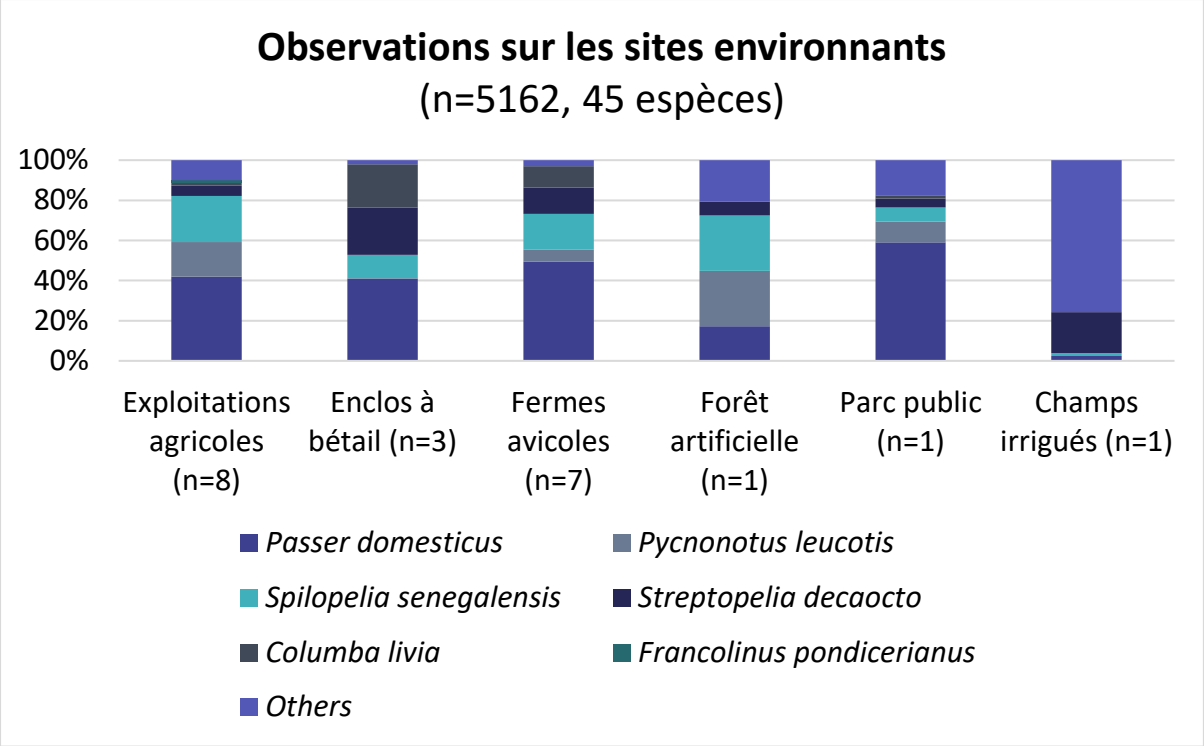



Figure 41. Proportions d'espèces observées sur les sites environnants à proximité du NARC et du SKHBC-AD entre mars et octobre 2017 en fonction de la catégorie du site visité.

En regroupant les sites par catégories, on observe des différences en termes d'abondance et de richesse (178) (Tableau 10). L'abondance (nombre d'oiseaux à l'hectare) est maximum au niveau du parc public qui concentre beaucoup d'oiseaux d'espèces différentes dans une zone réduite. Au contraire, elle est minimum au niveau de la parcelle de forêt artificielle et des champs irrigués qui malgré leurs superficies hébergent assez peu d'oiseaux. La richesse spécifique (nombre d'espèces) est maximum au niveau des fermes avicoles et elle est au contraire minimum au niveau de la parcelle de forêt artificielle. Les valeurs d'équitabilité (répartition des individus au sein des espèces) calculées montrent que les communautés de la plupart de ces sites sont dominées par un petit nombre d'espèces. Seules les communautés de la parcelle de forêt artificielle et, dans une moindre mesure, des champs irrigués semblent de composition plus homogène. Enfin, les valeurs de diversité spécifique (richesse spécifique et équitabilité spécifique) calculées montrent que ces communautés présentent des niveaux de biodiversité variables.

Tableau 10. Indices écologiques relatifs aux populations d'oiseaux sauvages des sites environnants.

| Site | Abondance (oiseaux/ha) | Richesse spécifique (nb espèces) | Equitabilité spécifique | Diversité spécifique (Shannon) |
|---|---|---|---|---|
| **Exploitations agricoles** | 8.6 | 13 | 0.55 | 2.05 |
| **Enclos à bétail** | 11.4 | 23 | 0.51 | 2.32 |
| **Fermes avicoles** | 14.9 | 31 | 0.48 | 2.50 |
| **Forêt artificielle** | 0.1 | 9 | 0.84 | 2.66 |
| **Parc public** | 34.5 | 20 | 0.54 | 2.33 |
| **Champs irrigués** | 0.1 | 14 | 0.61 | 1.92 |

## 3. Comparaison des communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevage et des sites environnants

Les communautés d'oiseaux sauvages des sites d'élevages du NARC et du SKHBC-AD ont été comparées entre elles et avec les communautés des sites environnants. Au final, toutes ces communautés apparaissent assez similaires avec une valeur de dissimilarité de Bray Curtis (différence en termes d'abondance d'espèces) de 0,36 entre les sites du NARC et du SKHBC-AD et de 0,32 entre les sites d'élevage et les sites environnants (Tableau 11).

Tableau 11. Indices écologiques relatifs aux populations d'oiseaux sauvages des sites d'élevage et des sites environnants.

| Site | Abondance (oiseaux/ha) | Richesse spécifique (nb espèces) | Equitabilité spécifique | Diversité spécifique (Shannon) | Dissimilarité (Bray Curtis) |
|---|---|---|---|---|---|
| **NARC** | 6,26 | 37 | 0,49 | 1,75 | 0,36 |
| **SKHBC-AD** | 4,08 | 44 | 0,47 | 1,79 | |
| **Sites d'élevage** | 4,89 | 56 | 0,46 | 1,86 | 0,32 |
| **Sites environnants** | 1,06 | 45 | 0,49 | 1,88 | |

En comparant les sites d'élevage entre eux, on s'aperçoit que l'abondance est plus élevée sur le NARC alors que la richesse spécifique est plus élevée sur le SKHBC-AD. Les valeurs d'équitabilité calculées, respectivement 0,49 et 0,47, montrent que les deux communautés sont dominées par un petit nombre d'espèces. Les valeurs de diversité spécifique calculées, respectivement 1,75 et 1,79, sont néanmoins assez proches, montrant que les deux communautés présentent le même niveau de biodiversité. En comparant les sites d'élevage avec les sites environnants, on s'aperçoit que la densité et la richesse spécifique sont plus élevées sur les sites d'élevage. Les valeurs d'équitabilité spécifique calculées, respectivement 0,46 et 0,49, confirment là encore que les deux communautés sont dominées par un petit nombre d'espèces. Les valeurs de diversité spécifique calculées, respectivement 1,86 et 1,88, sont là encore assez proches.

# 4. Caractérisation des déplacements des oiseaux sauvages entre les sites d'élevage et vers l'extérieur

## a. Détection des bagues colorées

En dépit des 2256 oiseaux équipés de bagues colorées, seulement un oiseau a été identifié sur les deux sites d'élevage. Il s'agit d'une tourterelle maillée identifiée H1253, capturée la première fois sur le site du NARC le 28 novembre 2016 dans le piège TN14 et recapturée sur le site du SKHBC-AD le 02 avril 2017 dans les filets FS096-FS100 situés à environ 3,7 kilomètres de son premier lieu de capture (Figures 42 et 43).



Figure 42. Tourterelle maillée H1253 capturée sur le site du NARC le 28 novembre 2016 et photographiée lors de sa recapture sur le site du SKHBC-AD le 02 avril 2017.
Crédits : G. Monchaux.

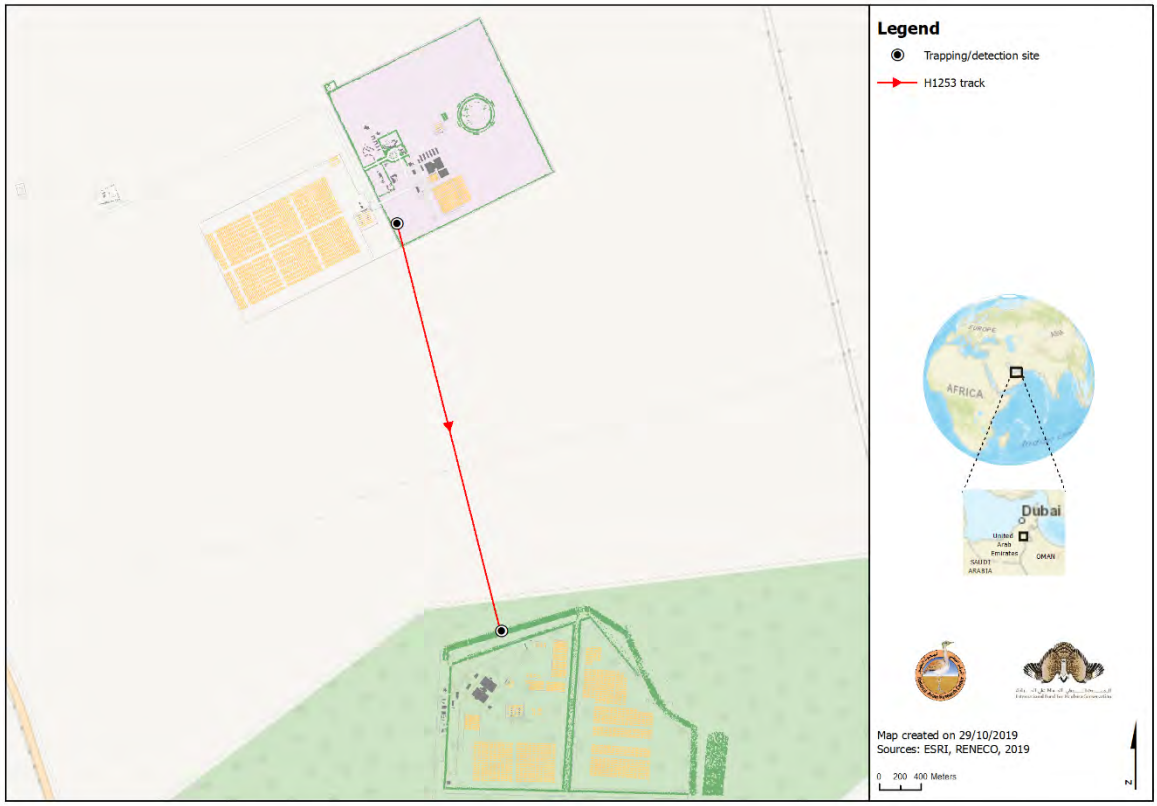



Figure 43. Déplacement de la tourterelle maillée H1253 entre les deux points de captures successifs TN14 et FS096-FS100. Crédits : Reneco.

De la même façon, en dépit des quelques 5162 oiseaux observés sur les sites environnants, seulement quatre oiseaux équipés de bagues colorées ont pu être observés. Ces quatre oiseaux sont tous des pigeons féraux capturés sur le site du NARC et observés le 26 mars 2017 dans un large groupe se reposant sur le site environnant E13 (enclos à bétail) situé à environ 3,8 kilomètres du NARC (Figure 44).



Figure 44. Photographie montrant un groupe de pigeons féraux avec parmi eux des individus équipés de bagues colorées rouges observés sur le site environnant numéro 13 le 26 mars 2017. Crédits : V. Motteau

### b. Détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage

L'analyse des photos prises par les pièges photographiques au niveau des points de détection a montré que la plupart d'entre eux étaient largement visités, principalement en matinée et en fin de journée (Figure 45). Néanmoins, les points de détection de la station numéro 3 située dans les dunes étaient largement moins visités que les points de détection des deux autres stations situées le long des corridors végétalisés.




Figure 45. Photographie du point de détection RA013 le 19 mars 2017 à 17h24 montrant un groupe de moineaux domestiques.

Ces photos ont mis en évidence la visite de 12 espèces différentes dont cinq des six des espèces identifiées comme dominantes sur les sites d'élevages et les sites environnants (Moineau domestique, Bulbul à oreillons blancs, Tourterelle maillée, Tourterelle turque et Francolin gris). Ces cinq espèces constituent l'essentiel des oiseaux photographiés.

Sur les 4401 oiseaux équipés de transpondeurs électroniques et au cours des 75 jours de détection, seulement un seul individu équipé a été détecté. Il s'agit d'un moineau domestique identifié C0930 capturé sur le site du SKHBC-AD le 14 avril 2016 dans le piège TS20 en tant que juvénile et détecté sur le point de détection RA015 situé à environ 3,8 kilomètres de son lieu de capture le 28 mars 2017 à 18h21 et le 29 mars 2017 à 18h22 (Figures 46 et 47).




Figure 46. Photographie du point de détection RA015 le 28 mars 2017 à 18h21 montrant un groupe de moineaux domestiques avec parmi eux l'individu C0930.




Figure 47. Déplacement du moineau domestique C0930 entre le point de capture TS20 et le point de détection RA015. Crédits : Reneco

## c. Suivi VHF des oiseaux sauvages du NARC

Les 17 oiseaux équipés ont été suivis jusqu'à la fin du protocole ou jusqu'à la perte du signal. Les petits émetteurs ont émis un signal pendant plus de quatre semaines après équipement (26 novembre 2017) pour les moineaux domestiques et jusqu'à cinq semaines après équipement (28 novembre 2017) pour les bulbuls à oreillons blancs. Les gros émetteurs ont émis un signal jusqu'à la fin du protocole, c'est-à-dire jusqu'à six semaines après équipement (05 décembre 2017).

L'analyse des signaux détectés a mis en évidence des différences interindividuelles dans les déplacements, certains individus passant la majeure partie de leur temps à l'intérieur du NARC, d'autres à l'extérieur et d'autres enfin réalisant des aller-retours réguliers entre l'intérieur et l'extérieur du NARC (Figure 48).

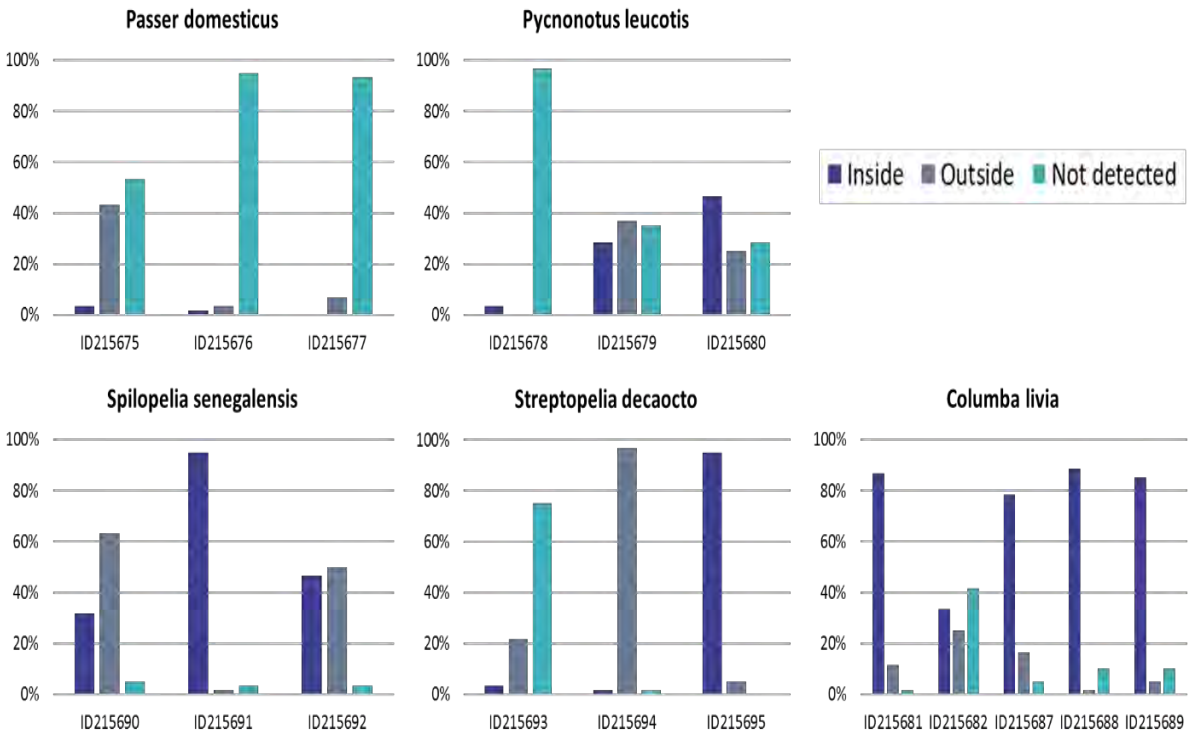



Figure 48. Proportions des signaux détectés à l'extérieur et à l'intérieur du NARC et non détectés pour les 17 individus équipés d'émetteurs VHF du 05 novembre au 05 décembre 2107.

L'analyse de la distribution temporelle des signaux a montré qu'il était possible pour certaines espèces de déterminer une heure de départ moyenne du NARC et une heure de retour moyenne au NARC (Figure 49). Par exemple, les tourterelles maillées équipées semblent majoritairement quitter le site entre 07:00 et 09:00 et y revenir entre 14:00 et 16:00. Les bulbuls à oreillons blancs équipés semblent quant à eux quitter majoritairement le site entre 09:00 et 11:00 et y revenir entre 16:00 et 18:00.

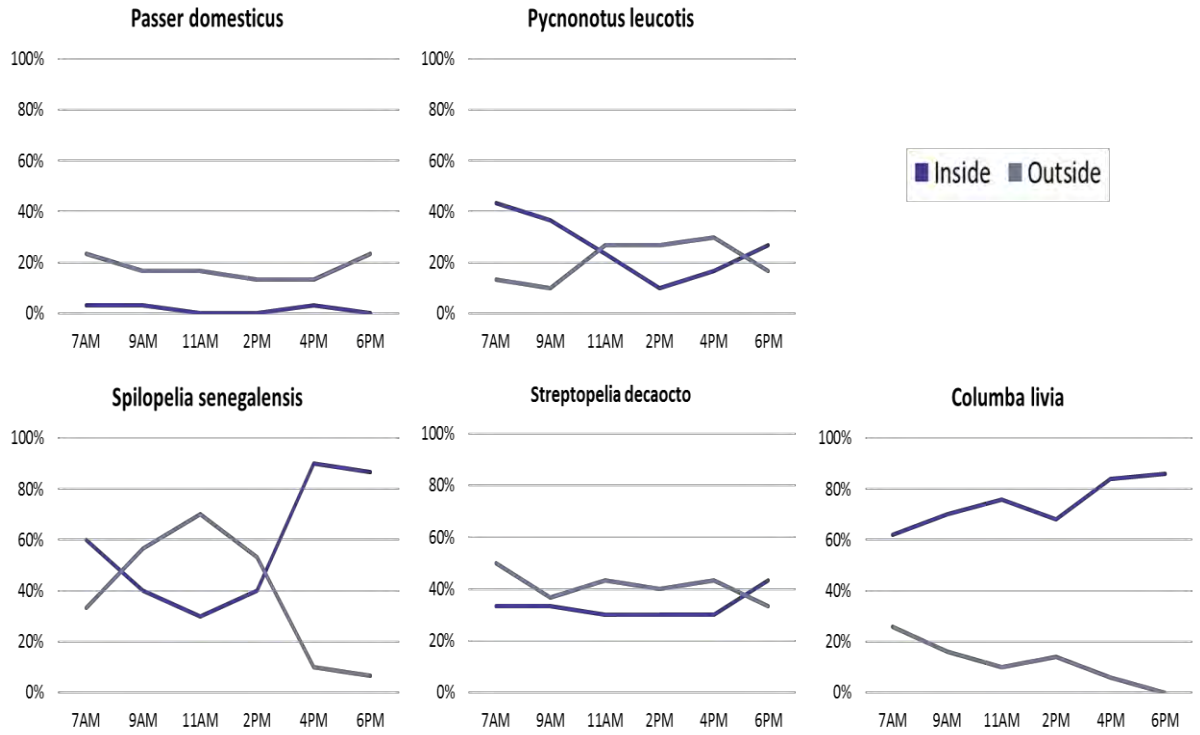



Figure 49. Distribution temporelle de la proportion moyenne de signaux détectés à l'extérieur et à l'intérieur du NARC pour les 17 individus équipés d'émetteurs VHF du 05 novembre au 05 décembre 2107. La proportion moyenne de signaux non détectés n'est pas représentée.

L'analyse de la direction des signaux extérieurs obtenus a permis de mettre en évidence que les oiseaux équipés ne se déplacent pas vers le sud en direction du SKHBC-AD mais au contraire vers le nord-est en direction de l'agglomération de Sweihan et de certains des sites environnants (Figure 50).

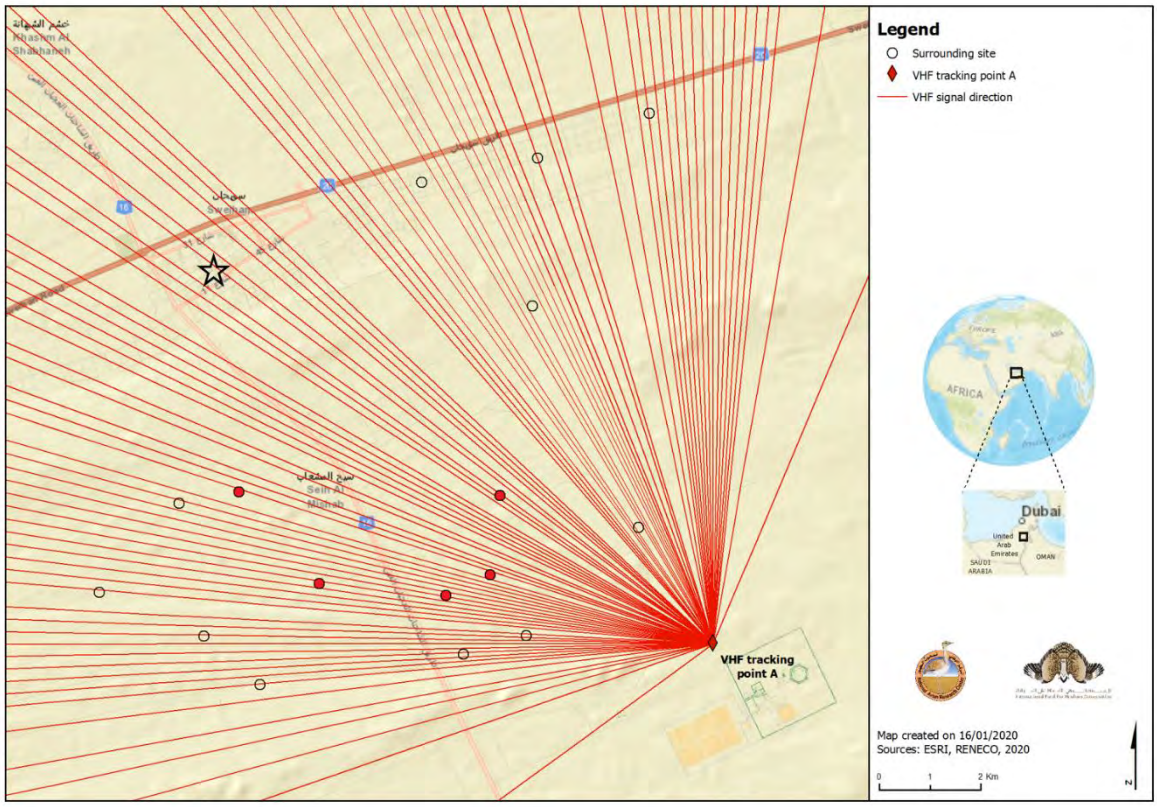



Figure 50. Directions des signaux détectés à l'extérieur du NARC pour les 17 individus équipés d'émetteurs VHF du 05 novembre au 05 décembre 2107. Les sites environnants signalés en rouge correspondant à des fermes avicoles. L'étoile noire correspond à l'agglomération de Sweihan. Crédits : Reneco.

# 5. Caractérisation des contacts entre oiseaux sauvages et outardes en captivité au sein des sites d'élevage

## a. Comptages en zone de volières

Au total, lors de 34 évènements de comptages en zones de volières sur 1726 mailles, nous avons observé 1889 oiseaux appartenant à 20 espèces différentes (Tableau 12). Parmi ces espèces, quatre espèces identifiées comme dominantes sur les sites d'élevage et les sites environnants (Moineau domestique, Bulbul à oreillons blancs, Tourterelle maillée et Tourterelle turque) représentent 89.4% de l'échantillon (Figure 51).

Tableau 12. Espèces et nombre d'individus observés dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017. Les outardes houbara observées durant ce protocole étaient toutes des outardes *free-range* échappées de captivité ou intentionnellement relâchées sur les sites au cours des années précédentes. * selon https://www.uaebirding.com/bird-checklists

| Nom scientifique | Nom commun | Comportement migratoire* | NARC | SKHBC-AD | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| ***Passer domesticus*** | **Moineau domestique** | **Resident** | **622** | **189** | **811** |
| ***Pycnonotus leucotis*** | **Bulbul à oreillons blancs** | **Resident** | **163** | **239** | **402** |
| ***Spilopelia senegalensis*** | **Tourterelle maillée** | **Resident** | **287** | **95** | **382** |
| *Galerida cristata* | Cochevis huppé | Resident | 75 | 21 | 96 |
| ***Streptopelia decaocto*** | **Tourterelle turque** | **Resident** | **32** | **49** | **81** |
| *Chlamydotis macqueeni* | Outarde houbara | Resident | 42 | 3 | 45 |
| *Oenanthe deserti* | Traquet du désert | Migrant | 18 | 6 | 24 |
| *Vannelus indicus* | Vanneau indien | Resident | 0 | 19 | 19 |
| *Hirundo rustica* | Hirondelle rustique | Migrant | 4 | 3 | 7 |
| *Merops persicus* | Guêpier de Perse | Migrant | 4 | 0 | 4 |
| *Alaemon alaudipes* | Sirli du désert | Resident | 3 | 0 | 3 |
| *Anthus campestris* | Pipit rousseline | Migrant | 3 | 0 | 3 |
| *Lanius meridionalis aucheri* | Pie-grièche méridionale (Moyen-Orient) | Resident | 2 | 1 | 3 |
| *Anas platyrhynchos* | Canard colvert | Resident/Migrant | 2 | 0 | 2 |
| *Motacilla cinerea* | Bergeronnette des ruisseaux | Migrant | 0 | 2 | 2 |
| *Corracias benghalensis* | Rollier indien | Resident | 1 | 0 | 1 |
| *Falco tinnunculus* | Faucon crécerelle | Migrant | 1 | 0 | 1 |
| *Oenanthe hispanica melanoleuca* | Traquet oreillard | Migrant | 0 | 1 | 1 |
| *Oenanthe pleschanka* | Traquet pie | Migrant | 0 | 1 | 1 |
| *Oenanthe sp.* | / | / | 1 | 0 | 1 |
| **Total** | | | **1260** | **629** | **1889** |

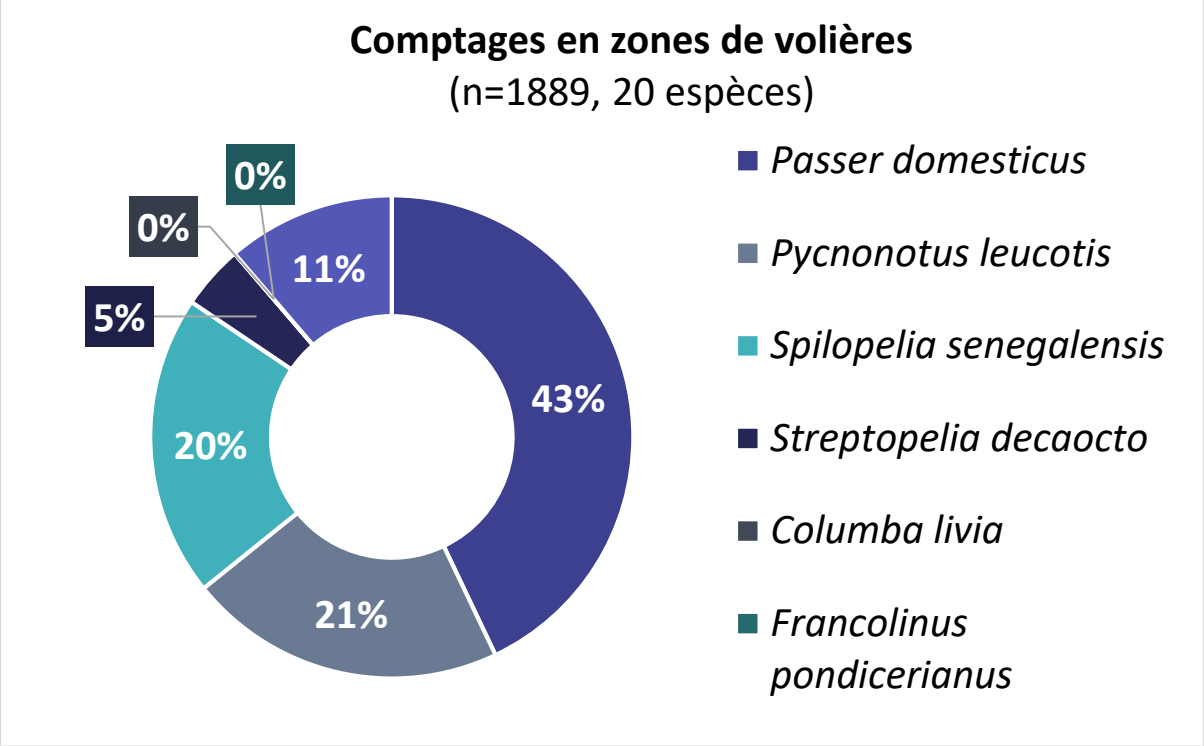



Figure 51. Proportion d'espèces observées dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017.

La communauté d'oiseaux sauvages des zones de volières a été comparée à celle des sites d'élevages du NARC et du SKHBC-AD et une différence modérée a été mise en évidence avec une valeur de dissimilarité de Bray Curtis de 0,46 (notamment beaucoup plus de moineaux domestiques, moins de bulbuls à oreillons blancs et de tourterelles turques, une absence totale de pigeons biset et de francolins gris et plus d'espèces autres). En moyenne, nous avons observé 1,9 oiseaux par maille (CI : 1,0 – 2,8) sur le NARC et 1,2 oiseaux par maille (CI : 0,4 -1,9) sur le SKHBC-AD. Les oiseaux ont été majoritairement observé en matinée sur les deux sites avec des pics assez nets vers 09:00 sur le NARC et vers 10:00 sur le SKHBC-AD (Figure 52).

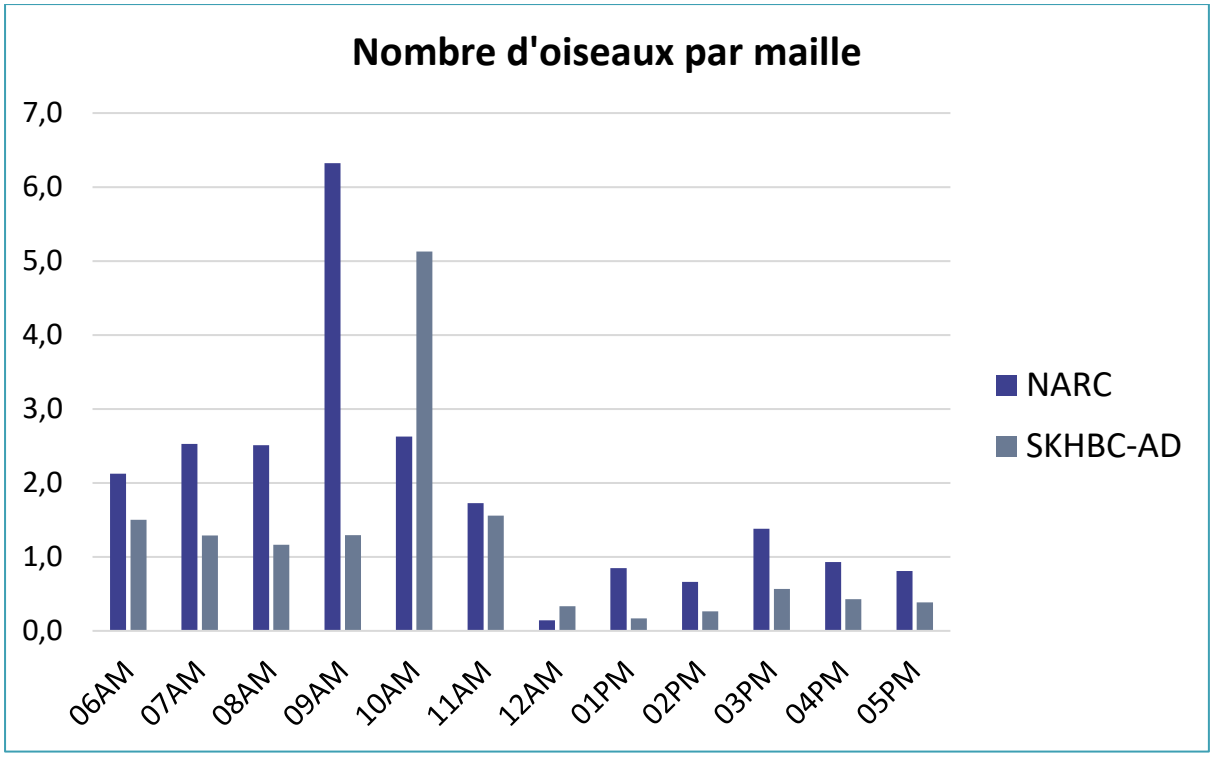



Figure 52. Distribution temporelle du nombre d'oiseaux observés par maille dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017.

Parmi les oiseaux observés, 47,2% l'ont été en vol au-dessus des volières (n=891), 40,3% perchés ou posés (n=762) et seulement 11,9% en recherche de nourriture (n=224). Parmi les oiseaux observés perchés, 89,6% ont été observés perchés sur les volières (n=683) alors que 7,6% ont été observés perchés ou posés à l'intérieur des volières (n=58), les autres ont été observés posés au sol. Parmi les oiseaux observés en recherche de nourriture, 18,8% ont été observés se nourrissant directement à l'intérieur des volières (n=42).

Au total, 36,1% des oiseaux observés l'ont été en contact indirect avec les outardes captives, c'est à dire perchés sur les volières (n=683) et 5,7% l'ont été en contact direct avec les outardes captives, c'est-à-dire à l'intérieur des volières (n=107). La majorité des contacts indirects impliquaient les espèces dominantes et notamment les passereaux, Moineau domestique (38,8%) et Bulbul à oreillons blancs (35,1%) ainsi que la Tourterelle maillée (17,4%). Les contacts directs quant à eux impliquaient quasi exclusivement les moineaux domestiques (64,4%) (Figure 53).

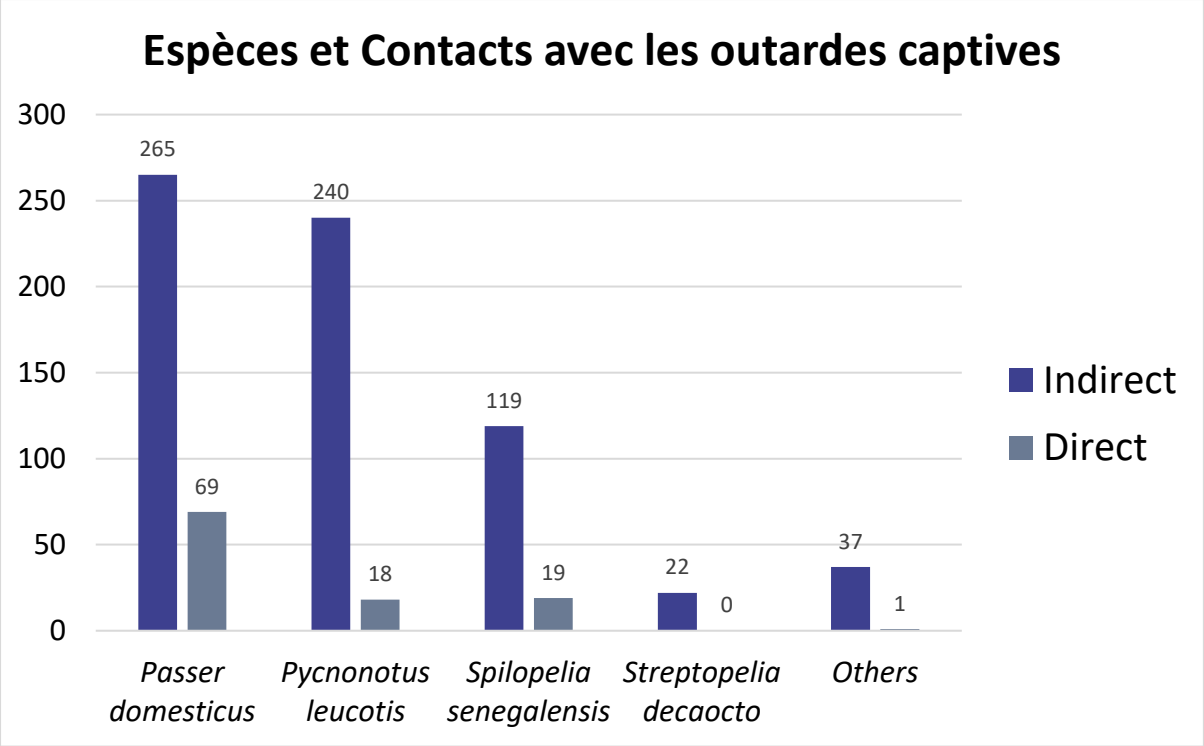



Figure 53. Composition en espèces des oiseaux observés en contact indirect ou direct avec les outardes captives dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre 2016 et novembre 2017.

## b. Analyse statistique des données de comptage en zone de volières

### i. Jeu de données global

**Analyse exploratoire**

La première étape de l'analyse exploratoire est d'obtenir un aperçu de la distribution de la variable réponse. Dans ce but, un histogramme de la fréquence observée des valeurs de comptage a été réalisé (Figure 54). Cet histogramme met clairement en évidence que la distribution présente à la fois une sur-dispersion et un excès de zéros, ce qui doit être pris en compte lors de la modélisation.

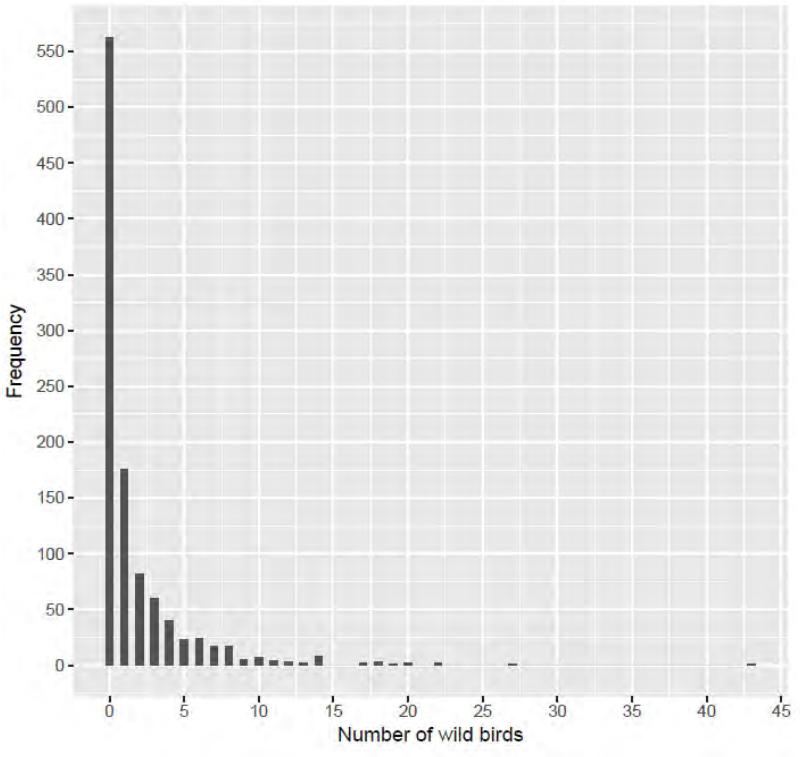
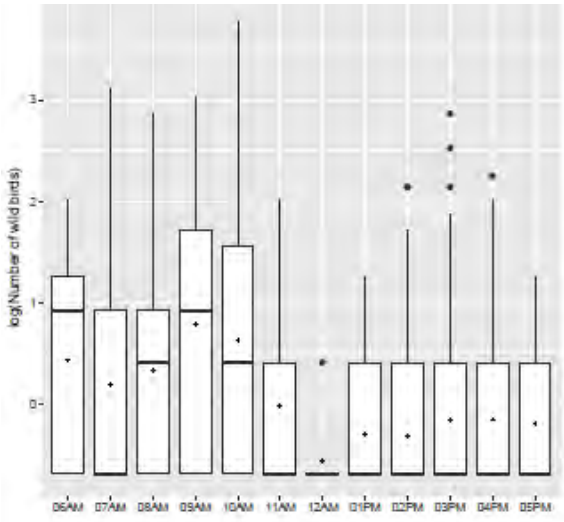
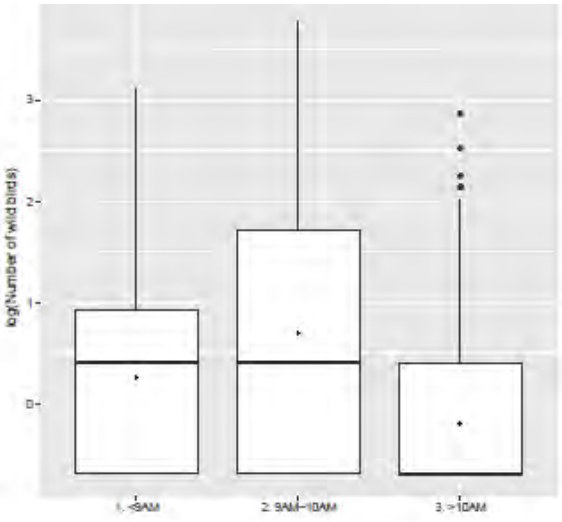



Figure 54. Distribution de la fréquence du nombre d'oiseaux observés.

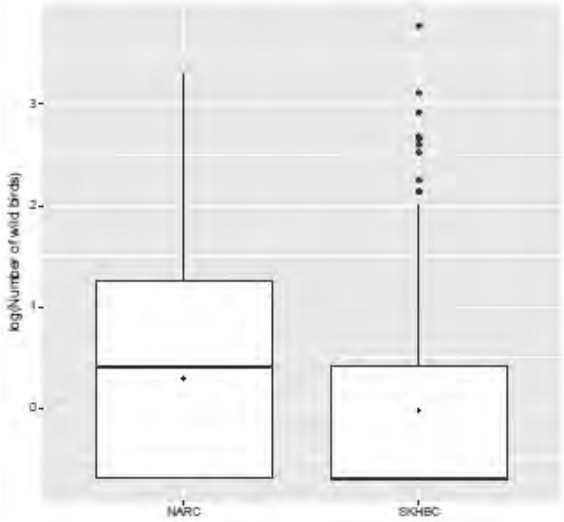
La deuxième étape de l'analyse exploratoire est de regarder les relations deux-à-deux obtenues entre la variable réponse et chacune des variables explicatives pour mettre en avant les potentielles relations partielles (Figure 55). Par soucis de clarté, la variable réponse a été log-transformée (tous les modèles de comptage présentés utilisent un lien log par défaut). En présence de zéros, une fonction de convenance a été utilisée de façon à fournir un logarithme continu ($\log_Number = log\,(Number + 0.5)$). Des tests non-paramétriques ont été réalisés afin de tester la significativité des différences observées du rang moyen d'oiseaux observés entre niveaux.



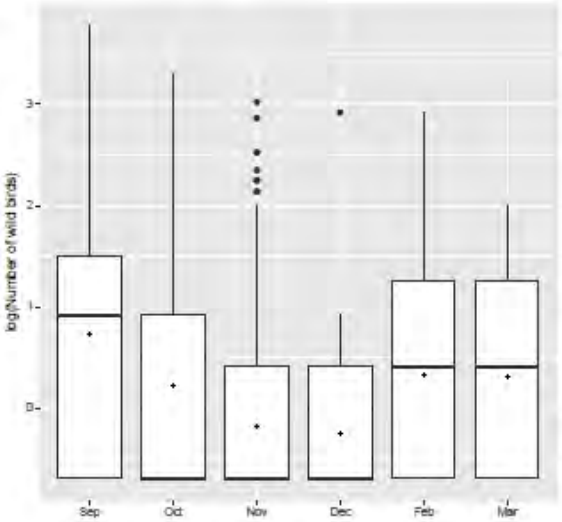

(a) Time



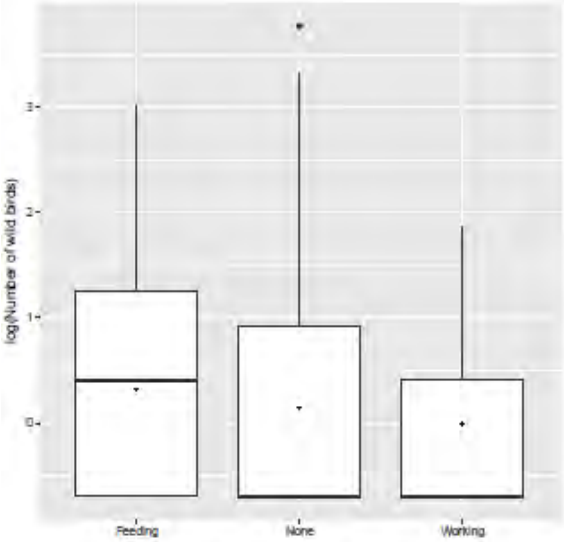

(b) Time in 3 classes



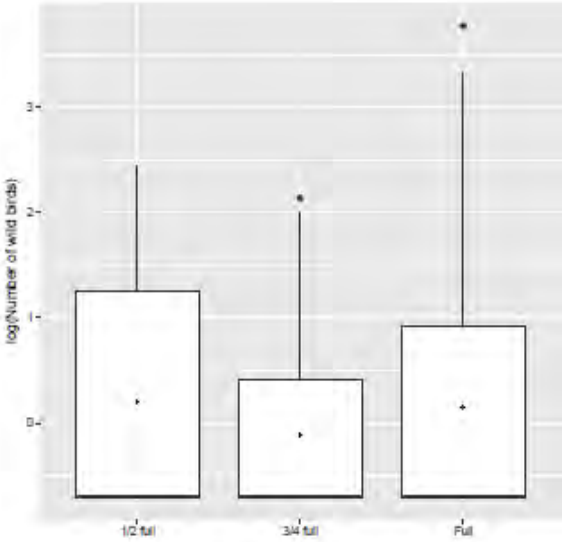

(c) Center




(d) Month




(e) Human activity




(f) Occupancy rate

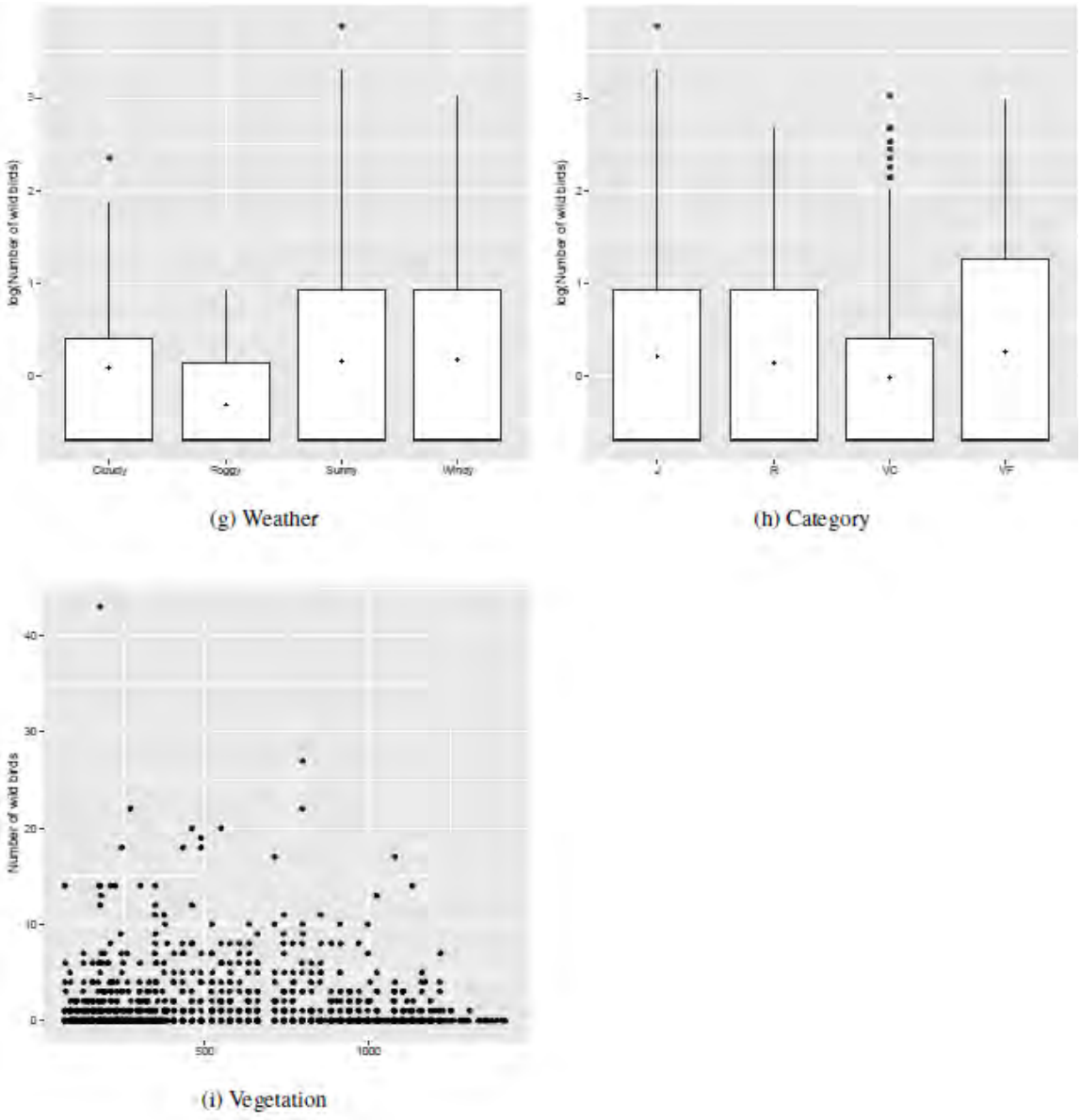



Figure 55. Relations entre la variable réponse (nombre d'oiseaux observés) et chacun des paramètres enregistrés.

La distribution du nombre d'oiseaux observés en fonction de l'heure de la journée (Figure 55(a)) montre que la médiane d'oiseaux observés est plus élevée entre 9am et 10am, résultat confirmé par le test non-paramétrique. C'est pourquoi la variable Temps a été modifiée et catégorisée en 3 classes (<9am, 9am-10am, >10am).

Les variables pour lesquelles on observe un effet significatif entre niveaux sont Center, Time, Time.class, Month et Category.

**Modélisation des données de comptage**

Les différentes distributions adaptées aux données de comptage ont été ajustées aux données en utilisant trois GLM (Poisson, Poisson généralisé et Binomial négatif) et deux modèles de Hurdle.

Pour les GLM, la relation entre la moyenne conditionnelle du nombre d'oiseaux observés $E[y\mathrm{i}|x\mathrm{i}] = \mu\mathrm{i}$ et les paramètres $x$i est spécifiée par une fonction lien $\log(\mu\mathrm{i}) = x_i^T\beta$.

La première partie des deux modèles Hurdle est un modèle binomial négatif avec une fonction lien $logit\left(\frac{\pi\mathrm{i}}{1-\pi\mathrm{i}}\right) = z_i^T\gamma$ où πi est la probabilité que l'observation i prenne une valeur positive ou non. La deuxième partie des modèles est soit un modèle de Poisson partiel soit un modèle binomial négatif avec une fonction lien log qui ne s'ajuste qu'aux valeurs positives $\log(\mu\mathrm{i}) = x_i^T\beta$.

Les paramètres pris en compte pour la modélisation sont les suivantes (en gras, les niveaux les plus représentés, définis comme niveaux de référence) :

- Center : **NARC**, SKHBC-AD
- Time.class : <9AM, **9AM-10AM**, >10AM
- Month : Sept, **Oct**, Nov, Dec, Feb, Mar
- Weather : Foggy, Cloudy, Windy, **Sunny**
- Category : **J**, R, VC, VF
- Human.activity : Working, Feeding, **None**
- Occupancy.rate : ½ full, ¾ full, **Full**
- Vegetation

Les résultats de l'ANOVA (sauf pour GP, non disponible sous R) et le résumé des valeurs estimées des coefficients des GLM et des modèles Hurdle sont présentés dans les Tableaux 13, 14 et 15, respectivement. Les résultats complets sont disponibles en annexe II.

Tableau 13. Table d'ANOVA des différentes variables selon les différents modèles.

| Variable | Poisson | Quasi-Poisson | NB | Hurdle Poisson | Hurdle NB |
|---|---|---|---|---|---|
| Center | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| Month | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.030 |
| Weather | 0.000 | 0.185 | 0.280 | 0.097 | 0.461 |
| Category | 0.000 | 0.008 | 0.014 | 0.011 | 0.208 |
| Human.activity | 0.000 | 0.117 | 0.528 | 0.053 | 0.464 |
| Occupancy.rate | 0.739 | 0.931 | 0.849 | 0.856 | 0.983 |
| Vegetation | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.017 |
| Time.class | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |

Tableau 14. Résumé des GLM.

| Distribution | Poisson | | | | NB |
|---|---|---|---|---|---|
| Method | ML | Adjusted | Quasi | Generalized ML | ML |
| (Intercept) | 2.668*** | 2.668*** | 2.668*** | 1.762*** | 2.801*** |
| | (0.097) | (0.200) | (0.199) | (0.175) | (0.229) |
| Center_SKHBC | -1.189*** | -1.189*** | -1.189*** | -1.273*** | -1.482*** |
| | (0.077) | (0.176) | (0.159) | (0.136) | (0.177) |
| Month_Sep | 0.431*** | 0.431** | 0.431*** | 0.373*** | 0.522*** |
| | (0.061) | (0.152) | (0.126) | (0.113) | (0.153) |
| Month_Nov | -0.392*** | -0.392* | -0.392** | -0.403*** | -0.480*** |
| | (0.072) | (0.159) | (0.148) | (0.119) | (0.134) |
| Month_Dec | -0.353. | -0.353 | -0.353 | -0.604 | -0.311 |
| | (0.200) | (0.645) | (0.411) | (0.367) | (0.354) |
| Month_Feb | -0.276** | -0.276 | -0.276 | -0.226 | -0.147 |
| | (0.097) | (0.202) | (0.199) | (0.169) | (0.216) |
| Month_Mar | -0.332* | -0.332. | -0.332 | -0.012 | -0.422 |
| | (0.145) | (0.175) | (0.298) | (0.225) | (0.311) |
| Weather_Cloudy | -0.420* | -0.420 | -0.420 | -0.277 | -0.349 |
| | (0.191) | (0.361) | (0.391) | (0.309) | (0.368) |
| Weather_Foggy | -1.337** | -1.337* | -1.337 | -0.781 | -1.165. |
| | (0.505) | (0.562) | (1.036) | (0.608) | (0.662) |
| Weather_Windy | 0.101 | 0.101 | 0.101 | 0.113 | -0.043 |
| | (0.077) | (0.168) | (0.158) | (0.133) | (0.165) |
| Category_R | -0.140. | -0.140 | -0.140 | -0.013 | -0.084 |
| | (0.083) | (0.172) | (0.171) | (0.140) | (0.170) |
| Category_VC | -0.374*** | -0.374* | -0.374** | -0.292** | -0.363** |
| | (0.066) | (0.155) | (0.135) | (0.112) | (0.132) |
| Category_VF | 0.087 | 0.087 | 0.087 | 0.134 | 0.097 |
| | (0.058) | (0.140) | (0.120) | (0.104) | (0.131) |
| Human.activity_Feeding | -0.196* | -0.196 | -0.196 | -0.135 | -0.022 |
| | (0.091) | (0.214) | (0.188) | (0.159) | (0.200) |
| Human.activity_Working | -0.684*** | -0.684* | -0.684 | -0.365 | -0.412 |
| | (0.204) | (0.347) | (0.418) | (0.308) | (0.347) |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.026 | 0.026 | 0.026 | 0.144 | -0.107 |
| | (0.109) | (0.178) | (0.223) | (0.183) | (0.238) |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.143 | -0.143 | -0.143 | -0.154 | -0.130 |
| | (0.199) | (0.353) | (0.408) | (0.331) | (0.360) |
| Vegetation | -0.002*** | -0.002*** | -0.002*** | -0.002*** | -0.002*** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.000) | (0.000) | (0.000) |
| Time.class_1. <9AM | -0.539*** | -0.539*** | -0.539*** | -0.373*** | -0.563*** |
| | (0.060) | (0.136) | (0.124) | (0.107) | (0.138) |
| Time.class_3. >10AM | -1.334*** | -1.334*** | -1.334*** | -0.996*** | -1.262*** |
| | (0.067) | (0.142) | (0.137) | (0.109) | (0.130) |
| Log Likelihood | -2190.2 | NA | NA | -1600.0 | -1606.8 |
| AIC | 4420.4 | NA | NA | 3242.0 | 3255.7 |
| BIC | 4519.4 | NA | NA | 3345.9 | 3359.6 |

Standard errors in parentheses. . p < 0.10, * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001

Tableau 15. Résumé des modèles Hurdle.

| Distribution | Count-component | | Zero-component |
|---|---|---|---|
| | Poisson | Negative-binomial | Binomial |
| (Intercept) | 2.281*** | 2.144*** | 3.059*** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.000) |
| Center_SKHBC | -0.557*** | -0.814*** | -2.026*** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.000) |
| Month_Sep | 0.262*** | 0.342· | 0.690** |
| | (0.000) | (0.061) | (0.003) |
| Month_Nov | -0.166* | -0.286· | -0.517** |
| | (0.035) | (0.100) | (0.003) |
| Month_Dec | 0.219 | -0.017 | -0.624 |
| | (0.314) | (0.973) | (0.173) |
| Month_Feb | -0.234* | -0.198 | -0.047 |
| | (0.017) | (0.419) | (0.880) |
| Month_Mar | -0.387* | -0.679· | 0.074 |
| | (0.016) | (0.063) | (0.860) |
| Weather_Cloudy | -0.236 | -0.392 | -0.289 |
| | (0.271) | (0.391) | (0.558) |
| Weather_Foggy | -1.433 | -1.683 | -0.727 |
| | (0.136) | (0.171) | (0.313) |
| Weather_Windy | 0.114 | -0.029 | -0.038 |
| | (0.149) | (0.884) | (0.866) |
| Category_R | -0.176· | -0.216 | 0.015 |
| | (0.056) | (0.307) | (0.949) |
| Category_VC | -0.163* | -0.264 | -0.400* |
| | (0.026) | (0.135) | (0.023) |
| Category_VF | 0.052 | 0.103 | 0.040 |
| | (0.397) | (0.522) | (0.827) |
| Human.activity_Feeding | -0.128 | -0.053 | -0.006 |
| | (0.191) | (0.826) | (0.983) |
| Human.activity_Working | -0.518* | -0.582 | -0.157 |
| | (0.038) | (0.220) | (0.723) |
| Occupancy.rate_1/2 full | -0.047 | -0.048 | 0.028 |
| | (0.680) | (0.867) | (0.930) |
| Occupancy.rate_3/4 full | 0.080 | 0.035 | -0.336 |
| | (0.714) | (0.946) | (0.466) |
| Vegetation | -0.001*** | -0.001* | -0.003*** |
| | (0.000) | (0.017) | (0.000) |
| Time.class_1. <9AM | -0.420*** | -0.567*** | -0.465* |
| | (0.000) | (0.001) | (0.019) |
| Time.class_3. >10AM | -1.005*** | -1.248*** | -1.045*** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.000) |
| Log(theta) | NA | -0.363 | NA |
| | | (0.106) | |
| Log Likelihood | -1852.0 | -1588.5 | |
| AIC | 3784.1 | 3258.9 | |
| BIC | 3982.0 | 3461.8 | |

Standard errors in parentheses. · p < 0.10, * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001

Tous les modèles s'accordent sur un effet significatif des variables Center, Month, Vegetation et Time.class sur la moyenne conditionnelle du nombre d'oiseaux observés, ce qui corrobore les résultats de l'analyse exploratoire, la variable Vegetation étant significative lorsqu'une distribution paramétrique est utilisée. La variable Category est aussi toujours significative sauf dans le modèle Hurdle binomial négatif où elle n'affecte que la composante nulle.

Ce résultat est aussi en accord avec les scores d'importance obtenus pour chaque variable par la forêt d'arbres décisionnels, Time.class et Center étant les variables les plus importantes (Figure 56).

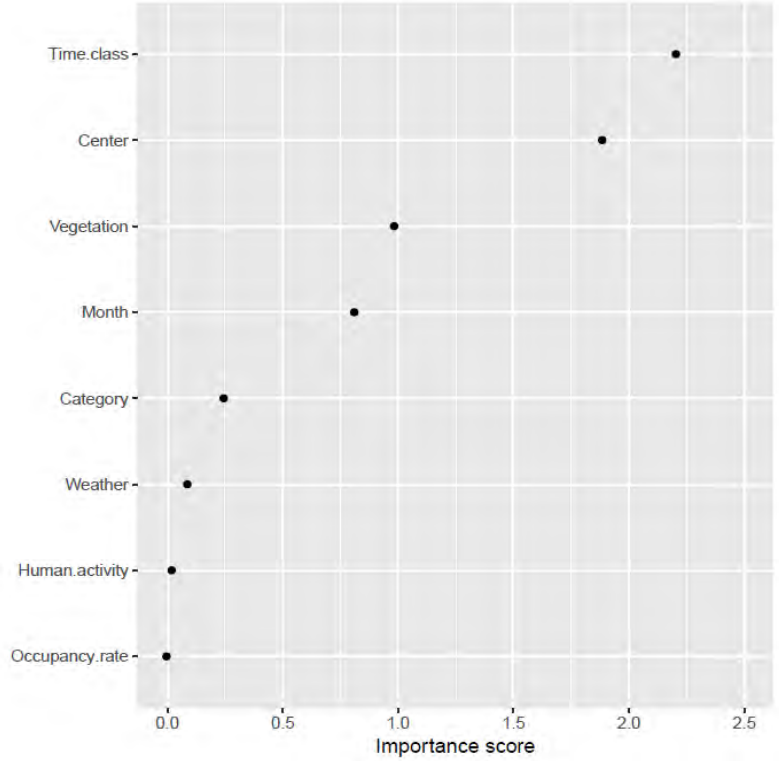



Figure 56. Scores d'importance de chaque variable selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres.

Le modèle de Poisson met en évidence un effet significatif de toutes les variables sauf Occupancy.rate. Néanmoins, les résultats du test de Wald semblent trop optimistes en raison d'une mauvaise spécification de la vraisemblance. La sur-dispersion présente dans le jeu de données signalée lors de l'analyse exploratoire a donc été prise en compte par l'ajustement du test de Wald via l'utilisation d'erreurs sandwich standards.

Le modèle de Quasi-Poisson obtenu a mis en évidence une dispersion estimée de 4.20 ce qui est largement supérieur à 1, confirmant la sur-dispersion des données. Le Tableau 3 montre que les coefficients pour les modèles de Poisson ajusté et Quasi-Poisson sont identiques à ceux du modèle de Poisson mais que les erreurs standards et les p-values sont différentes. Ainsi, certains niveaux ne sont plus significatifs lorsque la sur-dispersion est prise en compte comme par exemple les mois de Février ou Décembre, la météo nuageuse, la catégorie R ou l'activité de nourrissage.

Selon le modèle ajusté à la distribution de Poisson généralisée, le ratio du nombre moyen d'oiseaux observés sur SKHBC-AD comparé à NARC, toute choses égales par ailleurs, est donné par :

$$\frac{Number_{SKHBC-AD}}{Number_{NARC}} = \exp(-1.27) = 0.28$$

En d'autres termes, le nombre moyen d'oiseaux observés sur SKHBC-AD est 3.6 fois plus faible que sur NARC.

Dans les modèles de Hurdle, les variables Center, Month (particulièrement le mois de Septembre) et Time.class sont fortement significatives à la fois pour la composante nulle et la composante de comptage. Lorsqu'on utilise une distribution binomiale négative, la catégorie VC a un effet significatif sur la probabilité d'observer des oiseaux mais pas sur le nombre d'oiseaux observés.

D'après l'AIC, le ratio de la vraisemblance et le test de Vuong, les modèles de type binomial négatif sont plus appropriés que les modèles de type Poisson, en raison de la sur-dispersion des données. De plus, les versions Hurdle des différents modèles ne sont significativement meilleures que pour le modèle de Poisson. Le meilleur modèle pour prendre en compte la sur-dispersion semble donc être le modèle de Poisson généralisé, même si le modèle binomial négatif et sa version Hurdle ont des AIC assez comparables.

L'ajustement de ces modèles peut être visualisé sur les rootogrammes de la Figure 57. La ligne en zéro permets de visualiser facilement si le modèle est sous ou sur-ajusté. Les barres représentent la différence entre les valeurs observées et prédites.

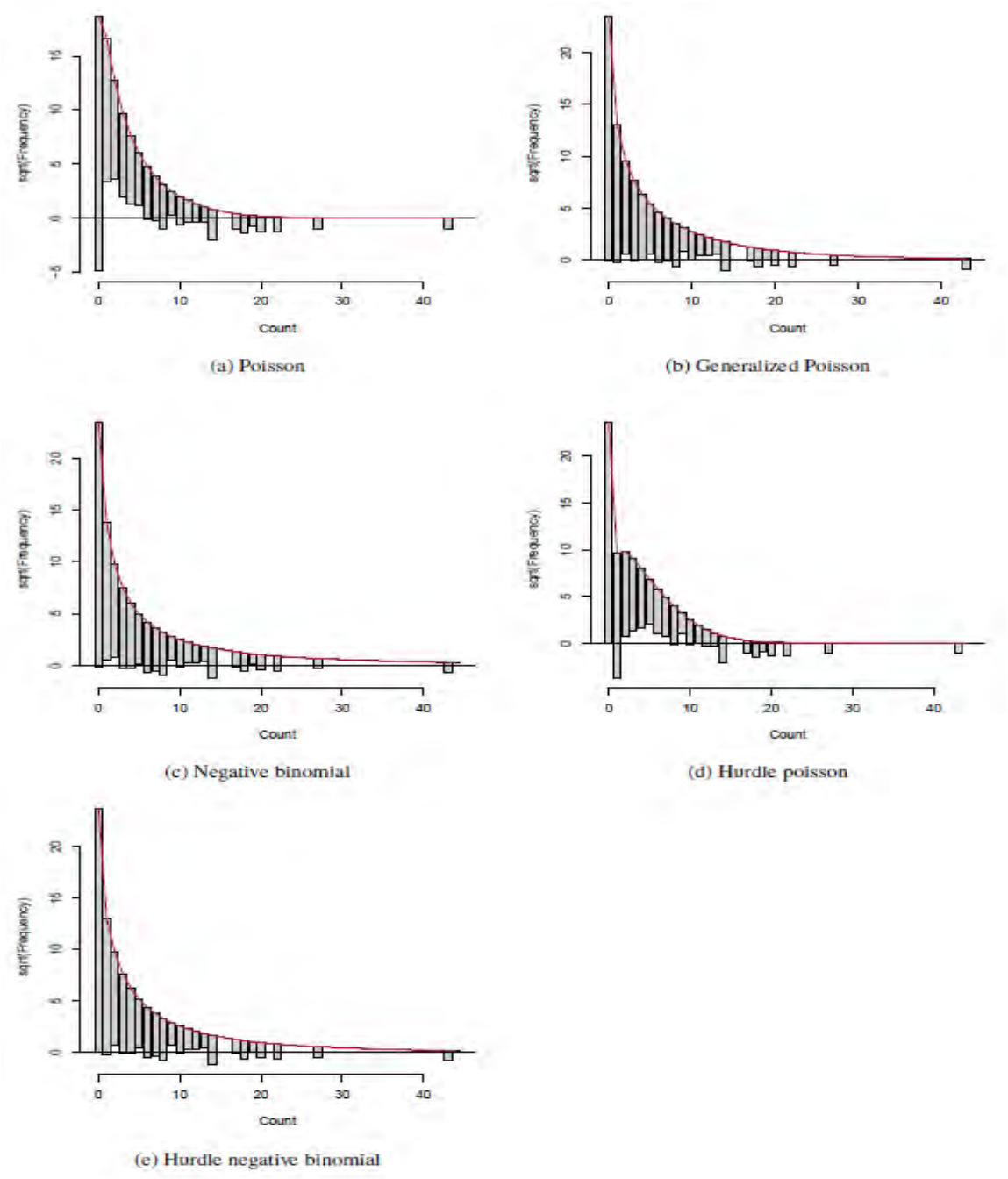



Figure 57. Rootogrammes des modèles de comptages

Ainsi, le modèle de Poisson sous-estime dramatiquement le nombre de zéros et sur-estime les valeurs comprises entre 1 et 5. Le même phénomène peut être observé pour sa version Hurdle avec une sous-estimation des 1 et une sur-estimation des valeurs comprises entre 2 et 7 puisque par construction le nombre de zéros prédit est égal au nombre de zéros observé. Au-dessus de la valeur 14, aucun modèle ne prédit de valeur, ils font donc tous preuve de sous-estimation.

**Analyse prédictive**

Les distributions des RMSE et MAE de chaque processus (sélection de variables pour un modèle) sont présentées dans les Figures 58 et 59.

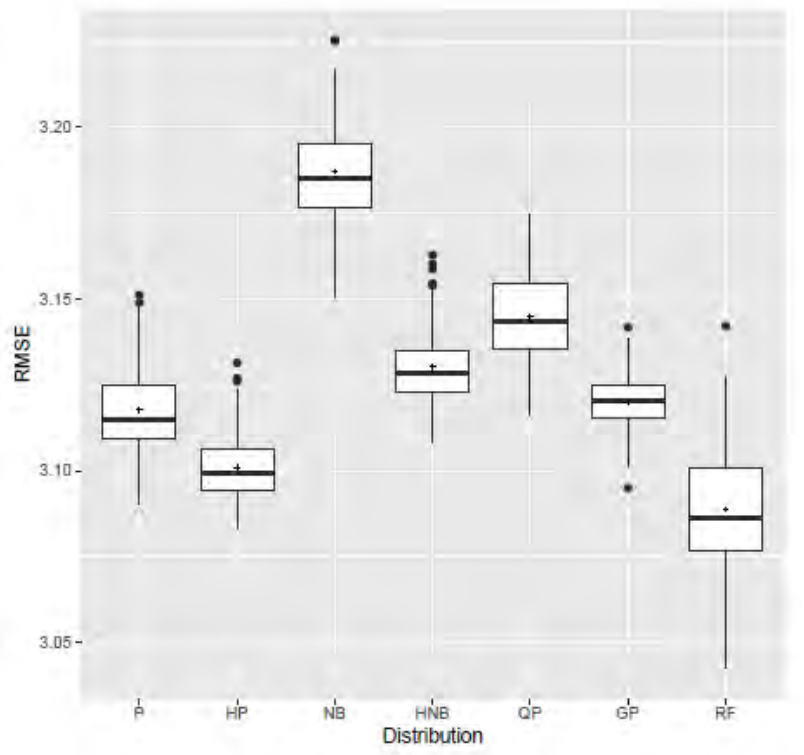



Figure 58. Distribution des RMSE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données.

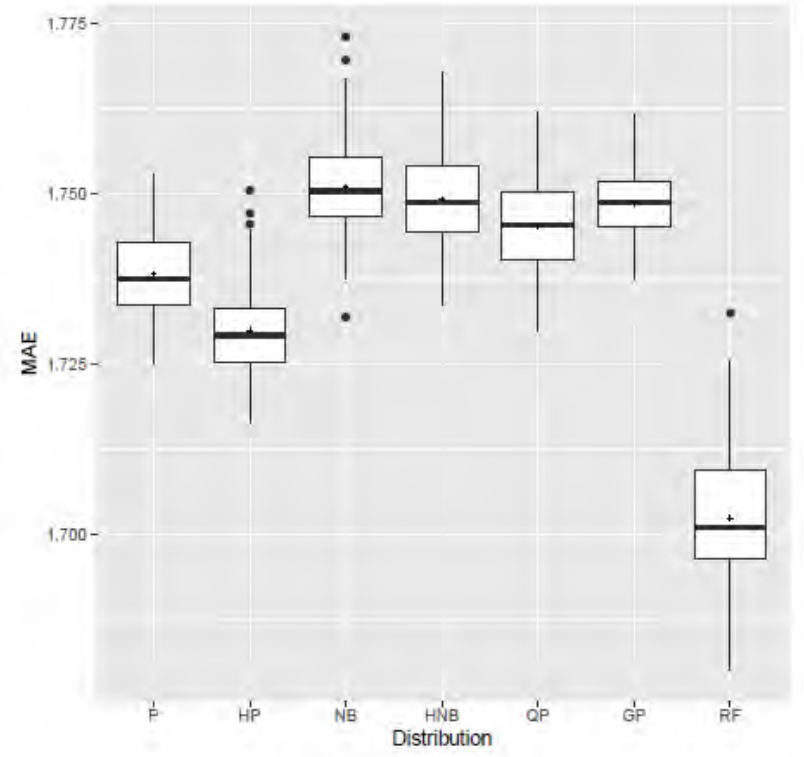



Figure 59. Distribution des MAE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données.

Les tests non-paramétriques montrent que le processus de sélection de variables selon la méthode de la forêt d'arbres décisionnels à 1000 répétitions donne un rang moyen de RMSE et de MAE significativement plus bas que les autres modèles, suivi par le modèle de Poisson et sa version Hurdle. Ces trois modèles ont donc été choisis pour la prédiction de nouvelles données.

Les résultats de l'ANOVA et le résumé des coefficients estimés des modèles Poisson et Hurdle Poisson avec pour chacun d'eux une sélection régressive des variables basée sur l'AIC sont présentés dans les Tableaux 16, 17, 18 ,19 et 20, respectivement.

Tableau 16. ANOVA du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Center | 232.98 | 1 | 0.0000 |
| Month | 125.34 | 5 | 0.0000 |
| Weather | 20.13 | 3 | 0.0002 |
| Category | 49.47 | 3 | 0.0000 |
| Human.activity | 18.21 | 2 | 0.0001 |
| Vegetation | 217.34 | 1 | 0.0000 |
| Time.class | 446.41 | 2 | 0.0000 |

Tableau 17. Résumé du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.6682 | 0.0970 | 27.51 | 0.0000 |
| Center_SKHBC | -1.1915 | 0.0765 | -15.57 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.4323 | 0.0611 | 7.08 | 0.0000 |
| Month_Nov | -0.3927 | 0.0723 | -5.43 | 0.0000 |
| Month_Dec | -0.3489 | 0.2001 | -1.74 | 0.0812 |
| Month_Feb | -0.2719 | 0.0958 | -2.84 | 0.0046 |
| Month_Mar | -0.3258 | 0.1437 | -2.27 | 0.0234 |
| Weather_Cloudy | -0.4168 | 0.1905 | -2.19 | 0.0287 |
| Weather_Foggy | -1.3315 | 0.5051 | -2.64 | 0.0084 |
| Weather_Windy | 0.1010 | 0.0771 | 1.31 | 0.1902 |
| Category_R | -0.1382 | 0.0833 | -1.66 | 0.0969 |
| Category_VC | -0.3723 | 0.0659 | -5.65 | 0.0000 |
| Category_VF | 0.0856 | 0.0581 | 1.47 | 0.1406 |
| Human.activity_Feeding | -0.1985 | 0.0915 | -2.17 | 0.0300 |
| Human.activity_Working | -0.6847 | 0.2039 | -3.36 | 0.0008 |
| Vegetation | -0.0017 | 0.0001 | -14.33 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.5410 | 0.0601 | -9.00 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.3363 | 0.0666 | -20.06 | 0.0000 |

Tableau 18. ANOVA du modèle Hurdle Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | Df | Chisq | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Center** | 1 | 45.42 | 0.0000 |
| **Month** | 5 | 42.57 | 0.0000 |
| **Weather** | 3 | 6.32 | 0.0971 |
| **Category** | 3 | 11.47 | 0.0094 |
| **Human.activity** | 2 | 5.73 | 0.0571 |
| **Vegetation** | 1 | 42.49 | 0.0000 |
| **Time.class** | 2 | 184.62 | 0.0000 |

Tableau 19. Résumé du modèle Hurdle Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC (Composante nulle).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 3.05 | 0.35 | 8.62 | 0.00 |
| Center_SKHBC | -2.07 | 0.26 | -7.98 | 0.00 |
| Month_Sep | 0.73 | 0.23 | 3.18 | 0.00 |
| Month_Nov | -0.51 | 0.17 | -2.99 | 0.00 |
| Month_Dec | -0.58 | 0.46 | -1.27 | 0.20 |
| Month_Feb | -0.11 | 0.24 | -0.47 | 0.64 |
| Month_Mar | 0.08 | 0.42 | 0.19 | 0.85 |
| Category_R | 0.02 | 0.23 | 0.09 | 0.93 |
| Category_VC | -0.39 | 0.18 | -2.25 | 0.02 |
| Category_VF | 0.03 | 0.18 | 0.16 | 0.87 |
| Vegetation | -0.00 | 0.00 | -7.33 | 0.00 |
| Time.class_1. <9AM | -0.50 | 0.19 | -2.61 | 0.01 |
| Time.class_3. >10AM | -1.04 | 0.18 | -5.79 | 0.00 |

Tableau 20. Résumé du modèle Hurdle Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC (Composante de comptage).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.28 | 0.10 | 23.26 | 0.00 |
| Center_SKHBC | -0.56 | 0.08 | -6.74 | 0.00 |
| Month_Sep | 0.26 | 0.06 | 4.01 | 0.00 |
| Month_Nov | -0.17 | 0.08 | -2.09 | 0.04 |
| Month_Dec | 0.22 | 0.22 | 1.00 | 0.32 |
| Month_Feb | -0.24 | 0.10 | -2.48 | 0.01 |
| Month_Mar | -0.40 | 0.16 | -2.49 | 0.01 |
| Weather_Cloudy | -0.24 | 0.21 | -1.12 | 0.26 |
| Weather_Foggy | -1.44 | 0.96 | -1.50 | 0.13 |
| Weather_Windy | 0.11 | 0.08 | 1.42 | 0.15 |
| Category_R | -0.18 | 0.09 | -1.92 | 0.05 |
| Category_VC | -0.16 | 0.07 | -2.25 | 0.02 |
| Category_VF | 0.05 | 0.06 | 0.88 | 0.38 |
| Human.activity_Feeding | -0.12 | 0.10 | -1.28 | 0.20 |
| Human.activity_Working | -0.51 | 0.25 | -2.05 | 0.04 |
| Vegetation | -0.00 | 0.00 | -6.52 | 0.00 |
| Time.class_1. <9AM | -0.42 | 0.06 | -6.61 | 0.00 |
| Time.class_3. >10AM | -1.00 | 0.08 | -13.07 | 0.00 |

Selon ces résultats, les variables significatives pour la prédiction de nouvelles valeurs d'oiseaux observés sont Center, Month, Weather, Category, Human activity, Vegetation et Time.class. Avec la forêt d'arbres décisionnels, les variables les plus importantes sont aussi Time.class, Center, Vegetation, Month, Category et Weather. La variable Human activity n'apparait pas (Figure 60).

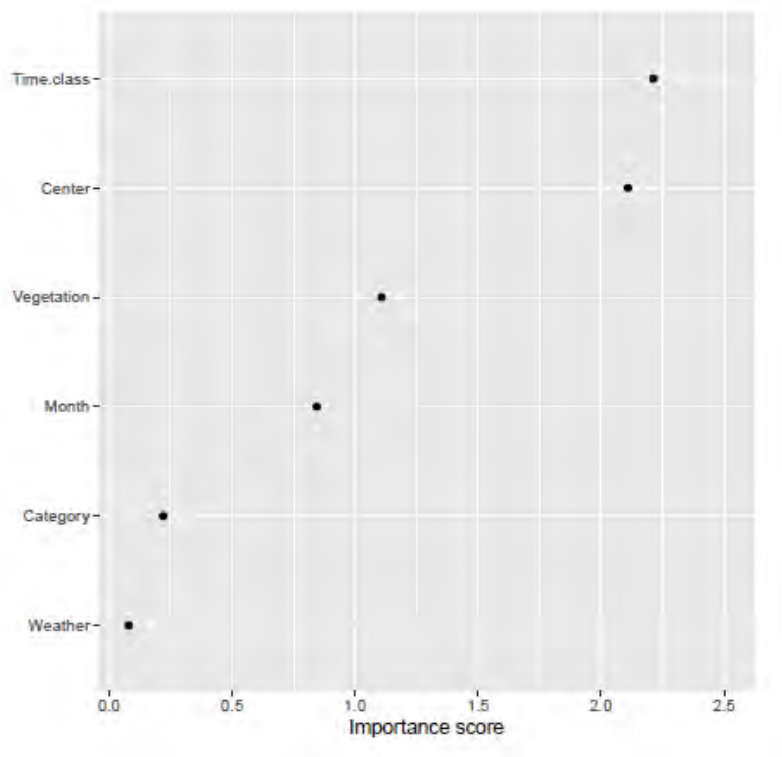



Figure 60. Scores d'importance de chaque variable sélectionnée selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres.

Les représentations du nombre d'oiseaux observés et sa moyenne ajustée obtenue par validation croisée avec les modèles finaux Poisson et sa version Hurdle ainsi qu'avec la forêt d'arbres décisionnels sont présentés dans les Figures 61, 62 et 63, respectivement.

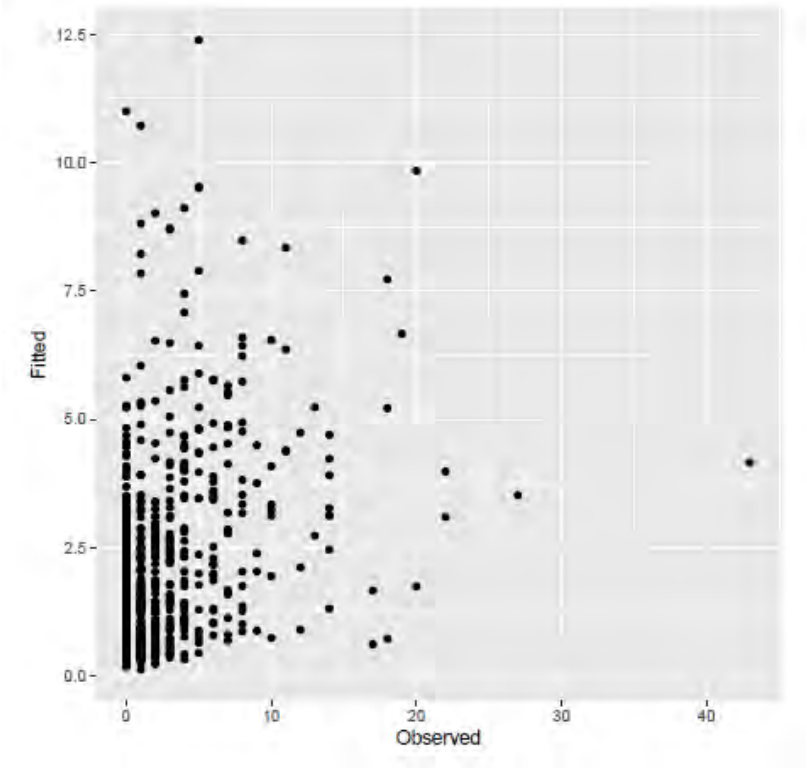



Figure 61. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle de Poisson.

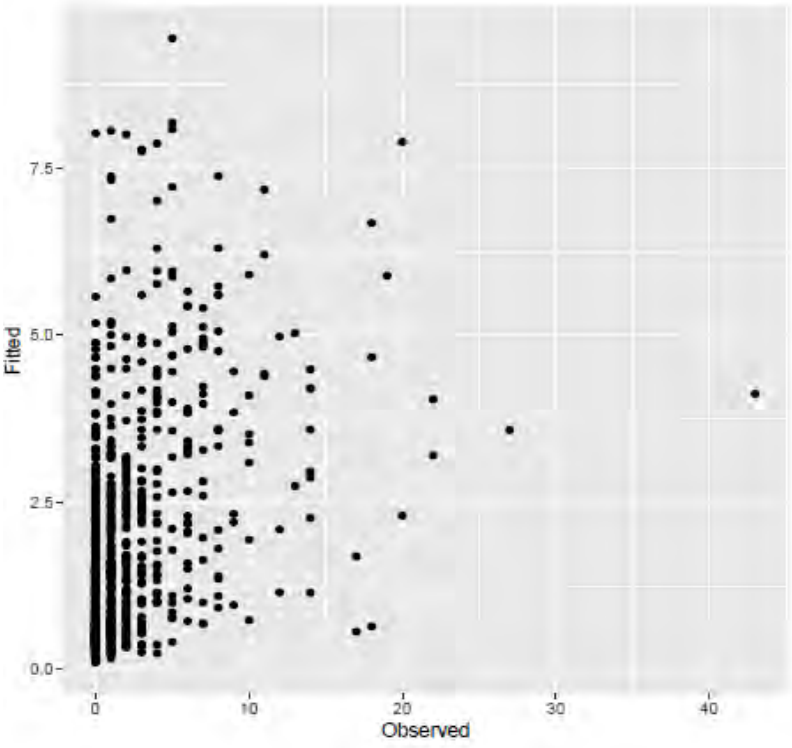



Figure 62. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle Hurdle Poisson.

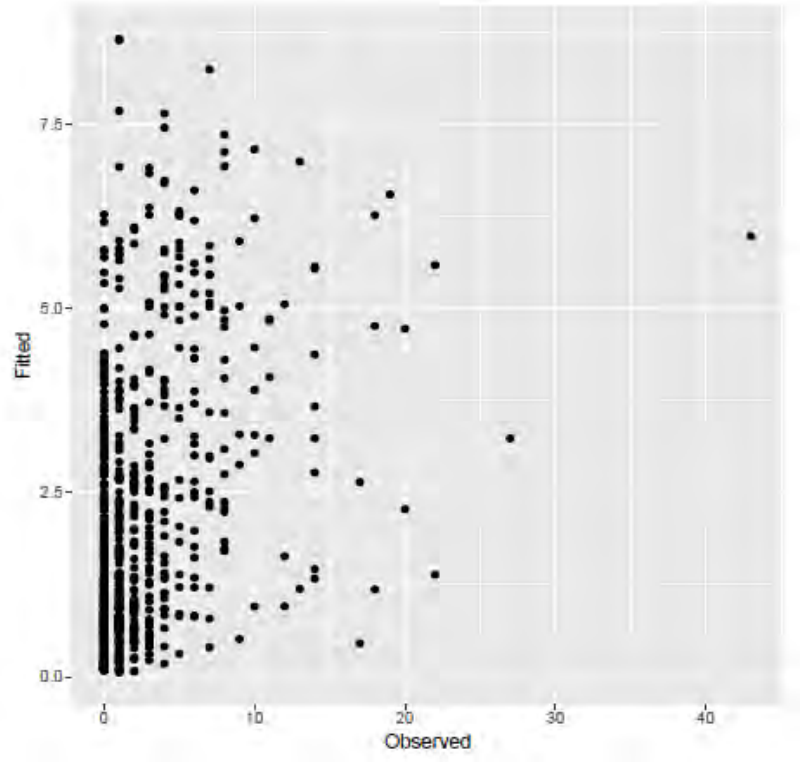



Figure 63. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec une forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres.

### ii. Jeu de données NARC

**Analyse exploratoire**

Dans le jeu de données NARC, l'histogramme du nombre d'oiseaux observés met aussi en évidence sur-dispersion et excès de zéros (Figure 64).

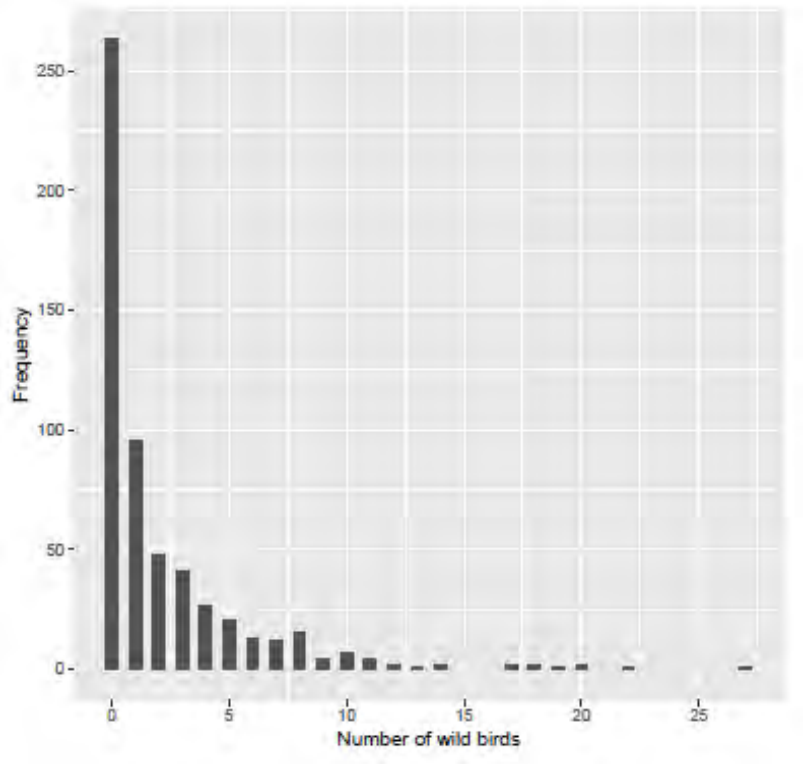
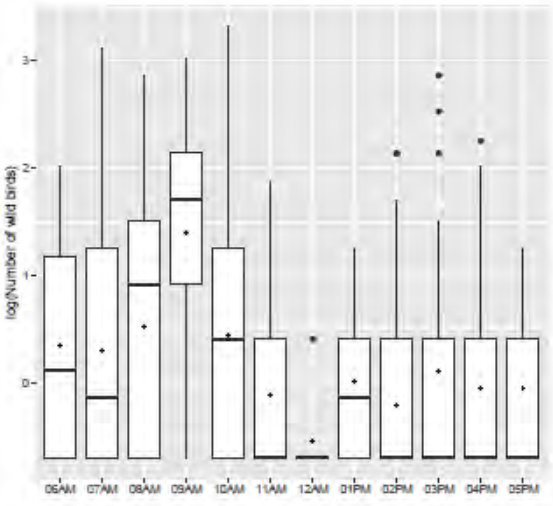


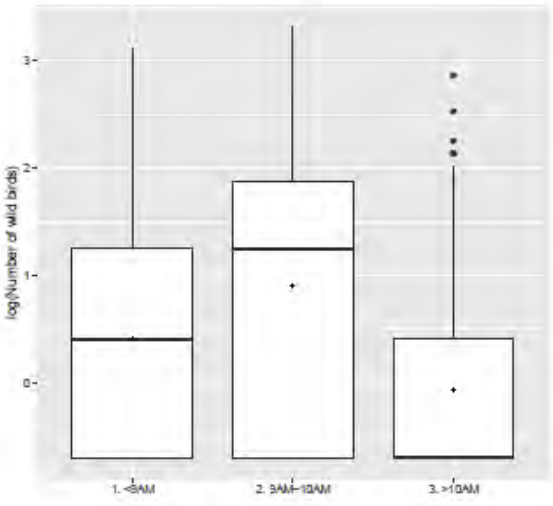

Figure 64. Distribution de la fréquence du nombre d'oiseaux observés.

La deuxième partie de l'analyse exploratoire, l'étude des relations deux-à-deux entre la variable réponse et chacune des variables, a ensuite été réalisée (Figure 65). La variable Block a d'abord été considérée comme telle puis divisée en deux variables PRT et Zone.

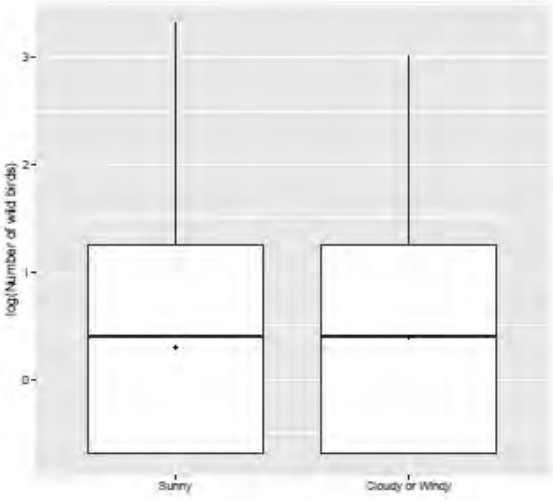
Les variables pour lesquelles on observe une différence significative entre niveaux sont Time, Time.class, Month, Category, Vegetation, Block et PRT.



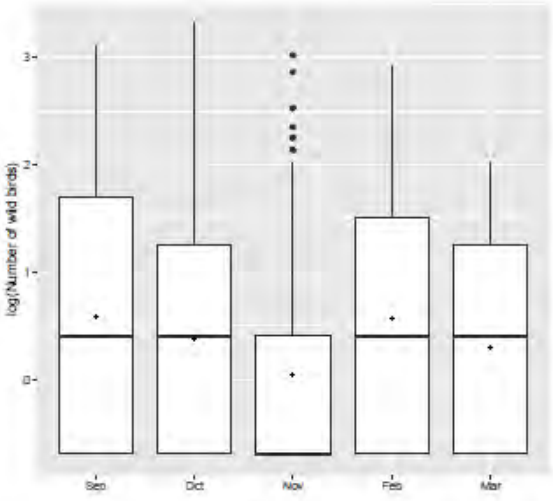

(a) Time



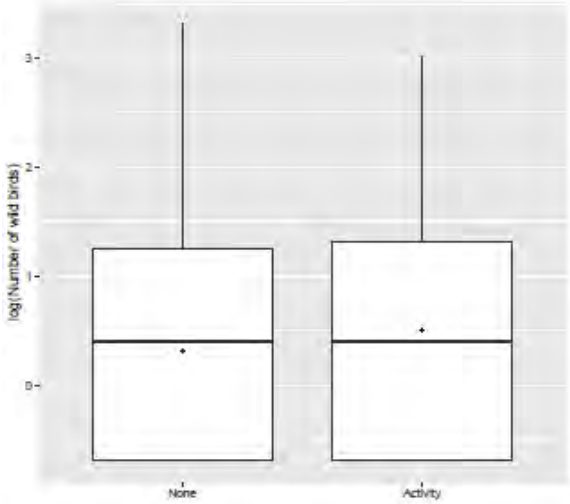

(b) Time in 3 classes



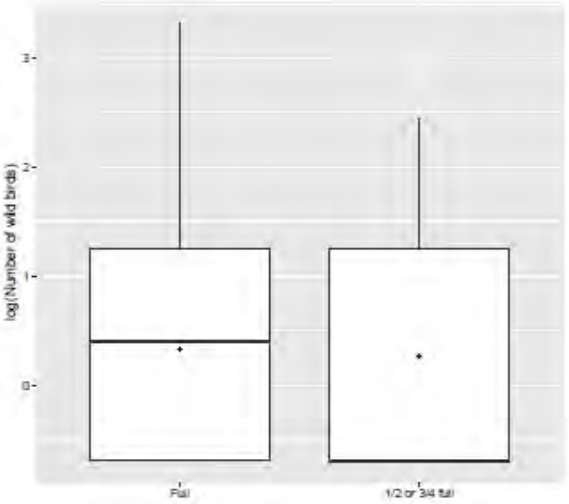

(c) Weather



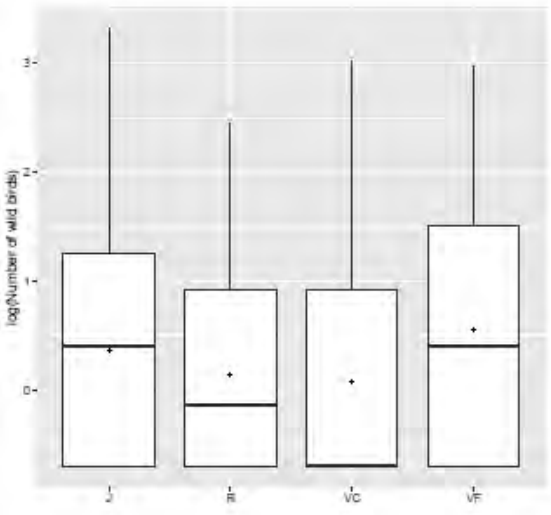

(d) Month



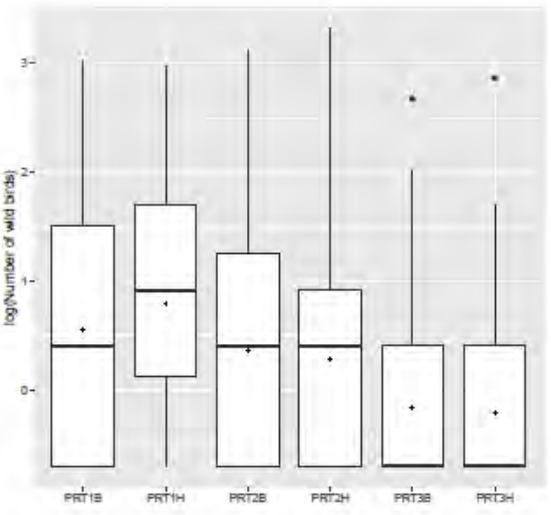

(e) Human activity



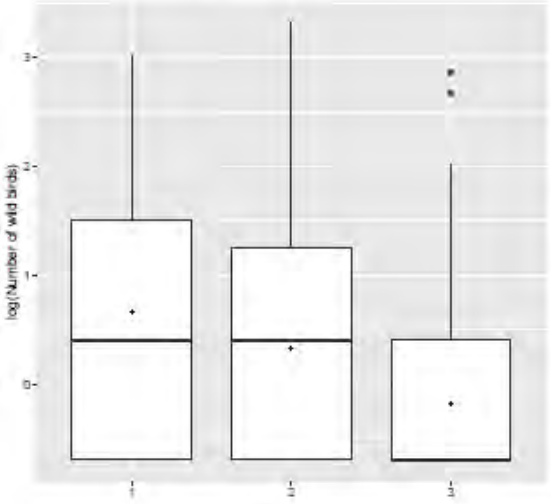

(f) Occupancy rate



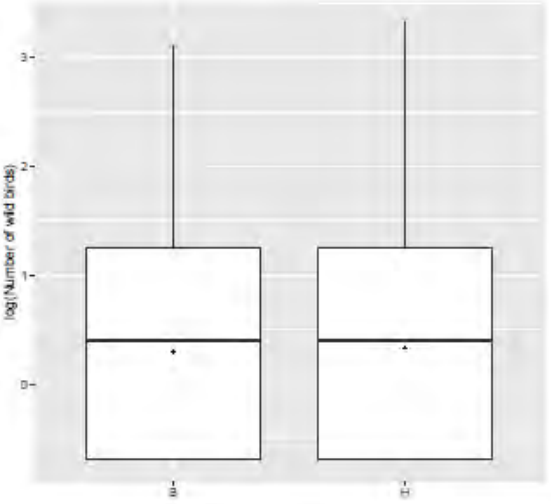

(g) Category



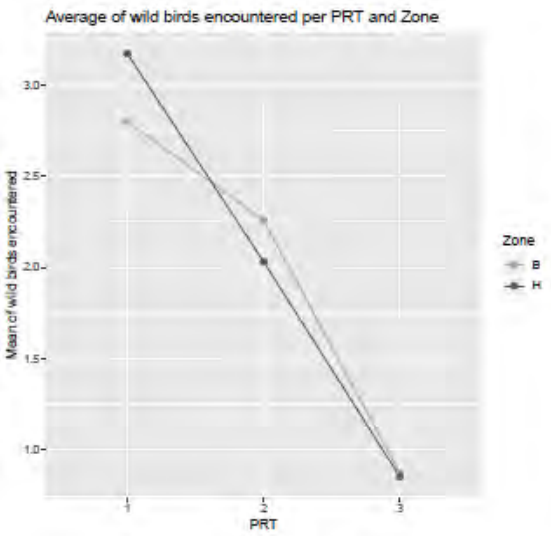

(h) Block



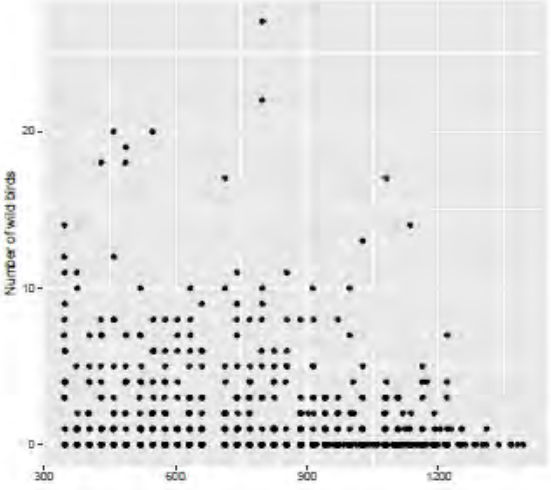

(i) PRT




(j) Zone




(k) PRT x Zone




(l) Vegetation

Figure 65. Relations entre la variable réponse (nombre d'oiseaux observés) et chacun des paramètres étudiés.

**Modélisation des données de comptage**

Le travail de modélisation de données de comptage a pu ensuite être réalisé en prenant en compte les paramètres suivants (en gras, les niveaux les plus représentés, définis comme niveaux de référence) :

- PRT : **1**, 2 ,3
- Zone : **B**, H
- Time.class : <9AM, **9AM-10AM**, >10AM
- Month : Sept, **Oct**, Nov, Dec, Feb, Mar
- Weather : Cloudy or Windy, **Sunny**
- Category : **J**, R, VC, VF
- Human.activity : Activity, **None**
- Occupancy.rate : ½ or ¾ full, **Full**
- Vegetation

Les résultats de l'ANOVA et le résumé des valeurs estimées des coefficients des GLM et des modèles Hurdle sont présentés dans les Tableaux 21, 22 et 23, respectivement. Les résultats complets sont disponibles en annexe II. Les scores d'importances obtenus pour chaque variable par la forêt d'arbres décisionnels sont eux présentés sur la Figure 66.

Tableau 21. Table d'ANOVA des différentes variables selon les différents modèles.

| Variable | Poisson | Quasi-Poisson | NB | Hurdle Poisson | Hurdle NB |
|---|---|---|---|---|---|
| Month | 0.001 | 0.369 | 0.342 | 0.002 | 0.292 |
| Weather | 0.108 | 0.449 | 0.492 | 0.089 | 0.592 |
| Category | 0.000 | 0.002 | 0.001 | 0.004 | 0.148 |
| Human.activity | 0.068 | 0.391 | 0.936 | 0.249 | 0.740 |
| Occupancy.rate | 0.770 | 0.890 | 0.794 | 0.832 | 0.775 |
| Vegetation | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.025 |
| Time.class | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| PRT | 0.000 | 0.019 | 0.017 | 0.001 | 0.164 |
| Zone | 0.040 | 0.334 | 0.198 | 0.014 | 0.228 |
| PRT:Zone | 0.005 | 0.312 | 0.352 | 0.314 | 0.302 |

Tableau 22. Résumé des GLM.

| Distribution | Poisson | | | | NB |
|---|---|---|---|---|---|
| Method | ML | Adjusted | Quasi | Generalized ML | ML |
| (Intercept) | 2.994*** | 2.994*** | 2.994*** | 1.988*** | 3.088*** |
| | (0.175) | (0.349) | (0.372) | (0.309) | (0.392) |
| Month_Sep | 0.044 | 0.044 | 0.044 | 0.039 | -0.042 |
| | (0.086) | (0.174) | (0.183) | (0.153) | (0.199) |
| Month_Nov | -0.172* | -0.172 | -0.172 | -0.269· | -0.289· |
| | (0.083) | (0.182) | (0.175) | (0.141) | (0.162) |
| Month_Feb | -0.340*** | -0.340· | -0.340 | -0.310· | -0.227 |
| | (0.099) | (0.197) | (0.210) | (0.175) | (0.221) |
| Month_Mar | -0.291* | -0.291 | -0.291 | -0.062 | -0.363 |
| | (0.148) | (0.184) | (0.314) | (0.228) | (0.296) |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.131 | 0.131 | 0.131 | 0.114 | 0.118 |
| | (0.081) | (0.162) | (0.172) | (0.140) | (0.172) |
| Category_R | -0.245* | -0.245 | -0.245 | -0.108 | -0.267 |
| | (0.111) | (0.199) | (0.236) | (0.178) | (0.209) |
| Category_VC | -0.370*** | -0.370· | -0.370* | -0.401** | -0.422* |
| | (0.086) | (0.194) | (0.183) | (0.148) | (0.169) |
| Category_VF | 0.293*** | 0.293* | 0.293* | 0.315** | 0.317* |
| | (0.069) | (0.149) | (0.146) | (0.121) | (0.154) |
| Human.activity_Activity | -0.198· | -0.198 | -0.198 | -0.198 | 0.019 |
| | (0.111) | (0.257) | (0.236) | (0.196) | (0.238) |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | 0.034 | 0.034 | 0.034 | 0.113 | -0.064 |
| | (0.116) | (0.187) | (0.247) | (0.195) | (0.245) |
| Vegetation | -0.003*** | -0.003*** | -0.003*** | -0.002*** | -0.003*** |
| | (0.000) | (0.001) | (0.001) | (0.001) | (0.001) |
| Time.class_1. <9AM | -0.329*** | -0.329* | -0.329* | -0.321* | -0.401* |
| | (0.076) | (0.161) | (0.161) | (0.135) | (0.171) |
| Time.class_3. >10AM | -1.227*** | -1.227*** | -1.227*** | -1.051*** | -1.126*** |
| | (0.082) | (0.170) | (0.174) | (0.134) | (0.159) |
| PRT_2 | 0.808*** | 0.808** | 0.808** | 0.670** | 0.928** |
| | (0.143) | (0.278) | (0.303) | (0.248) | (0.307) |
| PRT_3 | 0.875*** | 0.875· | 0.875 | 0.747· | 0.947· |
| | (0.259) | (0.507) | (0.549) | (0.434) | (0.515) |
| Zone_H | 0.041 | 0.041 | 0.041 | 0.176 | 0.048 |
| | (0.085) | (0.156) | (0.180) | (0.146) | (0.195) |
| PRT_2:Zone_H | -0.286* | -0.286 | -0.286 | -0.371· | -0.390 |
| | (0.126) | (0.264) | (0.268) | (0.219) | (0.279) |
| PRT_3:Zone_H | -0.564** | -0.564 | -0.564 | -0.868** | -0.327 |
| | (0.198) | (0.440) | (0.421) | (0.326) | (0.341) |
| Log Likelihood | -1284.1 | NA | NA | -965.7 | -982.4 |
| AIC | 2606.2 | NA | NA | 1971.5 | 2004.8 |
| BIC | 2688.5 | NA | NA | 2058.1 | 2091.4 |

Standard errors in parentheses. . p < 0.10, * p < 0.05, ** p < 0.01, * * * p < 0.001

Tableau 23. Résumé des modèles de Hurdle.

| Distribution | Count-component | | Zero-component |
|---|---|---|---|
| | Poisson | Negative-binomial | Binomial |
| (Intercept) | 2.642*** | 2.727*** | 3.234*** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.000) |
| Month_Sep | 0.040 | -0.108 | -0.025 |
| | (0.662) | (0.630) | (0.938) |
| Month_Nov | -0.087 | -0.174 | -0.412· |
| | (0.315) | (0.351) | (0.083) |
| Month_Feb | -0.350*** | -0.399· | -0.036 |
| | (0.001) | (0.089) | (0.923) |
| Month_Mar | -0.336* | -0.539 | 0.085 |
| | (0.042) | (0.110) | (0.845) |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.144· | 0.106 | 0.048 |
| | (0.089) | (0.592) | (0.855) |
| Category_R | -0.234· | -0.374 | -0.095 |
| | (0.060) | (0.130) | (0.752) |
| Category_VC | -0.087 | -0.198 | -0.625* |
| | (0.363) | (0.359) | (0.013) |
| Category_VF | 0.155* | 0.152 | 0.392 |
| | (0.034) | (0.373) | (0.109) |
| Human.activity_Activity | -0.135 | -0.087 | 0.035 |
| | (0.249) | (0.740) | (0.928) |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | -0.026 | -0.080 | -0.005 |
| | (0.832) | (0.775) | (0.988) |
| Vegetation | -0.002*** | -0.002* | -0.004** |
| | (0.000) | (0.025) | (0.001) |
| Time.class_1. <9AM | -0.186* | -0.298 | -0.653* |
| | (0.021) | (0.138) | (0.021) |
| Time.class_3. >10AM | -0.909*** | -1.135*** | -1.190*** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.000) |
| PRT_2 | 0.558** | 0.708· | 1.016* |
| | (0.001) | (0.064) | (0.033) |
| PRT_3 | 0.443 | 0.546 | 1.363· |
| | (0.210) | (0.394) | (0.079) |
| Zone_H | -0.123 | -0.159 | 0.646· |
| | (0.171) | (0.445) | (0.050) |
| PRT_2:Zone_H | -0.153 | -0.226 | -0.782· |
| | (0.254) | (0.468) | (0.080) |
| PRT_3:Zone_H | 0.156 | 0.492 | -1.502** |
| | (0.487) | (0.278) | (0.003) |
| Log(theta) | NA | 0.028 | NA |
| | | (0.906) | |
| Log Likelihood | -1097.6 | -963.5 | |
| AIC | 2271.1 | 2005.1 | |
| BIC | 2435.7 | 2174.0 | |

Standard errors in parentheses. . p < 0.10, * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001

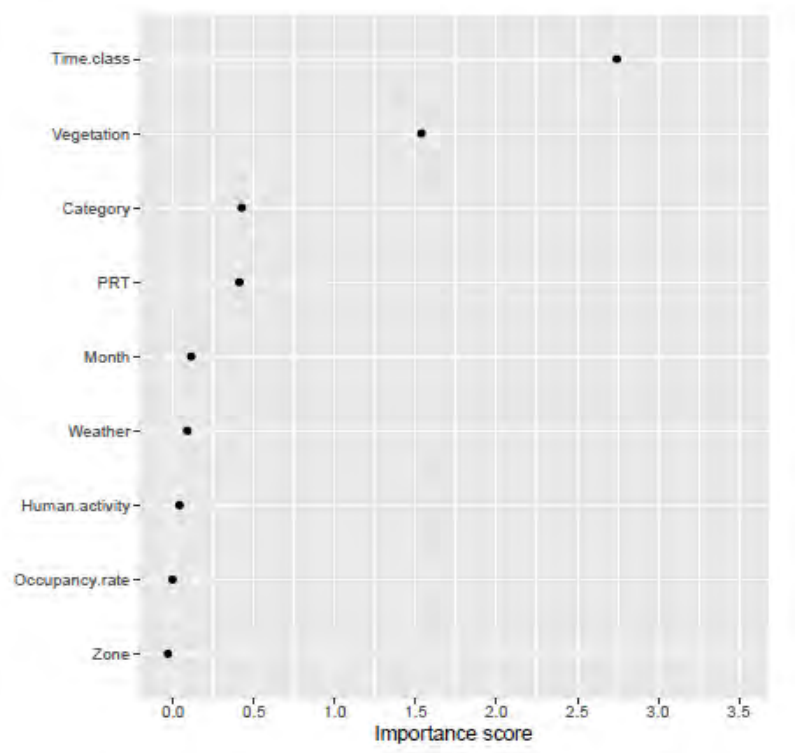



Figure 66. Scores d'importance de chaque variable selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres.

Tous les modèles, sauf le modèle Hurdle binomial négatif, s'accordent sur un effet significatif des variables Time.class, Vegetation, Category et PRT, ce qui corrobore les résultats de l'analyse exploratoire. De plus, ces résultats sont aussi en accord avec les scores d'importance obtenus grâce à la forêt d'arbres décisionnels.

D'après l'AIC, le ratio de la vraisemblance et le test de Vuong, les modèles de type binomial négatif sont plus appropriés que les modèles de type Poisson, en raison de la sur-dispersion des données. De plus, les versions Hurdle des différents modèles ne sont significativement meilleures que pour le modèle de Poisson. Le meilleur modèle pour prendre en compte la sur-dispersion semble donc être le modèle de Poisson généralisé, même si le modèle binomial négatif et sa version Hurdle ont des AIC assez comparables.

L'ajustement de ces modèles peut être visualisé sur les rootogrammes de la Figure 67.

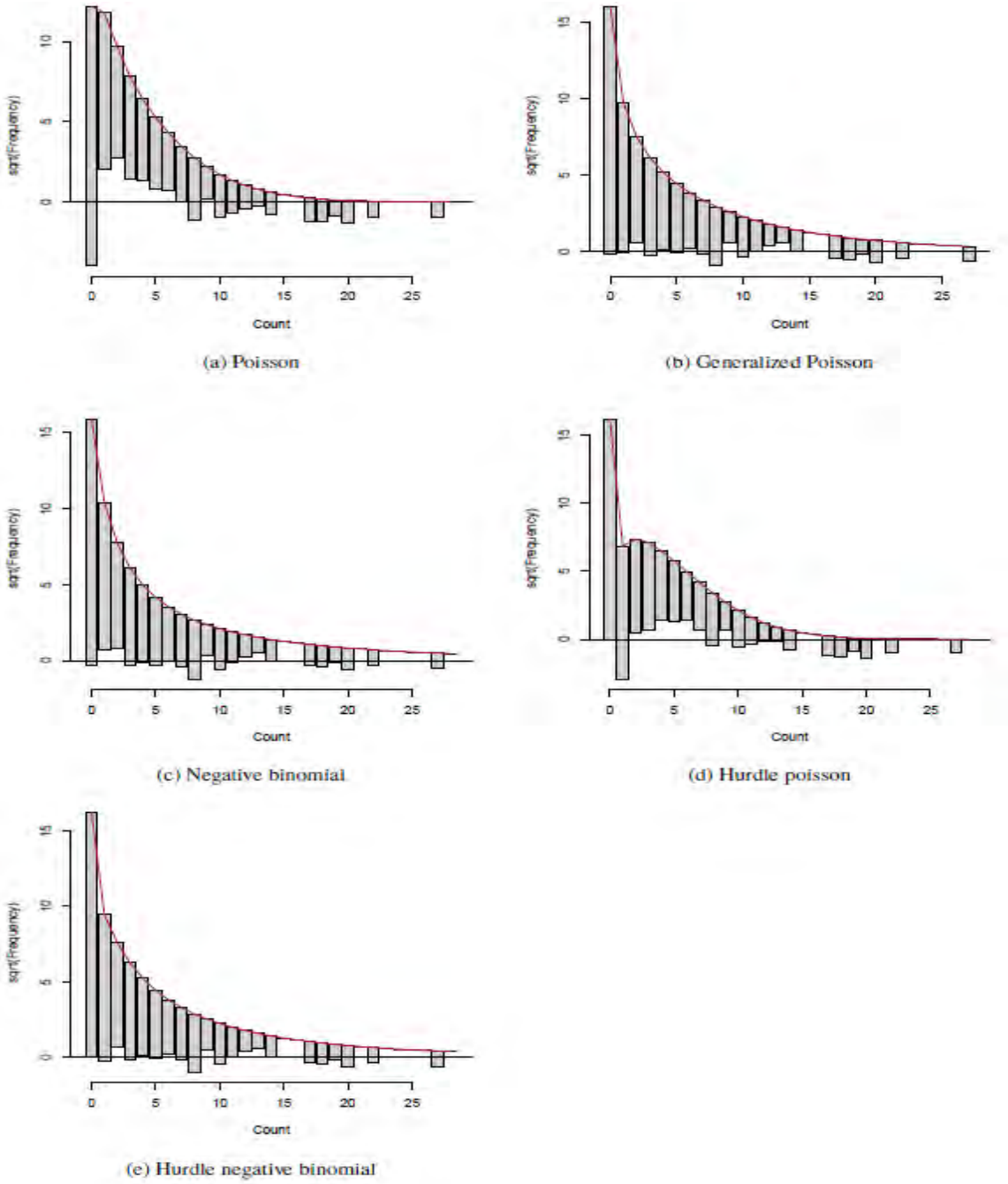



Figure 67. Rootogrammes des modèles de comptages

**Analyse prédictive**

L'analyse prédictive a finalement été réalisée. Les distributions des RMSE et MAE de chaque processus sont présentées dans les Figures 68 et 69.

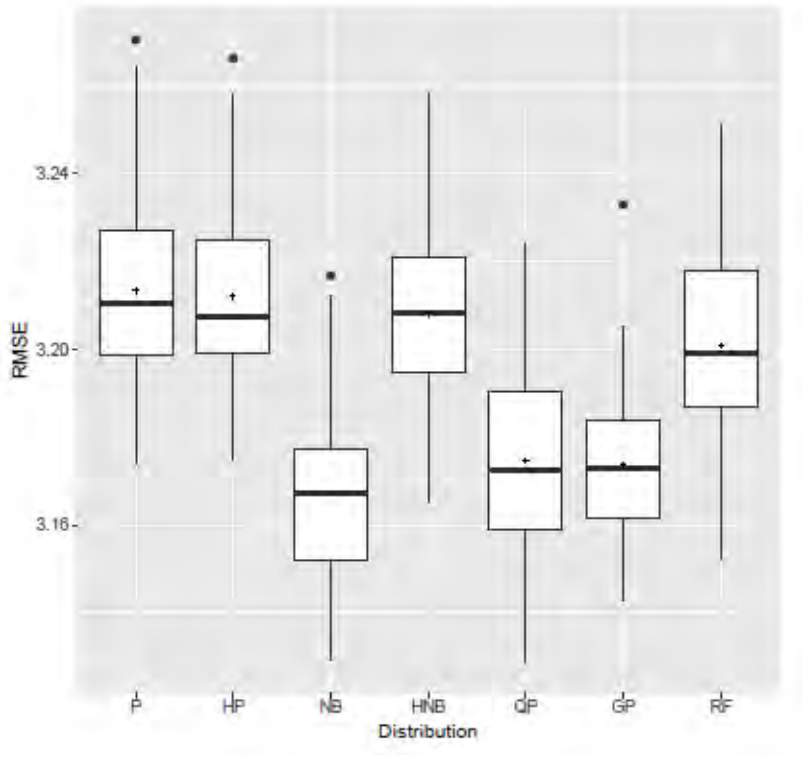



Figure 68. Distribution des RMSE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données.

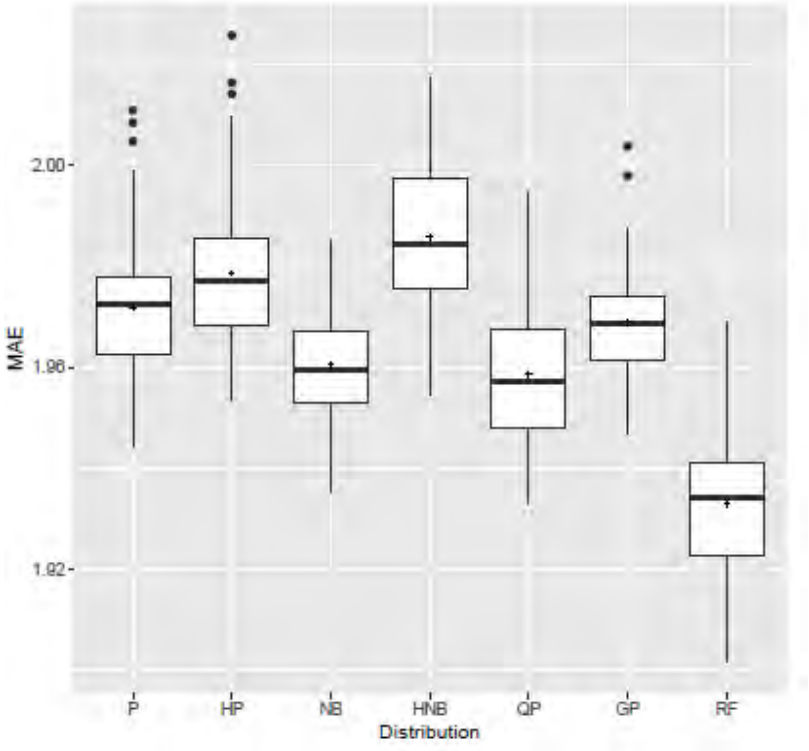



Figure 69. Distribution des MAE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données.

Les tests non-paramétriques montrent que le processus de sélection de variables selon le modèle binomial négatif donne un rang moyen de RMSE significativement plus bas que les autres modèles. Si on donne le même poids à toutes les erreurs, c'est cette fois la méthode de la forêt d'arbres décisionnels qui donne un rang moyen de MAE significativement plus bas. Ces deux modèles ont donc été choisis pour la prédiction de nouvelles données.

Les résultats de l'ANOVA et le résumé des coefficients estimés du modèle binomial négatif avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC sont présentés dans les Tableaux 24 et 25, respectivement.

Tableau 24. ANOVA du modèle binomial négatif avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Category** | 17.49 | 3 | 0.0006 |
| **Vegetation** | 17.31 | 1 | 0.0000 |
| **Time.class** | 63.81 | 2 | 0.0000 |
| **PRT** | 8.62 | 2 | 0.0134 |

Tableau 25. Résumé du modèle binomial négatif avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 2.9606 | 0.3710 | 7.98 | 0.0000 |
| **Category_R** | -0.2521 | 0.2083 | -1.21 | 0.2262 |
| **Category_VC** | -0.4461 | 0.1705 | -2.62 | 0.0089 |
| **Category_VF** | 0.2855 | 0.1535 | 1.86 | 0.0630 |
| **Vegetation** | -0.0028 | 0.0007 | -4.24 | 0.0000 |
| **Time.class_1. <9AM** | -0.3685 | 0.1663 | -2.22 | 0.0267 |
| **Time.class_3. >10AM** | -1.1516 | 0.1465 | -7.86 | 0.0000 |
| **PRT_2** | 0.7132 | 0.2719 | 2.62 | 0.0087 |
| **PRT_3** | 0.7397 | 0.4474 | 1.65 | 0.0982 |

Selon ces résultats, les variables significatives pour la prédiction de nouvelles valeurs d'oiseaux observés sont Category, Vegetation, Time.class et PRT. Avec la forêt d'arbres décisionnels, les variables les plus importantes sont aussi Time.class, Vegetation, Category et PRT (Figure 70).

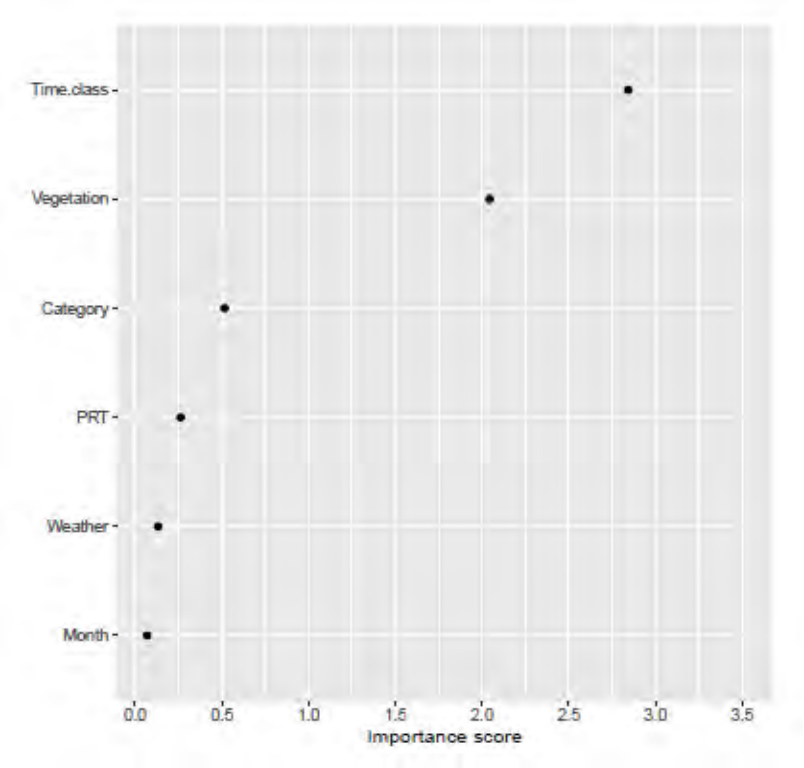



Figure 70. Scores d'importance de chaque variable sélectionnée selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres.

Les représentations du nombre d'oiseaux observés et sa moyenne ajustée obtenue par validation croisée avec le modèle final binomial négatif ainsi qu'avec la forêt d'arbres décisionnels sont présentés dans les Figures 71 et 72, respectivement.

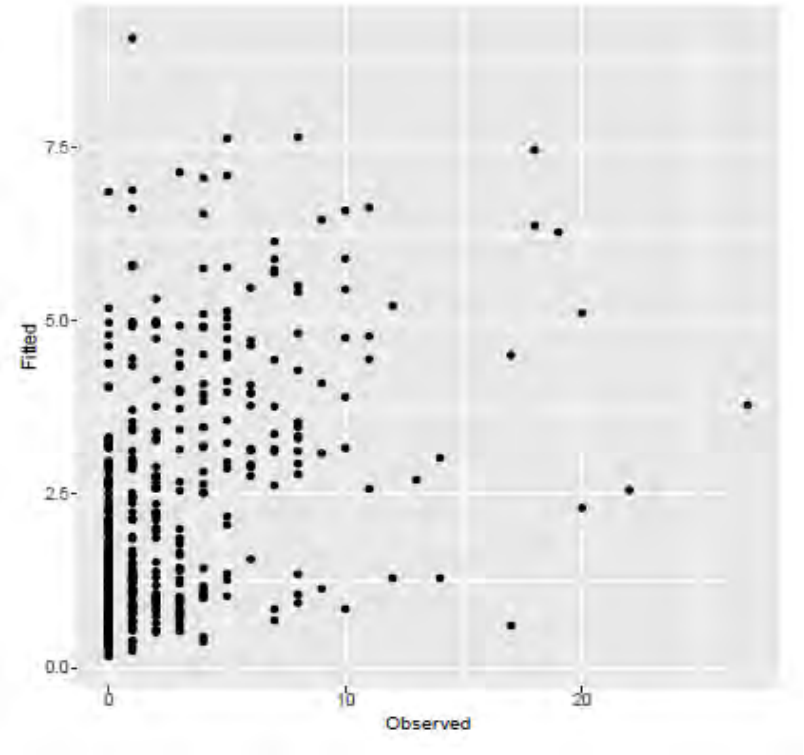



Figure 71. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle binomial négatif.

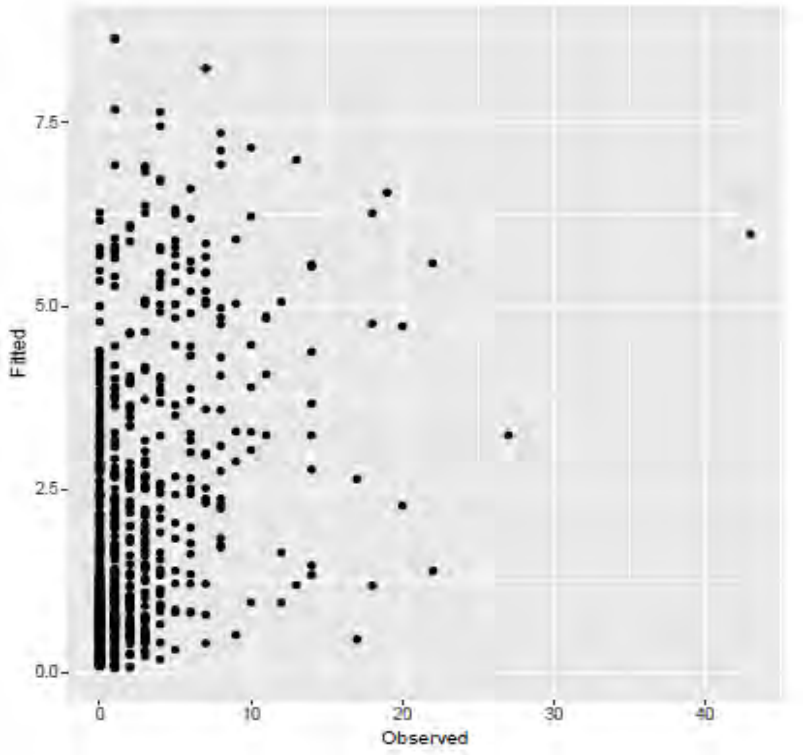



Figure 72. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec une forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres.

### i. Jeu de données SKHBC-AD

**Analyse exploratoire**

Comme pour les autres jeux de données, l'histogramme du nombre d'oiseaux observés met aussi en évidence sur-dispersion et excès de zéros dans le jeu de données SKHBC-AD (Figure 73).

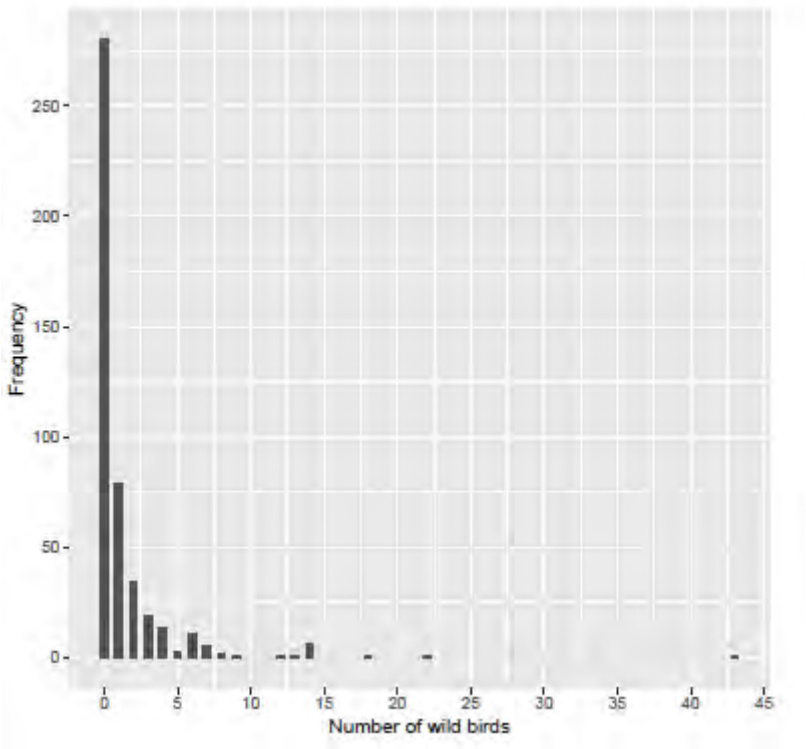
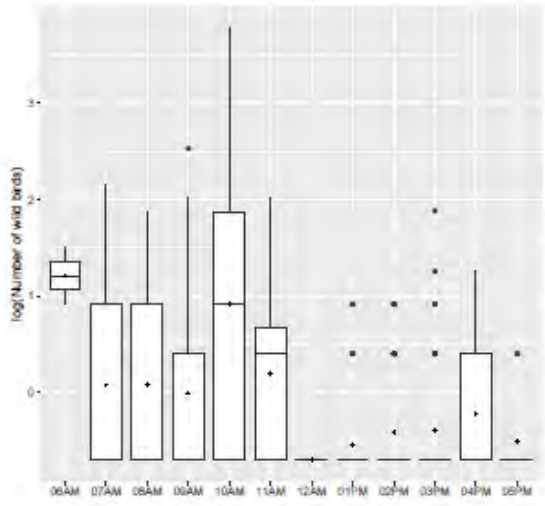


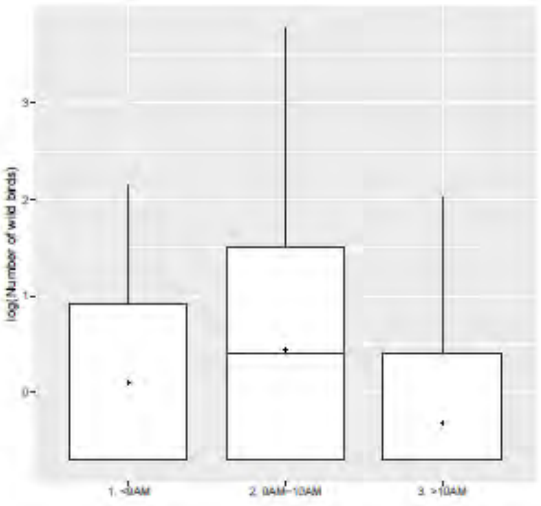

Figure 73. Distribution de la fréquence du nombre d'oiseaux observés.

La deuxième partie de l'analyse exploratoire, l'étude des relations deux-à-deux entre la variable réponse et chacune des variables, a ensuite été réalisée (Figure 74). Comme pour l'analyse du site du NARC, la variable Block a d'abord été considérée comme telle puis divisée en deux variables PRT et Zone.

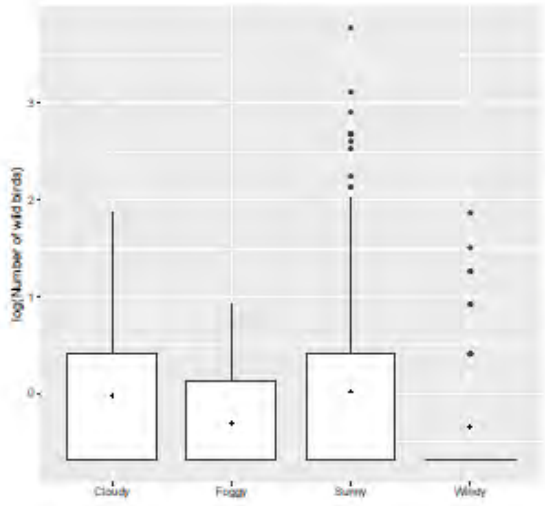
Les variables pour lesquelles on observe une différence significative entre niveaux sont Time, Time.class, Month, Weather, Block et PRT.



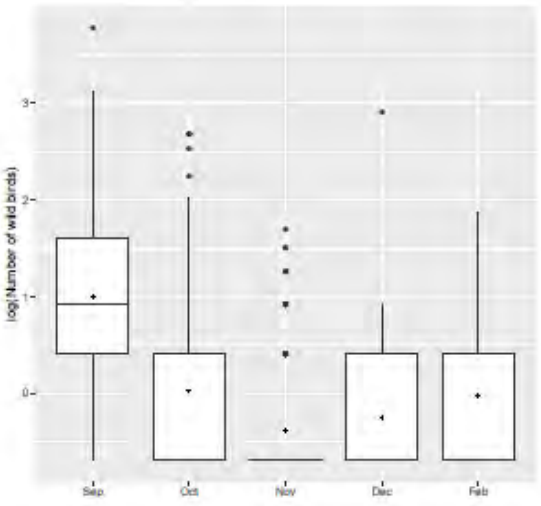

(a) Time



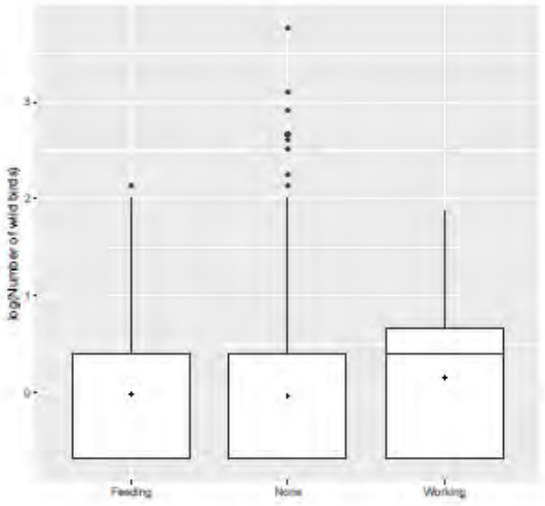

(b) Time in 3 classes



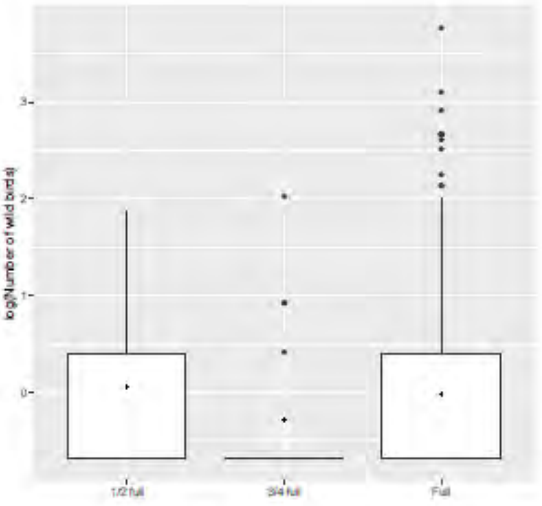

(c) Weather




(d) Month




(e) Human activity




(f) Occupancy rate

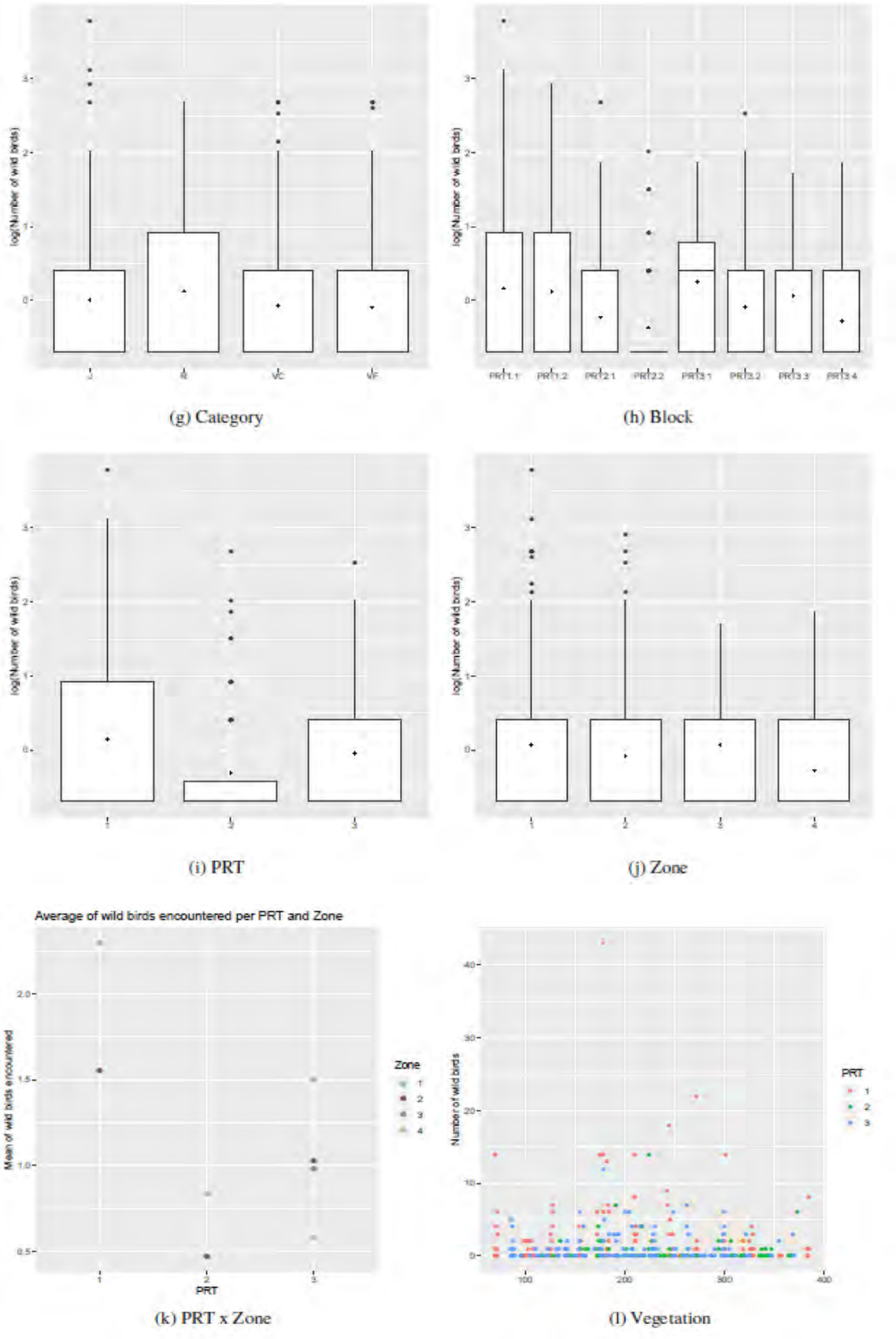



Figure 74. Relations entre la variable réponse (nombre d'oiseaux observés) et chacun des paramètres étudiés.

**Modélisation des données de comptages**

Le travail de modélisation de données de comptage a pu ensuite être réalisé en prenant en compte les paramètres suivants (en gras, les niveaux les plus représentés, définis comme niveaux de référence) :

- PRT : **1**, 2 ,3
- PRT1.Zone : **1**, 2
- PRT2.Zone : **1**, 2
- PRT3.Zone : **1**, 2, 3, 4
- Time.class : <9AM, **9AM-10AM**, >10AM
- Month : Sept, **Oct**, Nov, Dec, Feb
- Weather : Foggy, Cloudy, Windy, **Sunny**
- Category : **J**, R, VC, VF
- Human.activity : Working, Feeding, **None**
- Occupancy.rate : ½ or ¾ full, **Full**
- Vegetation

Les résultats de l'ANOVA et le résumé des valeurs estimées des coefficients des GLM et des modèles Hurdle sont présentées dans les Tableaux 26, 27 et 28, respectivement. Les résultats complets sont disponibles en annexe II. Les scores d'importances obtenus pour chaque variable par la forêt d'arbres décisionnels sont eux présentés sur la Figure 75.

Tableau 26. Table d'ANOVA des différentes variables selon les différents modèles.

| Variable | Poisson | Quasi-Poisson | NB | Hurdle Poisson | Hurdle NB |
|---|---|---|---|---|---|
| Month | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| Weather | 0.003 | 0.172 | 0.034 | 0.712 | 0.815 |
| Category | 0.000 | 0.079 | 0.186 | 0.002 | 0.139 |
| Human.activity | 0.106 | 0.446 | 0.772 | 0.058 | 0.605 |
| Occupancy.rate | 0.832 | 0.936 | 0.667 | 0.512 | 0.550 |
| Vegetation | 0.959 | 0.975 | 0.400 | 0.535 | 0.761 |
| Time.class | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| PRT | 0.000 | 0.000 | 0.006 | 0.001 | 0.116 |
| PRT1.Zone | 0.212 | 0.454 | 0.854 | 0.034 | 0.832 |
| PRT2.Zone | 0.040 | 0.219 | 0.036 | 0.002 | 0.086 |
| PRT3.Zone | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.002 |

Tableau 27. Résumé des GLM.

| Distribution | Poisson | | | | NB |
|---|---|---|---|---|---|
| Method | ML | Adjusted | Quasi | Generalized ML | ML |
| (Intercept) | 1.727*** | 1.727*** | 1.727*** | 0.752** | 1.616*** |
| | (0.171) | (0.378) | (0.286) | (0.272) | (0.336) |
| Month_Sep | 1.257*** | 1.257*** | 1.257*** | 1.313*** | 1.218*** |
| | (0.101) | (0.204) | (0.168) | (0.162) | (0.216) |
| Month_Nov | -0.629*** | -0.629** | -0.629* | -0.498* | -0.663** |
| | (0.156) | (0.241) | (0.260) | (0.215) | (0.220) |
| Month_Dec | -0.503* | -0.503 | -0.503 | -0.757* | -0.382 |
| | (0.209) | (0.630) | (0.348) | (0.369) | (0.352) |
| Month_Feb | 1.638* | 1.638* | 1.638 | 1.335 | 1.684· |
| | (0.770) | (0.802) | (1.286) | (0.841) | (0.879) |
| Weather_Cloudy | -2.077** | -2.077* | -2.077 | -1.717* | -1.989* |
| | (0.780) | (0.832) | (1.302) | (0.859) | (0.898) |
| Weather_Foggy | 0.949· | 0.949 | 0.949 | 1.028 | 0.789 |
| | (0.539) | (0.640) | (0.900) | (0.661) | (0.690) |
| Weather_Windy | -1.740* | -1.740* | -1.740 | -1.390· | -1.733* |
| | (0.721) | (0.714) | (1.202) | (0.743) | (0.764) |
| Category_R | -0.116 | -0.116 | -0.116 | -0.017 | 0.023 |
| | (0.134) | (0.249) | (0.224) | (0.208) | (0.251) |
| Category_VC | -0.484*** | -0.484* | -0.484* | -0.255 | -0.429* |
| | (0.117) | (0.228) | (0.195) | (0.176) | (0.209) |
| Category_VF | -0.271* | -0.271 | -0.271 | -0.220 | -0.148 |
| | (0.120) | (0.220) | (0.200) | (0.190) | (0.227) |
| Human.activity_Feeding | -0.344· | -0.344 | -0.344 | -0.262 | -0.214 |
| | (0.181) | (0.298) | (0.302) | (0.265) | (0.308) |
| Human.activity_Working | -0.195 | -0.195 | -0.195 | 0.115 | -0.104 |
| | (0.218) | (0.309) | (0.365) | (0.312) | (0.377) |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.106 | 0.106 | 0.106 | 0.336 | -0.248 |
| | (0.267) | (0.380) | (0.446) | (0.391) | (0.457) |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.121 | -0.121 | -0.121 | -0.221 | -0.363 |
| | (0.305) | (0.455) | (0.510) | (0.464) | (0.474) |
| Vegetation | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | -0.001 |
| | (0.001) | (0.001) | (0.001) | (0.001) | (0.001) |
| Time.class_1. <9AM | -1.397*** | -1.397*** | -1.397*** | -1.128*** | -1.184*** |
| | (0.115) | (0.187) | (0.192) | (0.176) | (0.225) |
| Time.class_3. >10AM | -1.442*** | -1.442*** | -1.442*** | -1.102*** | -1.365*** |
| | (0.127) | (0.218) | (0.211) | (0.186) | (0.210) |
| PRT_2 | -1.394*** | -1.394* | -1.394*** | -1.489*** | -0.855* |
| | (0.214) | (0.558) | (0.357) | (0.343) | (0.368) |
| PRT_3 | 0.496* | 0.496 | 0.496 | 0.424 | 0.830· |
| | (0.252) | (0.343) | (0.420) | (0.371) | (0.453) |
| PRT1.Zone_2 | -0.146 | -0.146 | -0.146 | -0.168 | 0.043 |
| | (0.117) | (0.234) | (0.196) | (0.187) | (0.236) |
| PRT2.Zone_2 | -0.584* | -0.584 | -0.584 | -0.228 | -0.943* |
| | (0.286) | (0.598) | (0.477) | (0.425) | (0.447) |
| PRT3.Zone_2 | -0.940*** | -0.940* | -0.940* | -0.913* | -1.025* |
| | (0.266) | (0.415) | (0.443) | (0.390) | (0.454) |
| PRT3.Zone_3 | -1.310*** | -1.310*** | -1.310** | -0.922* | -1.252** |
| | (0.284) | (0.394) | (0.474) | (0.408) | (0.486) |
| PRT3.Zone_4 | -2.361*** | -2.361*** | -2.361*** | -1.993*** | -2.508*** |
| | (0.349) | (0.475) | (0.582) | (0.497) | (0.590) |
| Log Likelihood | -671.3 | NA | NA | -566.5 | -563.0 |
| AIC | 1392.6 | NA | NA | 1185.1 | 1178.0 |
| BIC | 1495.8 | NA | NA | 1292.5 | 1285.3 |

Standard errors in parentheses. · p < 0.10, * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001

Tableau 28. Résumé des modèles de Hurdle.

| Distribution | Count-component | | Zero-component |
|---|---|---|---|
| | Poisson | Negative-binomial | Binomial |
| (Intercept) | 2.141*** | 1.844*** | 0.852· |
| | (0.000) | (0.000) | (0.091) |
| Month_Sep | 0.988*** | 1.003*** | 1.765*** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.000) |
| Month_Nov | -0.206 | -0.337 | -0.717* |
| | (0.322) | (0.276) | (0.011) |
| Month_Dec | 0.460· | 0.141 | -0.720 |
| | (0.063) | (0.772) | (0.139) |
| Month_Feb | 17.310 | 17.538 | 1.318 |
| | (0.997) | (0.997) | (0.182) |
| Weather_Cloudy | -17.303 | -17.623 | -1.673· |
| | (0.997) | (0.997) | (0.099) |
| Weather_Foggy | 0.847 | 0.785 | 0.627 |
| | (0.393) | (0.527) | (0.451) |
| Weather_Windy | -17.010 | -17.189 | -1.545* |
| | (0.997) | (0.997) | (0.047) |
| Category_R | -0.060 | 0.024 | 0.058 |
| | (0.689) | (0.934) | (0.873) |
| Category_VC | -0.528*** | -0.497· | -0.210 |
| | (0.000) | (0.052) | (0.472) |
| Category_VF | -0.169 | 0.168 | -0.345 |
| | (0.207) | (0.551) | (0.291) |
| Human.activity_Feeding | -0.340 | -0.084 | -0.252 |
| | (0.115) | (0.828) | (0.558) |
| Human.activity_Working | -0.477· | -0.443 | 0.366 |
| | (0.066) | (0.322) | (0.488) |
| Occupancy.rate_1/2 full | -0.343 | -0.609 | 0.101 |
| | (0.288) | (0.292) | (0.872) |
| Occupancy.rate_3/4 full | 0.125 | 0.113 | -0.626 |
| | (0.729) | (0.866) | (0.330) |
| Vegetation | 0.000 | 0.000 | -0.001 |
| | (0.535) | (0.761) | (0.565) |
| Time.class_1. <9AM | -1.243*** | -1.366*** | -0.617· |
| | (0.000) | (0.000) | (0.079) |
| Time.class_3. >10AM | -1.265*** | -1.438*** | -0.890** |
| | (0.000) | (0.000) | (0.004) |
| PRT_2 | -0.826*** | -0.785· | -0.817 |
| | (0.001) | (0.077) | (0.123) |
| PRT_3 | 0.315 | 0.470 | 1.072 |
| | (0.282) | (0.390) | (0.124) |
| PRT1.Zone_2 | -0.287* | -0.058 | 0.144 |
| | (0.034) | (0.832) | (0.681) |
| PRT2.Zone_2 | -1.063** | -1.052· | -0.624 |
| | (0.002) | (0.086) | (0.299) |
| PRT3.Zone_2 | -0.737* | -0.691 | -1.269· |
| | (0.017) | (0.205) | (0.065) |
| PRT3.Zone_3 | -1.485*** | -1.672** | -0.661 |
| | (0.000) | (0.005) | (0.361) |
| PRT3.Zone_4 | -2.019*** | -2.443** | -2.183** |
| | (0.000) | (0.001) | (0.010) |
| Log(theta) | NA | 0.377 | NA |
| | | (0.280) | |
| Log Likelihood | -588.0 | -547.9 | |
| AIC | 1276.0 | 1197.7 | |
| BIC | 1482.5 | 1408.3 | |

Standard errors in parentheses. · p < 0.10, * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001

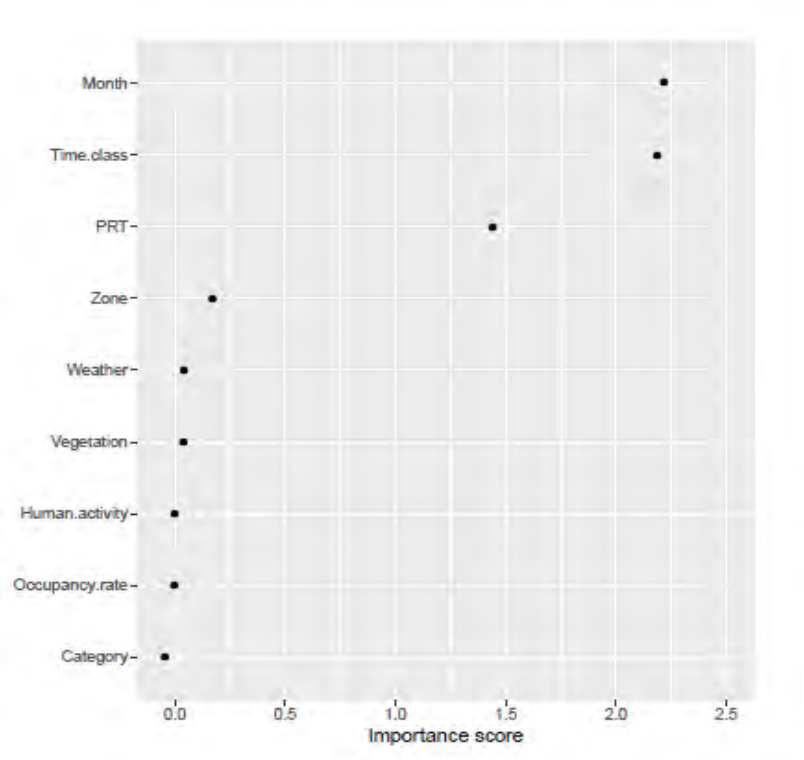



Figure 75. Scores d'importance de chaque variable selon la forêt d'arbres décisionnels à 1000 arbres.

Tous les modèles, sauf le modèle Hurdle binomial négatif, s'accordent sur un effet significatif des variables Month, Time.class, PRT3.Zone et PRT, ce qui corrobore les résultats de l'analyse exploratoire. De plus, ces résultats sont aussi en accord avec les scores d'importance obtenus grâce à la forêt d'arbres décisionnels.

D'après l'AIC, le ratio de la vraisemblance et le test de Vuong, les modèles de type binomial négatif sont plus appropriés que les modèles de type Poisson, en raison de la sur-dispersion des données. De plus, les versions Hurdle des différents modèles ne sont significativement meilleures que pour le modèle de Poisson. Le meilleur modèle pour prendre en compte la sur-dispersion semble donc être le modèle de Poisson généralisé, même si le modèle binomial négatif et sa version Hurdle ont des AIC assez comparables.

L'ajustement de ces modèles peut être visualisé sur les rootogrammes de la Figure 76.

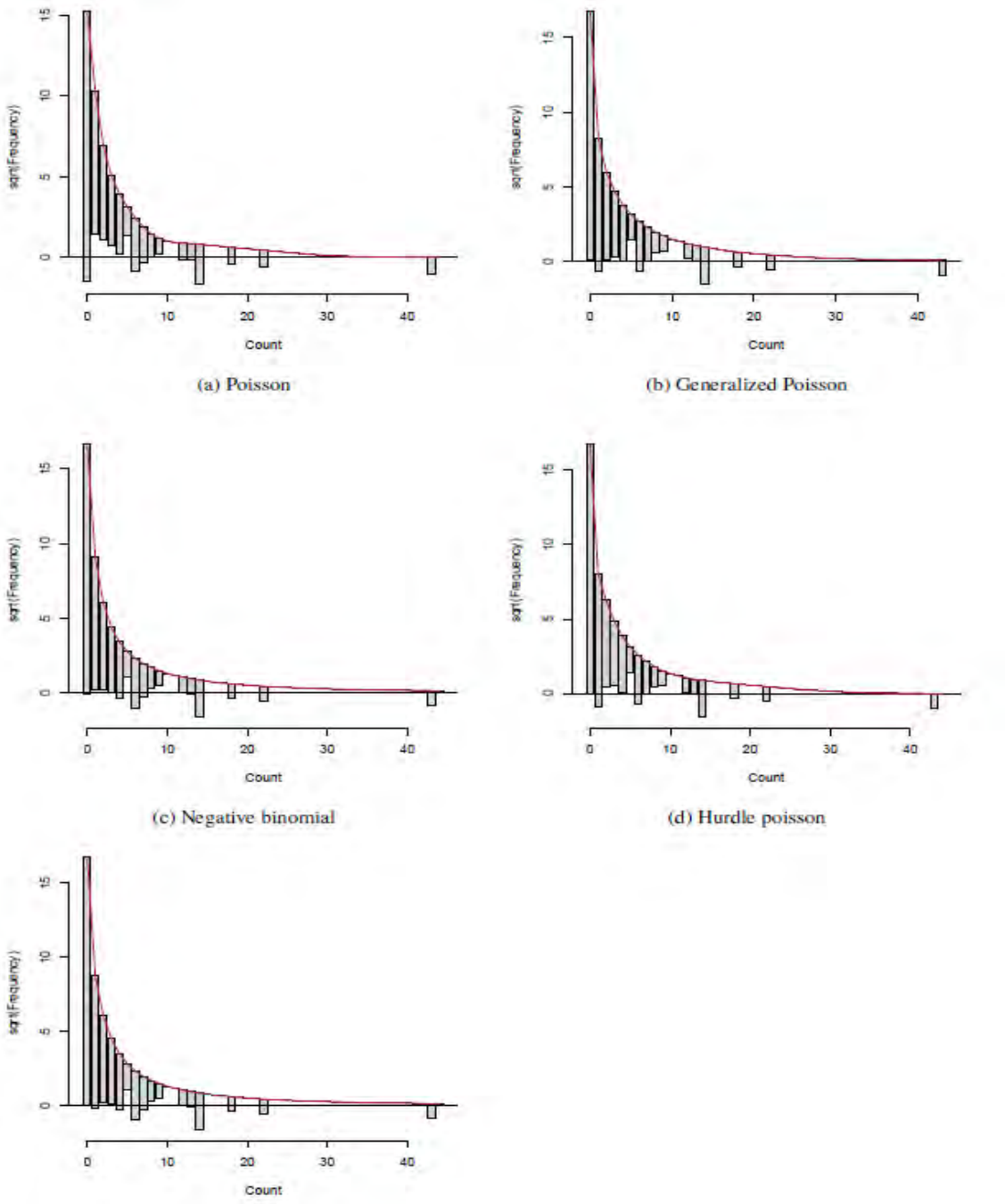



Figure 76. Rootogrammes des modèles de comptages.

**Analyse prédictive**

L'analyse prédictive a finalement été réalisée. Les distributions des RMSE et MAE de chaque processus sont présentées dans les Figures 77 et 78.

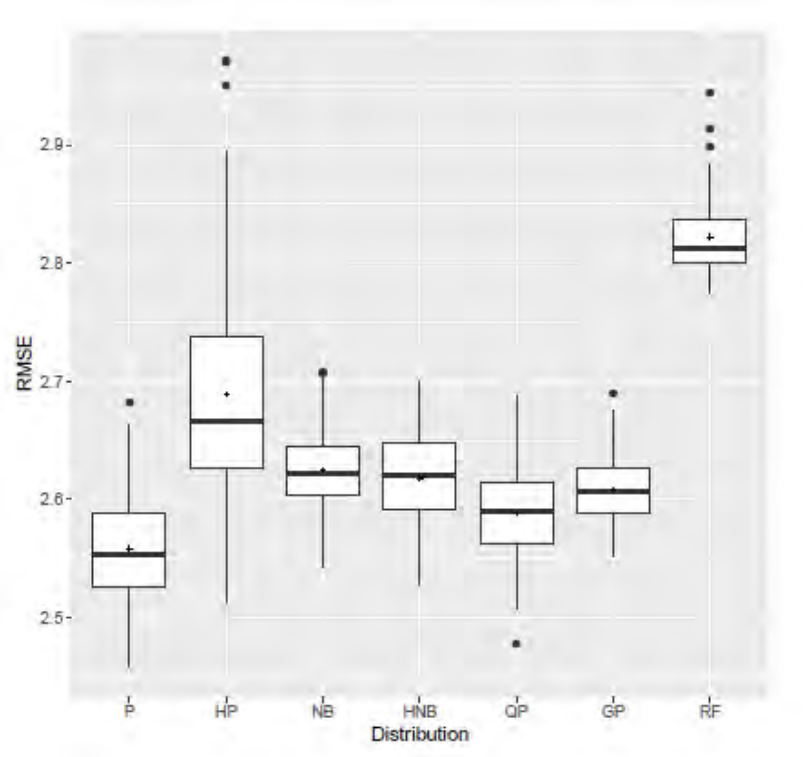



Figure 77. Distribution des RMSE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données.

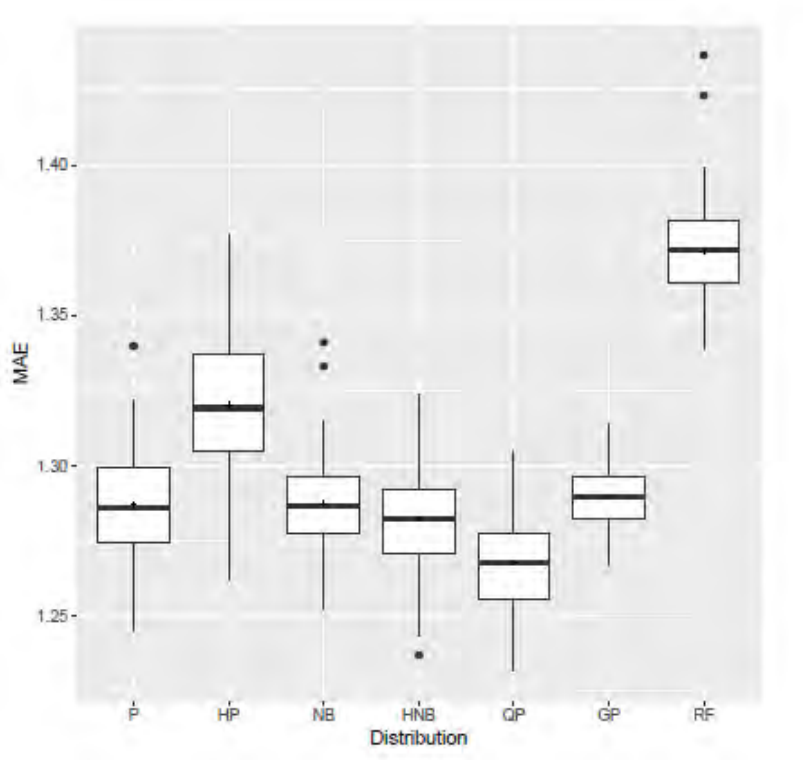



Figure 78. Distribution des MAE pour 100 répétitions de validation croisée à 10 jeux de données.

Les tests non-paramétriques montrent que le processus de sélection de variables selon le modèle de Poisson donne un rang moyen de RMSE significativement plus bas que les autres modèles. Si on donne le même poids à toutes les erreurs, c'est cette fois le modèle de Quasi-Poisson qui donne un rang moyen de MAE significativement plus bas. Ces deux modèles ont donc été choisis pour la prédiction de nouvelles données.

Les résultats de l'ANOVA et le résumé des coefficients estimés des modèles Poisson et Quasi-Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC sont présentés dans les Tableaux 29, 30, 31 et 32, respectivement.

Tableau 29. ANOVA du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Month** | 266.06 | 4 | 0.0000 |
| **Weather** | 14.40 | 3 | 0.0024 |
| **Category** | 22.61 | 3 | 0.0000 |
| **Human.activity** | 4.04 | 2 | 0.1330 |
| **Time.class** | 257.50 | 2 | 0.0000 |
| **PRT** | 73.69 | 2 | 0.0000 |
| **PRT2.Zone** | 5.07 | 1 | 0.0244 |
| **PRT3.Zone** | 58.07 | 3 | 0.0000 |

Tableau 30. Résumé du modèle de Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 1.6825 | 0.1010 | 16.66 | 0.0000 |
| **Month_Sep** | 1.2599 | 0.1006 | 12.53 | 0.0000 |
| **Month_Nov** | -0.6190 | 0.1559 | -3.97 | 0.0001 |
| **Month_Dec** | -0.5183 | 0.2075 | -2.50 | 0.0125 |
| **Month_Feb** | 1.7039 | 0.7595 | 2.24 | 0.0249 |
| **Weather_Cloudy** | -2.1081 | 0.7794 | -2.70 | 0.0068 |
| **Weather_Foggy** | 0.9745 | 0.5385 | 1.81 | 0.0704 |
| **Weather_Windy** | -1.7526 | 0.7203 | -2.43 | 0.0150 |
| **Category_R** | -0.1250 | 0.1323 | -0.95 | 0.3446 |
| **Category_VC** | -0.4954 | 0.1084 | -4.57 | 0.0000 |
| **Category_VF** | -0.2856 | 0.1188 | -2.40 | 0.0162 |
| **Human.activity_Feeding** | -0.3250 | 0.1787 | -1.82 | 0.0690 |
| **Human.activity_Working** | -0.1687 | 0.2168 | -0.78 | 0.4365 |
| **Time.class_1. <9AM** | -1.4288 | 0.1126 | -12.69 | 0.0000 |
| **Time.class_3. >10AM** | -1.4805 | 0.1228 | -12.06 | 0.0000 |
| **PRT_2** | -1.3298 | 0.1885 | -7.06 | 0.0000 |
| **PRT_3** | 0.5636 | 0.2464 | 2.29 | 0.0222 |
| **PRT2.Zone_2** | -0.6033 | 0.2697 | -2.24 | 0.0253 |
| **PRT3.Zone_2** | -0.9523 | 0.2631 | -3.62 | 0.0003 |
| **PRT3.Zone_3** | -1.3263 | 0.2821 | -4.70 | 0.0000 |
| **PRT3.Zone_4** | -2.3881 | 0.3392 | -7.04 | 0.0000 |

Tableau 31. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Month** | 96.19 | 4 | 0.0000 |
| **Time.class** | 92.02 | 2 | 0.0000 |
| **PRT** | 58.92 | 2 | 0.0000 |
| **PRT3.Zone** | 17.61 | 3 | 0.0005 |

Tableau 32. Résumé du modèle de Quasi- Poisson avec sélection régressive des variables basée sur l'AIC.

| | Estimate | Std. Error | t value | Pr(>\|t\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 1.4634 | 0.1443 | 10.14 | 0.0000 |
| **Month_Sep** | 1.1943 | 0.1634 | 7.31 | 0.0000 |
| **Month_Nov** | -0.7671 | 0.2621 | -2.93 | 0.0036 |
| **Month_Dec** | -0.4907 | 0.3499 | -1.40 | 0.1615 |
| **Month_Feb** | -0.2740 | 0.2878 | -0.95 | 0.3416 |
| **Time.class_1. <9AM** | -1.4174 | 0.1830 | -7.74 | 0.0000 |
| **Time.class_3. >10AM** | -1.4910 | 0.2095 | -7.12 | 0.0000 |
| **PRT_2** | -1.5850 | 0.2418 | -6.56 | 0.0000 |
| **PRT_3** | 0.1672 | 0.3844 | 0.44 | 0.6637 |
| **PRT3.Zone_2** | -0.5370 | 0.4179 | -1.28 | 0.1995 |
| **PRT3.Zone_3** | -0.8917 | 0.4437 | -2.01 | 0.0451 |
| **PRT3.Zone_4** | -1.9472 | 0.5450 | -3.57 | 0.0004 |

Selon les résultats du modèle de Poisson, les variables significatives pour la prédiction de nouvelles valeurs d'oiseaux observés sont Month, Weather, Category, Human.activity, Time.class, PRT, PRT2.Zone et PRT3.Zone. Selon les résultats du modèle de Quasi-Poisson, seules les variables Month, Time.class, PRT et PRT3.Zone sont significatives.

Les représentations du nombre d'oiseaux observés et sa moyenne ajustée obtenue par validation croisée avec les modèles de Poisson et de Quasi-Poisson finaux sont présentés dans les Figures 79 et 80, respectivement.

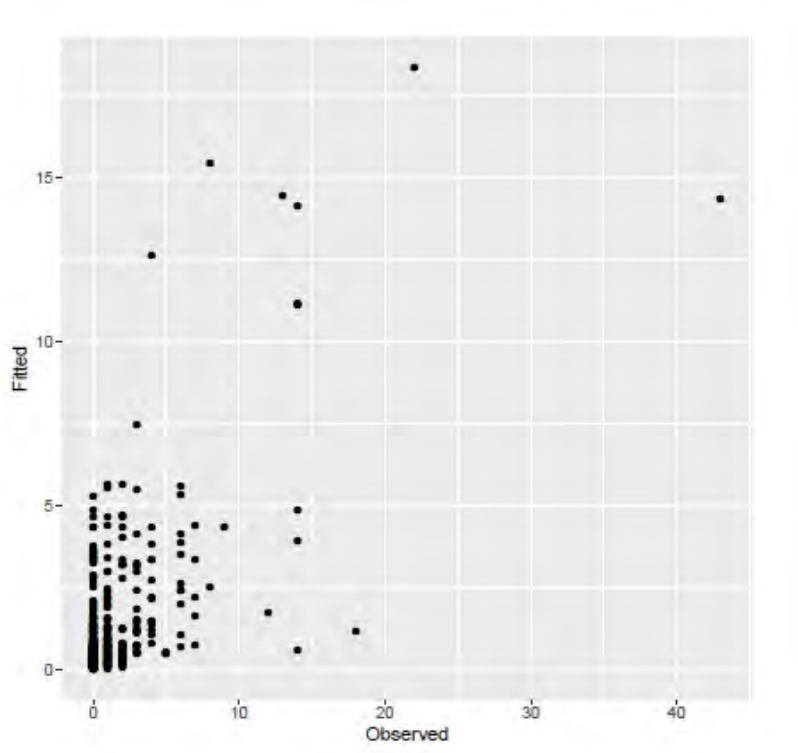



Figure 79. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle de Poisson.

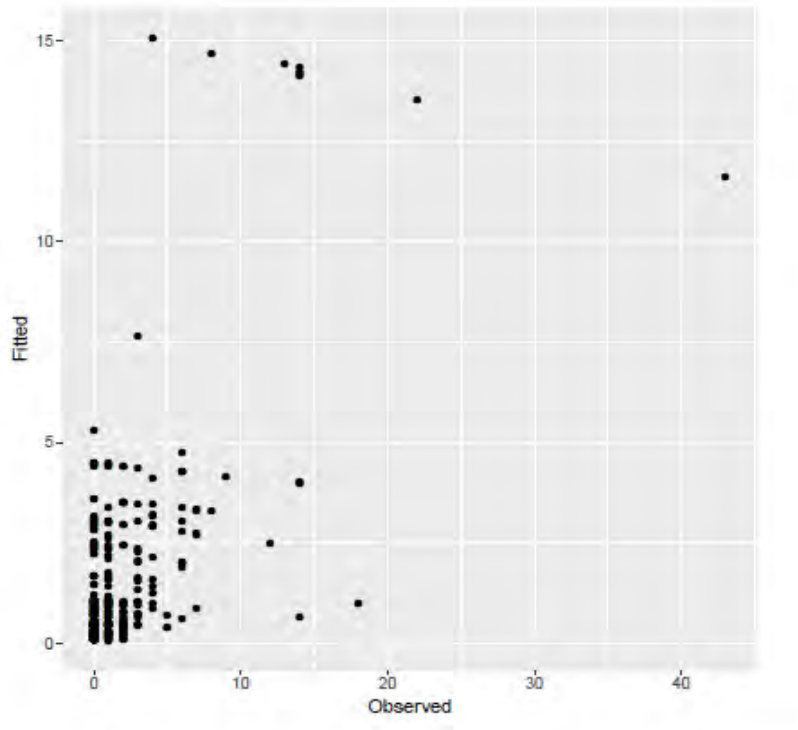



Figure 80. Nombre d'oiseaux observés et prédits avec un modèle de Quasi-Poisson.

### c. Détection des transpondeurs électroniques en zone de volières au sein des sites d'élevage

L'analyse des photos prises par les pièges photographiques au niveau des points de détection a montré de grandes différences entre les stations et les points de détection, avec certains points de détection largement visités et d'autre très peu. Les visites avaient principalement lieu en matinée et en fin de journée (Figure 54).




Figure 81. Photographie du point de détection NA022 le 27 novembre 2017 à 10h06 montrant un groupe de bulbuls à oreillons blancs.

Ces photos ont mis en évidence la visite de sept espèces différentes dont quatre des six des espèces identifiées comme dominantes sur les sites d'élevages et les sites environnants (Moineau domestique, Bulbul à oreillons blancs, Tourterelle maillée et Tourterelle turque). Moineaux domestiques, bulbuls à oreillons blancs et tourterelles maillées constituaient l'essentiel des oiseaux photographiés. Contrairement au résultat obtenu avec la détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage, de nombreux individus ont été détectés en zones de volières. Ainsi, 791 détections de 35 individus différents ont été enregistrées sur le site du NARC et 48 détections de 17 individus différents sur le site du SKHBC-AD. De la même façon qu'avec les pièges photographiques, de grandes différences ont été observées entre les stations et les points de détection (Figures 55, 56 et 57).

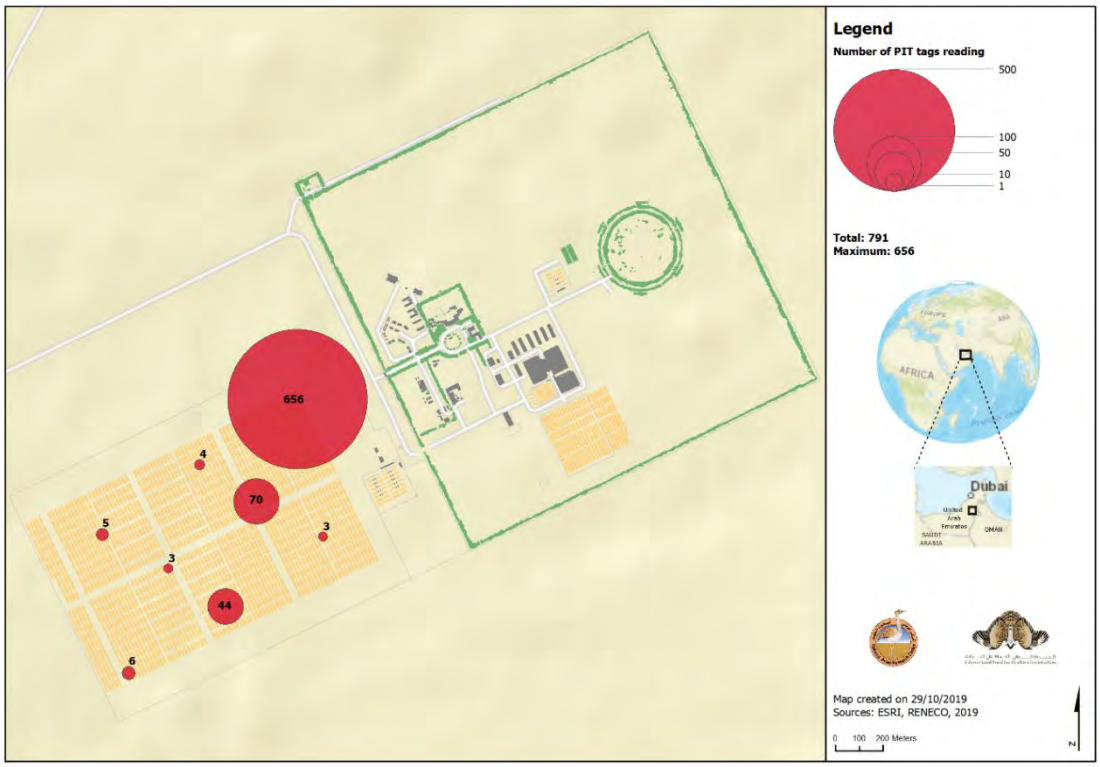



Figure 82. Nombre de détections de transpondeurs électroniques sur les différents points de détection de la station du NARC d'octobre à décembre 2017. Crédits : Reneco.

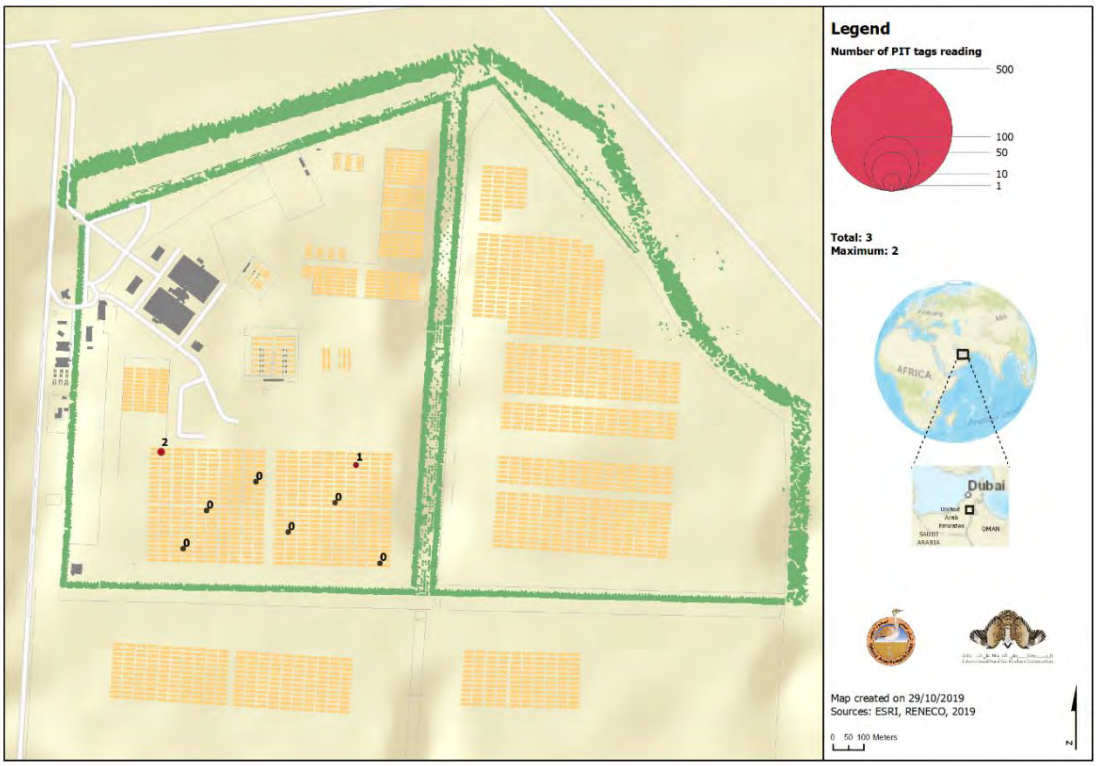



Figure 83. Nombre de détections de transpondeurs électroniques sur les différents points de détection de la station numéro 1 du SKHBC-AD d'octobre à décembre 2017. Crédits : Reneco.

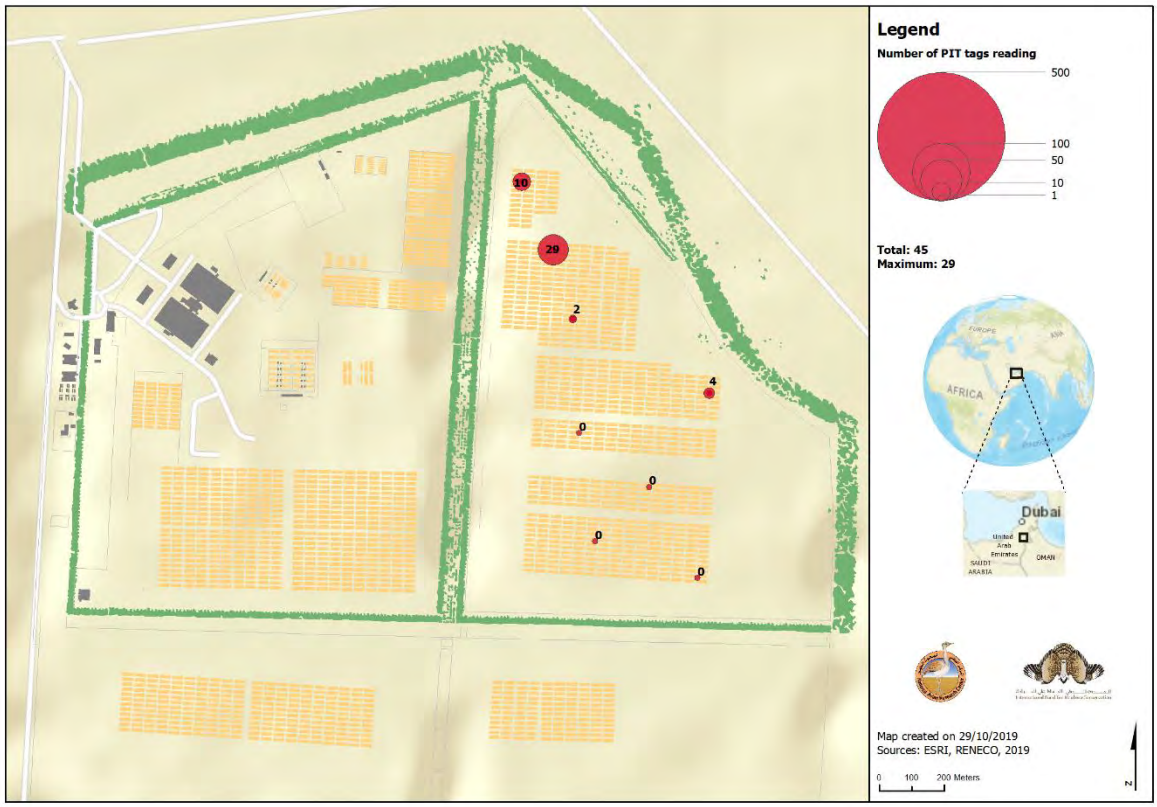



Figure 84. Nombre de détections de transpondeurs électroniques sur les différents points de détection de la station numéro 2 du SKHBC-AD d'octobre à décembre 2017. Crédits : Reneco.

Les bulbuls à oreillons blancs composaient la majorité des individus détectés (86,5%), sur le site du NARC (82,8%) comme sur le site du SKHBC-AD (94,1%). Les autres individus détectés étaient des moineaux domestiques (3,8%), des tourterelles maillées (7,7%) et des tourterelles turques (1,9%). Comme pour les observations d'oiseaux par comptage, les détections de transpondeurs électroniques avaient principalement lieu en matinée (Figure 58).

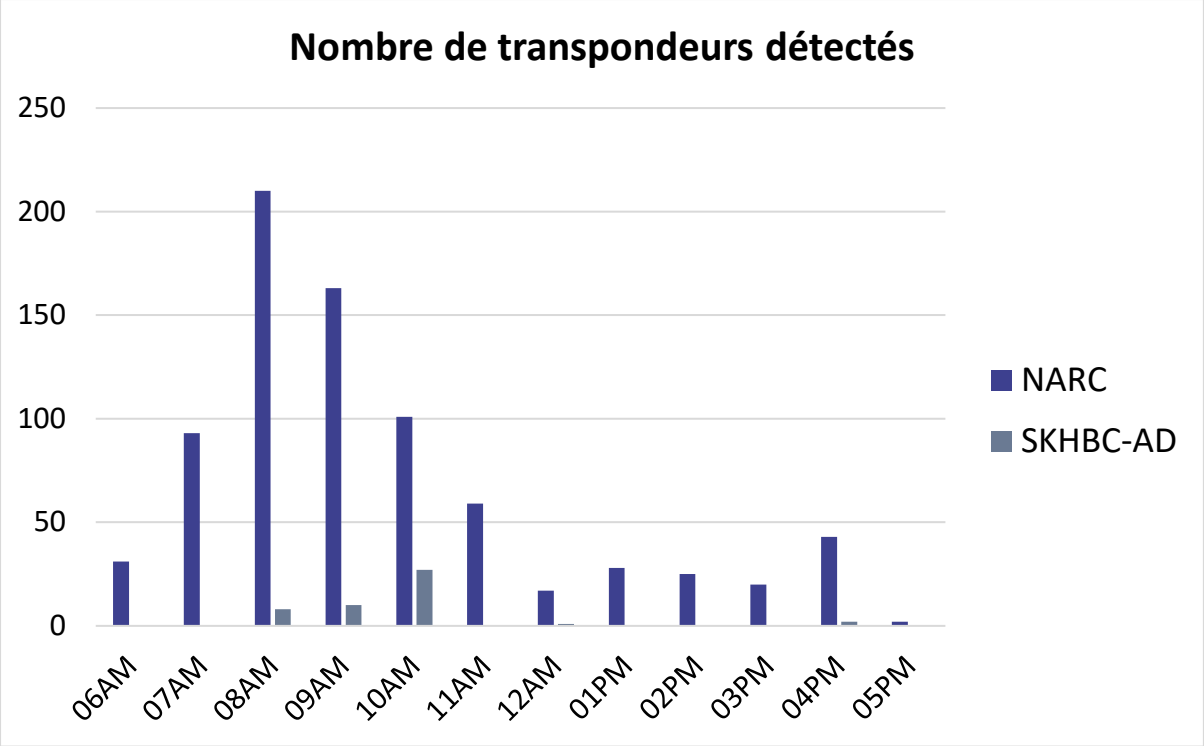



Figure 85. Distribution temporelle du nombre de transpondeurs électroniques détectés dans les zones de volières des sites du NARC et du SKHBC-AD entre octobre et décembre 2017.

# IV. Discussion et perspectives

Dans cette partie du projet de thèse, nous avons cherché à obtenir une vue d'ensemble des communautés d'oiseaux sauvages hébergés par les sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD et par les sites environnants. Nous avons aussi cherché à mettre en évidence les liens potentiels entre ces communautés en étudiant les mouvements d'oiseaux entre les sites d'élevage et les sites environnants. Enfin, nous nous sommes intéressés à la caractérisation des populations en contact avec les outardes captives et à l'analyse de ces contacts. Pour ce faire, nous avons mis sur pied une approche multimodale combinant plusieurs méthodes complémentaires.

Le protocole de capture recapture mis en place a permis de confirmer l'effet oasis induit par les deux sites d'élevage de notre étude. En effet, il a mis en évidence des abondances élevées et une richesse spécifique qui n'étaient pas forcément attendues dans un environnement désertique. Il a aussi montré qu'en dépit de la présence de nombreuses espèces migratrices, les communautés de ces deux sites étaient largement dominées par un petit nombre d'espèces résidentes dont les populations atteignent des tailles conséquentes. Le protocole de comptage mis en place sur les sites environnants a apporté des résultats similaires, suggérant que les sites d'élevage et leurs alentours présentaient des communautés d'oiseaux sauvages taxonomiquement et écologiquement comparables. Ce constat, impliquant des échanges potentiels entre les différents sites, a motivé la suite de l'étude, c'est-à-dire la caractérisation des déplacements entre les sites d'élevage et vers l'extérieur.

Les différentes méthodes utilisées dans ce cadre ont été complémentaires.

Dans un premier temps, la détection des bagues colorées et la détection des transpondeurs électroniques à l'extérieur des sites d'élevage se sont toutes les deux soldées par une relative absence de détection des oiseaux marqués. Ce résultat pouvait avoir pour explication une réelle absence de déplacement en dehors des sites de capture, des déplacements dans des directions autres que celle explorées ou bien différents biais méthodologiques.

La similarité des résultats entre ces deux méthodes a permis de s'affranchir des biais méthodologiques liés à la détection des bagues colorées, à savoir un potentiel effet de dilution (pas assez d'individus marqués dans les populations), la difficulté de détection (lecture de la bague parfois impossible) et un potentiel décalage dans le temps entre déplacements et effort de détection (présence des observateurs sur des périodes de temps réduites). Parallèlement, au vu des centaines d'oiseaux observés sur les points de détection, un défaut d'attractivité des points de détection semble aussi exclu.

Concernant les rares individus détectés, rien ne permettait d'affirmer qu'ils réalisaient des déplacements réguliers en dehors des sites d'élevage. Notamment, le moineau domestique C0930 détecté à l'aide de son transpondeur électronique avait été identifié en tant que juvénile un an plus tôt et pouvait donc parfaitement être un cas de dispersion post-juvénile à proximité relative de son lieu de capture.

Le suivi VHF a ensuite permis de trancher entre les deux hypothèses restantes, à savoir une absence de déplacement en dehors des sites de capture ou des déplacements dans des directions jusque-là inexplorées. Sur la base de ce suivi, nous avons pu observer que l'ensemble des

oiseaux équipés étaient sujets à des déplacements vers l'extérieur avec des variations interindividuelles, que certains de ces déplacements étaient réguliers dans le temps et que tous avaient pour direction potentielle les sites environnants situés à proximité du site.

Au final, les résultats obtenus peuvent se résumer de la façon suivante : les oiseaux capturés sur les sites d'élevage ne se déplacent majoritairement pas d'un site à l'autre mais ils se déplacent bien vers l'extérieur et ils n'utilisent pas les couloirs de végétation pour le faire mais coupent plutôt directement à travers dunes. Ce constat, impliquant un risque potentiel d'introduction d'agents pathogènes sur les sites d'élevage, a motivé la suite de l'étude, c'est-à-dire la caractérisation des contacts entre oiseaux sauvages et outardes captives au sein des sites d'élevage.

Les résultats de cette étude ont montré que les zones de volières étaient très attractives pour les oiseaux sauvages. En revanche, des différences dans l'utilisation de cet habitat ont été notées entre les différentes espèces et entre les deux sites d'élevage. En effet seule une fraction des communautés des deux sites a été retrouvée dans les zones de volières, suggérant que les conditions environementales rencontrées dans ces zones ne conviennent pas à l'ensemble des espèces présentes sur les sites. Chose intéressante, plus d'oiseaux ont été observés au sein des zones de volières du NARC qu'au sein de celles du SKHBC-AD, alors que les densités d'oiseaux sont bien plus importantes sur ce dernier (Tableau 4). Les infrastructures et la conduite d'élevage étant identiques sur les deux sites, seule la différence d'environnement entre le NARC et le SKHBC-AD permettrait d'expliquer ce résultat (179) : la couverture végétale, et donc la disponibilité des ressources, étant nettement supérieure sur le SKHBC-AD, les oiseaux sauvages n'ont peut-être pas autant besoin de compter sur les ressources disponibles en zones de volières. La majorité des oiseaux observés l'ont été en matinée, ce qui est en parfait accord avec les périodes d'activité reconnues dans la littérature (recherche alimentaire au lever du jour) (159,162). Les pics d'observations enregistrés pourraient également être liés à la distribution d'aliment aux outardes en captivité qui a généralement lieu sur ces plages horaires.

En termes de contact, près de 42% des oiseaux observés l'ont été en contact direct ou indirect avec les outardes captives avec une nette prédominance des deux espèces de passereaux dominantes, moineaux domestiques et bulbuls à oreillons blancs. Les contacts directs impliquaient quasi exclusivement les moineaux domestiques, probablement en lien avec un avantage morphologique et comportemental lié à leur habitude à vivre à proximité des humains et à tirer profit de leurs infrastructures dans lesquelles leur petite taille leur permet de pénétrer par n'importe quelle brèche (161).

L'analyse statistique des données de comptage en zone de volière a permis l'identification de nombreux facteurs temporels et environnementaux qui peuvent expliquer la présence d'oiseaux sauvages en zone de volières tels que l'heure de la journée, le mois de l'année mais aussi la zone de volière ou la catégorie de la maille considérée.

Tout d'abord, l'effet significatif de la variable Site dans l'analyse du jeu de données général a confirmé un nombre d'oiseaux observées en zone de volières plus élevé sur le site du NARC que sur celui du SKHBC-AD tandis que l'effet significatif de l'heure de la journée dans l'analyse de tous les jeux de données a confirmé un pic de fréquentation des zones de volières entre neuf et dix heures du matin.

Ensuite, l'effet significatif de la variable Catégorie de la maille dans l'analyse des jeux de données général et du NARC montre que le nombre d'oiseaux observés est plus important sur les mailles intermédiaires que sur les mailles externes. On peut penser que les oiseaux arrivent dans les zones de volières par les mailles les plus extérieures mais qu'ils sont ensuite poussés, notamment en raison du passage de personnel ou de véhicules, vers les mailles plus internes, où ils trouvent plus de calme (180). On peut aussi penser que les oiseaux sont aussi plus protégés des aléas climatiques (notamment vent) au niveau des mailles plus internes.

L'effet significatif du mois de l'année dans l'analyse de tous les jeux de données montre que le nombre d'oiseaux observées en zone de volières est plus important durant le mois de septembre que durant les mois suivants. On peut penser que ce résultat est directement lié à la disponibilité des ressources qui est minimale en fin d'été, ce qui expliquerait potentielelment une augmentation de la fréquentation des zones de volières (181,182). Pour confirmer ce résultat il aurait néanmoins fallu analyser des données collectées sur l'ensemble de l'année et notamment pendant les mois d'été (de juin à août), ce qui en raison de l'organisation du travail de terrain n'a pas été réalisable.

L'effet significatif de la distance à la végétation dans l'analyse du jeu de données général montre que le nombre d'oiseaux observées diminue lorsque la distance à la végétation augmente. Tout d'abord, les zones végétalisées constituant l'habitat naturel de la majorité des espèces observées en zones de volières, il semble logique d'observer plus d'oiseaux à proximité de ces zones. Ensuite, on peut penser que la végétation environnante sert de refuge aux oiseaux qui visitent les zones de volières lorsqu'ils sont dérangés (activité humaine, prédateurs, etc.) et que ceux-ci rechignent à trop s'en éloigner (183).

Enfin, les effets significatifs des variables PRT et Zone dans l'analyse des jeux de données du NARC et du SKHBC-AD montrent une fréquentation préférentielle de certaines zones de volières. Si certains de ces effets peuvent être reliés à l'effet distance à la végétation (PRT1 du NARC), d'autres en revanche ne trouvent pas d'explication claire (PRT1 et PRT3.1 du SKHBC-AD). On peut éventuellement penser à un phénomène d'habituation de certains groupes sociaux qui viendraient visiter préférentiellement telle ou telle zone.

En résumé, nous avons montré que les communautés d'oiseaux sauvages présentes sur les sites d'élevages du NARC et du SKHBC-AD mais aussi à proximité immédiate au sein des sites environnants étaient très similaires et dominées par six espèces résidentes. Nous avons ensuite mis en évidence l'existence de mouvements réguliers entre les sites d'élevage et l'extérieur de la part de ces espèces dominantes. Nous avons aussi montré que seule une fraction des communautés des sites d'élevage utilisait effectivement l'habitat offert par les zones de volières et notamment que seules quelques espèces étaient en contact, néanmoins nombreux, avec les outardes captives. Enfin, nous avons aussi réussi à identifier plusieurs facteurs temporels et envrionnementaux qui sous-tendent la présence d'oiseaux sauvages en zones de volières. Ainsi, cette étude offre de par son caractère multimodal des résultats permettant une description exhaustive du système épidémiologique étudié, une approche rarement achevée en pratique (184,185).

Il faut néanmoins considérer un certain nombre de limites au résultats de cette étude.

Tout d'abord, les tailles de populations estimées sont à considérer avec précaution. En effet, en raison des objectifs du protocole de capture-recapture, c'est-à-dire obtenir une représentation la plus exhaustive possible de la richesse et de l'abondance des communautés des sites d'élevage, les taux de recapture n'ont pas été maximisés. Il en résulte que les tailles de populations présentées ici peuvent avoir été sous-estimées (cas du Bulbul à oreillons blancs au NARC) ou surestimées (cas du Pigeon biset au SKHBC-AD). De plus, ces populations sont forcément soumises à des variations saisonnières (recrutement, mortalité) que nous n'avons pas pu mettre en évidence ici du fait des limites des jeux de données.

Ensuite, dans le cadre du suivi VHF, un certain nombre d'individus sont restés majoritairement non détectés (*Passer domesticus* ID215676 et ID215677, *Pycnonotus leucotis* ID215678 et *Streptopelia decaocto* ID2156693). Sachant que tous les émetteurs ont été testés avant usage, trois raisons peuvent expliquer la non détection du signal : ou bien le signal n'est pas émis (défaut de batterie par exemple) ou bien il est bloqué par un obstacle (un bâtiment par exemple) ou bien enfin il est hors champs de détection. Premièrement, les émetteurs ont été systématiquement détectés, même occasionnellement, et ce même pour les individus majoritairement non détectés ; le défaut d'émission du signal semble donc exclu. Deuxièmement, la probabilité que le signal soit la plupart du temps bloqué par un obstacle dans l'environnement de notre étude apparait peu probable (environnement désertique sans obstacle majeur). On peut donc raisonnablement considérer ces individus comme hors champs de détection, c'est à dire trop éloignés du NARC.

Ce qui amène à proposer des améliorations potentielles, notamment dans le cadre de l'étude des déplacements entre les sites d'élevage et vers l'extérieur. Si le suivi VHF nous a donné un aperçu des déplacements des oiseaux du NARC, leur destination finale nous est malheureusement inconnue. Nous pouvons supposer que ces oiseaux se déplacent en direction de lieux identifiés comme des sources fiables de nourriture. Il peut potentiellement s'agir de sites environnants visités dans le cadre des comptages mais aussi de l'agglomération de Sweihan, de sites non visités dans le périmètre des 15 kilomètres voir même de sites situés en dehors de ce périmètre. Pour répondre à cette autre question, il faudrait compléter le protocole de suivi VHF utilisé par la localisation précise des individus équipés qui avait été abandonnée du fait des contraintes logistiques qu'elle supposait. On pourrait aussi envisager d'équiper une petite cohorte d'individus avec des émetteurs GPS qui seraient plus à même de fournir des localisations précises. Malheureusement, la technologie disponible ne permet pas encore raisonnablement d'équiper des oiseaux du gabarit de ceux ciblés par notre étude (sauf pigeons et tourterelles turques). Enfin, on pourrait aussi envisager des déployer des points de détections de transpondeurs électroniques sur certains sites environnants et espérer enregistrer des contacts avec des individus équipés.

Dans un premier temps, il serait très intéressant de consolider les résultats obtenus par ce suivi VHF sur le site du NARC par le même type de suivi sur le site du SKHBC-AD qui permettrai notamment de confirmer ou pas l'absence d'échanges entre les deux sites. Augmenter le nombre d'individus équipés apporterait aussi une meilleure représentativité de l'ensemble de la communauté. Dans le même esprit, un effort plus intense et plus long et un protocole plus standardisé (position et méthodes de capture) dans le cadre du protocole de capture-marquage-recapture permettrait d'apporter plus de robustesse à l'estimation des tailles de populations des espèces dominantes.

Pour finir, pour aller encore plus loin dans l'analyse statistique des données de comptage en zone de volière, il aurait été intéressant de prendre en compte la dimension spatiale des mailles. En effet, même si elles ne font pas partie de la même catégorie, deux mailles adjacentes sont plus semblables que deux mailles éloignées l'une de l'autre et le nombre d'oiseaux observés sur ces mailles l'est peut-être aussi.



# B. Etude de la prévalence des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle et étude de la circulation du virus de la maladie de Newcastle chez l'avifaune sauvage des sites d'élevage

## I. Etat des connaissances

S'il est communément admis que les virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle peuvent infecter toutes les espèces d'oiseaux, il n'en demeure pas moins que la plupart des études ont pour objet les communautés identifiées comme réservoirs de ces virus (37,38,98,186,187).

Ainsi, les données sur le cycle viral, les signes cliniques et la prévalence dans le milieu sauvage sont nombreuses chez les oiseaux d'eau, notamment les anseriformes et les charadriformes, hôtes de maintenance des AIV et NDV. De la même façon, l'implication des colombidés dans l'épidémiologie du NDV et notamment de ses variants « pigeon » est largement documentée (105).

En revanche, ces données sont beaucoup moins nombreuses et le plus souvent incomplètes dès que l'on s'intéresse à d'autres communautés d'oiseaux traditionnellement considérées comme mineures dans l'épidémiologie de ces virus, notamment de nombreuses espèces péridomestiques (54,188). Néanmoins, de nombreuses études suspectent leur implication dans le maintien et la transmission de ces virus (52,189).

Cette partie de l'étude ayant pour objectif d'évaluer la prévalence de ces deux virus chez six espèces péridomestiques, une revue préalable de la littérature s'est imposée, afin de synthétiser les connaissances actuelles sur l'épidémiologie des AIV et NDV chez ces espèces : le Moineau domestique, le Bulbul à oreillons blancs, la Tourterelle maillée, la Tourterelle turque, le Pigeon biset et le Francolin gris.

### 1. Influenza aviaire

Pour le Moineau domestique, nous avons pris en considération les études réalisées sur cette espèce ainsi que sur le Moineau friquet (*Passer montanus)*, une espèce phylogénétiquement et écologiquement très proche.

Dans la littérature, un certain nombre d'infections expérimentales chez ces espèces avec différentes souches d'AIV, notamment des souches H5N1 hautement pathogènes sont décrites. Elles ont toutes montré que le Moineau domestique est sensible au virus, bien que dans la plupart des cas, les individus infectés présentent peu ou pas de signes cliniques (190–197). Lorsque présents, ces signes cliniques sont peu marqués, frustes et non spécifiques tels qu'une léthargie, de l'abattement, un plumage ébouriffé, des troubles de l'équilibre et des troubles neurologiques (191,198–202).

Seule deux études à notre connaissance font état de signes cliniques marqués ; le virus testé était dans les deux cas une souche H9N2 pakistanaise (203,204).

La létalité induite est fonction de la souche virale testée. Les souches H5N1 semblent induire dans la majorité des cas une forte létalité (191,192,194,195,198,199,201,205) alors que les autres souches semblent n'induire que peu ou pas de létalité (193,200,203,204). Dans la majorité des études où ces paramètres ont été mesurés, l'excrétion virale et la séroconversion des individus infectés ont été mis en évidence. Seule une étude fait exception (206). Lorsque étudiée, une transmission intraspécifique a souvent été mise en évidence (192,198–201,203). Néanmoins, plusieurs études présentent un résultat contraire (193,194,205). Une transmission interspécifique, plus rarement étudiée, a parfois été mise en évidence (194,199) mais non systématiquement (192). Enfin, plusieurs études ont aussi démontré une transmission indirecte possible *via* la contamination de l'environnement (192,194,200).

Les études de terrain quant à elles font état le plus souvent de viroprévalences et de séroprévalences très faibles voire nulles (207–210). Certaines études ont néanmoins permis d'isoler des souches H5N1 chez des moineaux (198,208,211).

La seule revue consacrée à ce sujet à notre connaissance conclut que les moineaux domestiques, et les passereaux en général, n'ont probablement qu'un rôle limité dans l'épidémiologie des AIV mais qu'ils peuvent néanmoins, dans certains cas, être impliqués dans la transmission du virus (212).

Il n'existe pour le moment aucune étude consacrée au Bulbul à oreillons blancs. En revanche, quelques études sont consacrées à des espèces cousines. C'est le cas d'une infection expérimentale qui confirme la sensibilité au virus, décrit des signes cliniques peu marqués accompagnés de létalité et confirme l'excrétion virale et la séroconversion (201). Cette étude décrit aussi une transmission intraspécifique. Les résultats de cette infection expérimentale sont corroborés par plusieurs études de terrain qui rapportent des résultats virologiques et sérologiques positifs chez ces espèces (213–215).

De manière générale, les études consacrées à différentes espèces de passereaux font état de prévalences faibles à nulles, avec des variations entre espèces. Néanmoins, elles insistent sur l'importance de surveiller ces communautés et notamment les passereaux sociaux qui évoluent en groupes, comme les moineaux et bulbuls (216–220).

En ce qui concerne le Pigeon biset, là aussi les différentes infections expérimentales, réalisées majoritairement avec des souches H5N1 hautement pathogènes, montrent que l'espèce est sensible au virus bien que dans la plupart des cas les individus infectés ne présentent pas de signes cliniques (190,221–230). Néanmoins, dans quelques rares études, des signes cliniques peu marqués et non spécifiques sont observés (231–234), dans certains cas en relation avec des doses importantes d'inoculum (191). Dans l'immense majorité des cas, aucune létalité n'est induite par l'infection et seules quelques études font exception (229–232). L'excrétion virale et la séroconversion des individus infectés sont inconstantes. En effet, certaines études ont montré qu'elles étaient bien présentes (191,205,221,226–235) alors que d'autres ne les ont pas mises en évidence (190,222–224). Lorsqu'elle a été étudiée, la transmission intraspécifique s'est avérée le plus souvent absente (190,224,226,227,231). Néanmoins quelques études font état du résultat contraire (225,228). Rarement étudiée, la transmission interspécifique, s'est toujours révélée négative (221,224,225,228,231).

Les études de terrain font quant à elles état le plus souvent de viroprévalences et de séroprévalences très faibles voire nulles (207,209,236–239). Une seule étude fait exception en rapportant une séroprévalence élevée (235). Deux études font mention d'isolement de souches virales H5N1 hautement pathogènes (229,240) sur des pigeons biset féraux.

La seule revue consacrée à l'influenza chez cette espèce conclut que les pigeons biset féraux, et les colombidés en général, n'ont probablement qu'un rôle très limité voir négligeable dans l'épidémiologie des virus influenza mais qu'ils doivent néanmoins être inclus dans les programme de surveillance car potentiellement acteurs de la dissémination du virus (241).

En ce qui concerne la Tourterelle maillée, aucune étude n'est malheureusement disponible à notre connaissance. Concernant sa cousine, la Tourterelle turque, on trouve deux études faisant respectivement mention de l'isolement de souches H5N6 et H5N8 (242,243). De plus, deux études font mention de résultats obtenus sur d'autres espèces de tourterelles. Elles apportent les mêmes résultats que ceux obtenus sur le Pigeon biset féral, à savoir des prévalences faibles voir nulles sur le terrain mais un isolement sporadique d'une souche virale H9N2 (244,245).

Enfin, concernant le Francolin gris, là encore, aucune étude n'est disponible à notre connaissance. En revanche, de par son appartenance à l'ordre des galliformes et à la famille de phasianidés, il fait partie de la communauté d'espèces considérée comme la plus sensible aux virus influenza. Les résultats obtenus sur d'autres espèces sauvages de cet ordre comme les cailles, perdrix ou faisans sont donc potentiellement transposables avec prudence (190,203,204,234,236,246–266).

Les signes cliniques et la létalité induits semblent être fonction des souches virales testées. Les souches hautement pathogènes induisent des signes cliniques marqués et une forte létalité alors que les souches faiblement pathogènes n'induisent que peu ou pas de signes cliniques et aucune létalité. Dans toutes les études, l'excrétion et la séroconversion des individus infectés ont été mises en évidence. La transmission interspécifique, rarement étudiée, s'est avérée limitée. Enfin, plusieurs études ont aussi mis en évidence une transmission indirecte possible *via* la contamination de l'environnement.

## 2. Maladie de Newcastle

A notre connaissance, il n'existe aucune étude consacrée au Moineau domestique. Il existe néanmoins une étude d'infection expérimentale sur d'autres espèces de passereaux péridomestiques qui rapporte une absence de signe cliniques et de létalité mais décrit une excrétion et une séroconversion. De plus, cette étude met en évidence une transmission interspécifique (267). En revanche, quelques études de terrain présentent des résultats contrastés avec d'un côté une absence de détection par sérologie (268) et de l'autre une viroprévalence assez élevée (269,270) et l'isolement de différentes souches virales (198,271).

De la même façon, il n'existe à notre connaissance aucune étude consacrée au Bulbul à oreillons blancs.

De manière générale, les études consacrées aux passereaux s'accordent sur le fait que ces espèces n'ont probablement qu'un rôle limité dans l'épidémiologie du virus de la maladie de Newcastle mais qu'elles peuvent néanmoins, dans certains cas, être impliquées dans la transmission du virus, notamment de par leur comportement social. Elles concluent sur l'importance d'inclure cette communauté à tout plan de surveillance (189).

A l'inverse, les études consacrées au Pigeon biset sont nombreuses. Les différentes infections expérimentales, réalisées à la fois avec des souches NDV classiques mais aussi avec des variants « pigeon » du virus, montrent que l'espèce est sensible au virus. La plupart du temps, les individus infectés présentent des signes cliniques marqués associant léthargie, abattement, troubles digestifs (diarrhée) et neurologiques (incoordination, torticolis, tremblements …) (272–278). Parfois, ces signes cliniques sont peu marqués voir même absents (279–283). Dans la majorité des cas, aucune létalité n'est induite par l'infection (278–284) mais certaines études rapportent le résultat contraire (272,274–277). Une excrétion virale et une séroconversion d'individus infectés ont été mises en évidence dans chacune des infections expérimentales (272–284). Des transmissions intraspécifique et interspécifique ont été démontrées (272,275,280,281).

Les nombreuses études de terrain apportent quelques précisions en termes de viroprévalences et de séroprévalences (270,285,286) mais font surtout mention de l'isolement de variants « pigeon » (274,287–299).

De manière générale, ces différentes études s'accordent sur le fait que les pigeons biset féraux et les colombidés en général ont un rôle prépondérant dans l'épidémiologie du virus de la maladie de Newcastle et notamment des variants « pigeon », en tant qu'hôtes réservoir et hôtes de dissémination du virus.

Pour les deux espèces de tourterelles de notre étude, la Tourterelle maillée et la Tourterelle turque, il n'existe à notre connaissance aucune infection expérimentale décrite. En revanche, plusieurs études de terrain sont disponibles et apportent dans l'ensemble les mêmes résultats que ceux obtenus sur le Pigeon biset, à savoir une séroconversion, une excrétion virale et l'isolement de variants « pigeon » du virus (285,286,289,299–303).

Enfin, concernant le Francolin gris, il n'existe une fois encore aucune étude à notre connaissance. En revanche, une étude de terrain consacrée à une espèce cousine fait état d'une séroprévalence élevée (304). En tout état de cause, de par son appartenance à l'ordre des Galliformes et à la famille de phasianidés, il fait aussi partie de la communauté d'espèce considérée comme la plus sensible aux virus de la maladie de Newcastle. Les résultats obtenus sur d'autres espèces sauvages de cet ordre comme les cailles, perdrix ou faisans sont donc potentiellement transposables avec prudence (275,305–309). Chez ces espèces, les signes cliniques et la létalité induits semblent être très réduits. Dans toutes les études, l'excrétion a été mise en évidence mais peu confirment la séroconversion. Enfin, bien que rarement étudiée, la transmission interspécifique s'est avérée présente dans certaines études.

## 3. Historique infectieux aux Emirats Arabes Unis et sur les sites d'élevage

Les données concernant la circulation d'agents pathogènes aviaires ou les éventuels épisodes épidémiques dans les compartiments sauvage et domestique aux EAU sont assez limitées.

Néanmoins, selon l'OIE (https://www.oie.int/wahis_2/public/wahid.php/Countryinformation/Animalsituation), le pays était en 2018 indemne, dans les compartiments sauvage et domestique, de :

- laryngo-trachéite infectieuse ;
- bronchite infectieuse ;
- mycoplasmose à *Mycoplasma synoviae* et *Mycoplasma gallisepticum* ;
- chlamydiose ;
- pullorose ;
- thyphoïde avaire ;
- maladie de Gumboro ;
- maladie de Newcastle ;
- influenza aviaire faiblement et hautement pathogène.

Les dernières notifications officielles sont les suivantes :

- maladie de Newcastle, maladie de Gumboro, mycoplasmose à *Mycoplasma gallisepticum*, variole aviaire et coccidiose en 2004 et 2003 ;
- maladie de Newcastle et variole aviaire en 2002 ;
- maladie de Marek en 2001.

La littérature scientifique quant à elle fait mention, depuis le début des années 2000, de plusieurs agents pathogènes présents dans les compartiments sauvage et/ou domestique :

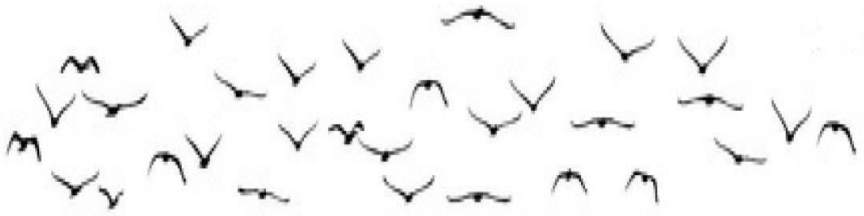
- virus de l'influenza aviaire faiblement pathogène H9N2 (55,62,68), H7N1 et H7N3 (62) ;
- virus de l'influenza aviaire hautement pathogène H5N1 (310) et H7N3 (311) ;
- cirus de la maladie de Newcastle (312) ;
- avipoxvirus (313) ;
- coronavirus (314) ;
- circovirus (315) ;
- adenovirus (315) ;
- *Salmonella* spp. (313,316) ;
- *Chlamydia* spp. (313) ;
- *Mycoplasma* spp. (317).

En ce qui concerne plus précisément l'Outarde houbara, les agents pathogènes suivants ont été mis en évidence aux EAU :

- avipoxvirus (74,144,145,153,318) ;
- virus de la maladie de Newcastle (144,145,318) ;
- *Aspergillus* spp. (319,320) ;
- *Chlamydia* spp. (319,320) ;
- *Salmonella* spp. (319,320) ;
- parasites internes divers (321–323).

Enfin, au sein des sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD, quelques évènements infectieux notables ont été rapportés au cours des dernières années :

- avipoxvirose en 2010 ;
- salmonellose à *Salmonella* Arizonae en 2011 ;
- salmonellose à *Salmonella* Enteritidis en 2012 (augmentation de la mortalité chez les poussins, 3,3% de morbidité et 68,2% de létalité) ;
- collibacillose à *Escherichia coli* hautement pathogène en 2013 ;
- influenza aviaire faiblement pathogène H9N2 en 2015 (infection clinique avec signes respiratoires et oculaires et augmentation de la mortalité chez les jeunes oiseaux et les adultes en groupe à l'extérieur, 42,6% de morbidité et 50% de létalité sur SKHBC-AD, 2,2% de morbidité et 98% de létalité sur NARC) et en 2017 ;
- maladie de Newcastle en 2018.



# II. Recherche des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle chez l'avifaune sauvage des sites d'élevage

## 1. Objectifs

Les virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle figurent parmi les pathogènes majeurs des oiseaux, qu'ils soient captifs ou sauvages. De nombreuses études ont permis d'identifier les populations et les écosystèmes assurant la maintenance de ces deux virus, en l'occurrence les oiseaux d'eau (canards) et les oiseaux côtiers (laro-limicoles) et les zones humides qui leur sont associées (34,37).

En théorie, l'environnement désertique de notre modèle d'étude ne se prête donc pas spécialement à la maintenance de ces agents pathogènes. Néanmoins, contre toute attente, ces deux virus ont été identifiés à plusieurs reprises chez l'avifaune captive dans différents pays du Moyen Orient (65,324), et notamment aux Emirats Arabes Unis (55,62,67,68,310), dans le sultanat d'Oman (56,59,60,325), au Koweït (57), en Arabie Saoudite (58,66,69), au Qatar (61,64), en Jordanie (326,327), en Iran (328–330), en Israël (331), au Liban (332) et en Egypte (333–338). Pour expliquer cet état de fait, une potentielle implication de l'avifaune sauvage peut s'envisager au travers de deux hypothèses.

La première implique directement les oiseaux migrateurs et leur potentiel de dissémination de ces virus. En effet, les EAU comme le reste du Moyen Orient, sont situés sur un couloir de migration majeur allant de l'Asie de l'Ouest à l'Afrique de l'Est. Chez ces populations migratrices, souvent des hôtes de maintenance classiques des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle, une grande diversité de souches et des prévalences élevées ont été mises en évidence (110,188,328,339–343). Qui plus est, leur potentiel disséminateur et amplificateur a aussi été démontré (84,344–353). On peut donc envisager l'éventualité d'une contamination de l'avifaune captive par les oiseaux en migration lors de leurs nécessaires haltes migratoires. Néanmoins, il faut nuancer cette éventualité par son improbabilité.

En effet, il faudrait d'abord que les oiseaux en migration choisissent pour s'arrêter un environnement qui ne correspond à priori pas à leur écologie, c'est-à-dire le plus souvent dépourvu de point d'eau et fortement anthropisé. Ensuite, une fois arrêtés sur les sites d'élevages, il faudrait que ces oiseaux entrent en contact direct ou indirect avec les oiseaux en captivité, ce qui là encore semble peu probable, tant du point de vue comportemental que morphologique. Ces deux constatations font donc que cette première hypothèse apparait hautement improbable.

En revanche, la deuxième hypothèse, impliquant elle les oiseaux résidents, parait nettement plus probable. Convenons du fait que les populations de maintenance (oiseaux d'eau) et les populations cibles (avifaune captive) sont, dans notre modèle d'étude, totalement hors d'atteinte l'une de l'autre (absence de contact direct) ; les virus d'intérêt potentiellement maintenus dans les populations d'oiseaux migrateurs ne seront donc pas transmis aux populations cibles.

En revanche, si une ou plusieurs espèces d'oiseaux à l'écologie plus généraliste partagent à la fois l'environnement des populations de maintenance et des populations cibles, ils peuvent parfaitement connecter ces deux populations au travers du temps et de l'espace. C'est ce que l'on appelle des hôtes relais (41–43).

De manière générale, les sites d'élevage, de par la disponibilité de ressources, attirent la faune sauvage et notamment les oiseaux (44–49). C'est d'autant plus vrai dans un contexte désertique où les sites d'élevage constituent de véritables oasis, fournissant ressources et refuge dans un environnement difficile (71,71,72). Les deux sites d'élevage de notre modèle d'étude abritent ainsi des populations riches et abondantes d'oiseaux sauvages (IV).

Considérant l'absence des populations de maintenance classiques sur les sites mais la présence, au moins ponctuelle, des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle chez les outardes captives, les oiseaux sauvages, et notamment les espèces péridomestiques, sont donc naturellement des candidats potentiels en tant qu'hôtes relais. Bien que souvent mise en avant, cette hypothèse n'est que très rarement documentée (52–54). C'est ce que nous avons voulu faire dans cette partie du projet de thèse.

Ce chapitre a fait l'objet d'un article scientifique publié dans *The Journal of Wildlife Diseases* qui présente et discute les résultats de cette étude (3).

Enfin, en plus du criblage PCR systématique de nos échantillons pour le virus de l'influenza aviaire et le virus de la maladie de Newcastle, d'autres cibles d'intérêt en pathologie aviaire ont aussi été recherchées (4).

# 2. Matériel et méthodes

## a. Collecte des échantillons

Les oiseaux capturés dans le cadre du protocole de capture recapture décrit dans la partie 1.a ont fait l'objet d'un plan d'échantillonnage destiné à collecter les échantillons biologiques nécessaires à la recherche d'agents pathogènes. Seules les six espèces dominantes et les espèces présentant un intérêt particulier vis-à-vis des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle (oiseaux d'eau et oiseaux côtiers) ont été incluses dans ce plan d'échantillonnage. Les autres espèces résidentes ou migratrices en ont été exclues.

Par ailleurs, jusqu'à fin 2017, il existait sur les sites du NARC et du SKHBC-AD une petite communauté d'outardes vivant en liberté (« outardes *free-range* » dans la suite du document) issues d'origines différentes : oiseaux relâchés intentionnellement sur le site lors d'évènements officiels, oiseaux relâchés dans les réserves naturelles à proximité du site et revenus sur le site par leurs propres moyens, oiseaux accidentellement échappés des structures d'élevage et restés sur le site et oiseaux « sauvages » nés sur le site de parents vivant en liberté. Ces outardes *free-range* ont été elles aussi incluses dans le plan d'échantillonnage.

Pour chaque oiseau, deux prélèvements ont été collectés : un écouvillon trachéal-cloacal et un échantillon de sang.

L'écouvillon trachéal-cloacal a été collecté à l'aide d'un écouvillon sec de taille adapté au gabarit de l'oiseau capturé, petit pour les passereaux (Classic swab COPAN®) et plus gros pour les colombidés et francolins (Plain swab sterile plastic applicator rayon tipped SARSTEDT®). Le même écouvillon a été utilisé pour l'écouvillonnage trachéal et cloacal en réalisant dans un premier temps l'écouvillonnage trachéal. Ensuite une empreinte de l'écouvillon a été réalisée sur une carte FTA (FTA Classic Card WHATMAN®) puis l'écouvillon et la carte FTA ont été ensuite placés au frais dans une glacière pendant le temps du travail de terrain et apportés au laboratoire du NARC le plus rapidement possible (toujours moins de 24h). Dès leur arrivée, les écouvillons ont été congelés à -80°C et les cartes FTA conservées à +4°C.

L'échantillon de sang a été préférentiellement collecté au niveau de la veine jugulaire sur les petites espèces car ce site est, selon la littérature, le site le plus adapté à la collecte d'un volume de sang maximum. Chez les colombidés et les galliformes, la collecte a été faite au niveau de la veine ulnaire/brachiale. Pour chacune de ces méthodes nous avons utilisé le même matériel : des seringues jetables de 1mL (MEDISOFT®) et des aiguilles de dimension adaptée à la taille de l'oiseau (25 gauge x 5/8" ou 27 gauge x 1/2" TERUMO®). En accord avec les standards éthiques en vigueur, le volume de sang collecté n'a jamais dépassé 1% du poids vif de l'oiseau. Au final, nous n'avons pas collecté plus de 0,5mL même sur les oiseaux de grande taille. Après collecte, la zone de ponction a été légèrement comprimée avec un coton chirurgical de façon à faciliter l'hémostase pour limiter les éventuels hématomes et hémorragies. Les échantillons de sang ont tout de suite été transférés dans des tubes à sérum (Microtube 1,1mL Z-Gel SARSTEDT®) puis stockés dans une glacière pendant la durée du travail de terrain et apportés au laboratoire du NARC le plus rapidement possible (toujours moins de 24h). Au laboratoire, le sérum a été extrait par centrifugation et stocké à -20°C.

Grace au suivi sanitaire de l'avifaune sauvage réalisé au cours de l'année 2015, nous avons aussi pu travailler sur 1013 échantillons d'organes (trachée, poumons, foie, rate, pancréas, intestin, rein) collectés entre janvier et juin sur les sites du NARC et du SKHBC-AD à partir de différentes espèces dont majoritairement les six espèces dominantes. Pour chacun de ces échantillons d'organes, conservés à -80°C, une empreinte a été réalisée sur carte FTA et stockée à +4°C.

### b. Export des échantillons

Tout le travail de laboratoire a été réalisé au sein du laboratoire de l'équipe Virologie de l'UMR 1225 IHAP ENVT-INRA à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse. Les échantillons de sérum et les cartes FTA ont été envoyés des Emirats Arabes Unis en France dans des conteneurs à température négative à l'aide de glace carbonique. En raison de la législation en vigueur aux Emirats Arabes Unis, il ne nous a pas été possible d'envoyer ni les écouvillons ni les organes. Dès leur arrivée au laboratoire, les échantillons de sérum et les cartes FTA ont été soigneusement triés et stockés à -20°C avant leur utilisation.

## c. Extraction des acides nucléiques depuis les cartes FTA

Nous avons commencé par découper un petit fragment de chaque empreinte à l'aide d'un emporte-pièce (Harris Uni-Core™ 6.0mm®) en choisissant la zone de l'empreinte présentant le plus de matériel biologique. Le fragment était ensuite placé dans un tube Eppendorf® de 1,5mL identifié individuellement dans lequel étaient ajoutés 300µL de tampon TE (PanReac Applichem TE buffer (1x) pH 8.0®). En général, nous travaillions par séries de plusieurs centaines d'échantillons afin de maximiser le rendement. Ensuite, les tubes étaient placés sous agitation à +4°C pour la nuit.

Le lendemain matin, nous collections 200µL par échantillon que nous groupions par cinq dans un nouveau tube Eppendorf® de 1,5mL identifié individuellement. Ceci avait pour but de sauvegarder du temps et du matériel dans les étapes ultérieures du processus de criblage sans pour autant affecter la sensibilité de détection (354). Les *pools* ont ensuite été traités pour extraction. Nous avons utilisé un kit commercial dédié à l'extraction des ARN et ADN viraux (cador® Pathogen 96 QIAcube® HT Kit) selon les instructions du fabricant. L'extraction a été réalisée à l'aide de l'automate dédié (Qiagen QIACube®). La réussite de l'extraction des acides nucléiques des *pools* a été systématiquement contrôlée par l'extraction conjointe de témoins positifs (virus influenza D) et négatifs (eau stérile). Les produits d'extraction étaient ensuite stockés à -80°C avant leur utilisation.

## d. Criblage par RT-PCR quantitative

Le criblage du virus de l'influenza aviaire a été réalisé avec le couple d'amorces M52C (5'-CTTCTAACCGAGGTCGAAACG-3') et M253R (5'-AGGGCATTTTGGACAAAG/TCGTCTA-3'), destiné à amplifier une séquence conservée de 244 pb du gène de matrice des AIV (355), à l'aide du kit commercial iTaq™ Universal SYBR® Green One-Step Kit dans un volume final de 5µL. La RT-qPCR a été réalisée sur un thermocycleur Applied Biosystems ViiA 7 Real-Time PCR System® selon les conditions suivantes : 10 min à 50°C, 1 min à 95°C une fois pour l'étape de transcription inverse ; 15 sec à 95°C, 30 sec à 60°C, répétées 40 fois pour l'étape d'amplification et 1 min avec montée en température progressive de 65°C à 97°C pour l'étape de fusion.

Le criblage des Orthoavulavirus aviaires de type 1 (AOAV-1) a été réalisé avec le couple d'amorces M+4100 (5'-AGTGATGTGCTCGGACCTTC-3') et M-4220 (5'-CCTGAGGAGAGGCATTTGCTA-3') et la sonde M+4169 (5'-[FAM]TTCTCTAGCAGTGGGACAGCCTGC[TAMRA]-3'), destinés à amplifier une séquence conservée de 121 pb du gène de matrice des AOAV-1 de classe II (356), à l'aide du kit commercial QuantiNova™ Probe RT-PCR Kit dans un volume final de 5µL. La qRTPCR a été réalisée sur un thermocycleur Applied Biosystems ViiA 7 Real-Time PCR System® selon les conditions suivantes : 10 min à 45°C, 5 min à 95°C une fois pour l'étape de transcription inverse ; 5 sec à 95°C, 30 sec à 60°C, répétées 40 fois pour l'étape d'amplification et 30 sec à 37°C pour l'étape d'amplification finale.

Les résultats ont été analysés à l'aide du logiciel dédié (QuantStudio™ Real-Time PCR Software V1.3®). Les échantillons issus des *pools* positifs ont ensuite été extraits individuellement puis amplifiés selon le même protocole.

## e. Sequençage

Tous les *pools* et échantillons positifs ont été inclus dans le processus de séquençage.

Les couples d'amorces utilisés pour le criblage ne permettant d'amplifier une séquence propice au typage (région trop conservée et de taille insuffisante), nous avons utilisé des couples d'amorces différents. Pour les *pools* positifs pour AIV, nous avons utilisé le couple d'amorces HA-1134F (5'-GGAATGATHGAYGGNTGGTATGG-3') et Bm-NS-890R (5'-ATATCGTCTCGTATTAGTAGAAACAAGG-3') destiné à amplifier une séquence de 640 pb du gène de l'hémagglutinine du virus (357). Pour les *pools* positifs pour AOAV-1, nous avons utilisé le couple d'amorces 5'-CCTTGGTGAITCTATCCGIAG-3' et 5'-CTGCCACTGCTAGTTGIGATAATCC-3' destiné à amplifier une séquences de 254 pb du gène de la protéine de fusion du virus (358).

La RT-PCR a été réalisée à l'aide du kit commercial Qiagen® OneStep RT-PCR Kit sur le thermocycleur PeqSTAR® 2x Gradient. Les conditions ont été identiques pour les deux virus : 30 min à 50°C, 15 min à 95°C une fois pour l'étape de transcription inverse ; 30 sec à 94°C, 30 sec à 50°C, 1 min à 72°C répétées 40 fois pour l'étape d'amplification ; 10 sec à 72°C pour l'étape d'amplification finale.

Ensuite, les produits de RTPCR ont été analysées par électrophorèse sur gel agarose 1,5%. Chaque fragment de taille environ égale à 640 pb pour AIV ou 254 pb pour AOAV-1 a été découpé sur gel puis purifié à l'aide du kit commercial QIAquick® Gel Extraction Kit. La concentration en ADN obtenue a été mesurée à l'aide de l'appareil BMG LABTECH CLARIOstar® puis les échantillons ont été envoyés à un prestataire de service extérieur au laboratoire (GTAC Biotech) pour séquençage Sanger.

## f. Extraction du sérum

Après un temps de repos (entre trois et huit heures) à la verticale à température ambiante pour permettre au sang de coaguler, les tubes à sérum ont été centrifugés (5000 rpm pendant 5 minutes) et le sérum a été collecté à la pipette et transféré dans un tube Eppendorf® de 1,5mL identifié individuellement. Les sérums ont ensuite été conservés à -20°C avant utilisation.

## g. Criblage par ELISA compétitif

Nous avons criblé tous les échantillons de sérum pour la détection d'anticorps dirigés contre AIV et AOAV-1 en utilisant les kits commerciaux ID Screen® Influenza A Antibody Competition Multi-species Kit and ID Screen® Newcastle Disease Competition Kit selon les instructions du fabricant et l'appareil BMG LABTECH CLARIOstar®. En raison de la quantité limitée de sérum de certains échantillons, nous avons donné la priorité au criblage AIV lorsque la quantité était insuffisante.

## h. Calcul des prévalences

Les viro-prévalences vraies des *pools* et les prévalences vraies des sera ont été estimées en utilisant une approche statistique bayésienne implémentée sous R (https://cran.r-project.org/). Plus de détails sont disponibles dans le matériel supplémentaire de l'article scientifique.

# 3. Article scientifique

## SHORT COMMUNICATIONS

DOI: 10.7589/2019-06-164

*Journal of Wildlife Diseases*, 56(2), 2020, pp. 000–000
© Wildlife Disease Association 2020

### Exposure to and Circulation of Avian Influenza and Newcastle Disease Viruses in Peridomestic Wild Birds in the United Arab Emirates

**Julien Hirschinger,[1,2,3] Mar Carrasco Munoz,[2] Yves Hingrat,[2] Timothee Vergne,[1] Jean-Luc Guerin,[1] and Guillaume Le Loc'h[1]** [1]Université de Toulouse, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Insitut National de la Recherche Agricole, Unité Mixte de Recherche Interactions Hôtes Agents Pathogènes, 31076 Toulouse, France; [2]Reneco International Wildlife Consultants LLC, PO Box 61741 Abu Dhabi, United Arab Emirates; [3]Corresponding author (email: j.hirschinger@envt.fr)

ABSTRACT: Avian influenza and Newcastle disease viruses (AIV, NDV) are major pathogens of captive and wild birds worldwide. Wetlands and their associated bird communities, especially waterfowl and shorebirds, are known to play a central role in the epidemiology of these diseases as maintenance hosts. However, these viruses also circulate in places where these ecosystems and communities are uncommon, suggesting the involvement of other taxa in their epidemiological cycles. In the arid region of Abu Dhabi of the United Arab Emirates (UAE), both viruses are regularly detected, and represent a threat for local poultry and for the Houbara Bustard (*Chlamydotis macqueenii*) conservation breeding programs. To assess the presence, transmission, and maintenance of these viruses in such environments, 4,521 individuals from six resident and peridomestic wild bird species were sampled in the vicinity of two Houbara Bustard conservation breeding centers, and tested for AIV and NDV using real-time reverse transcriptase PCR and an enzyme-linked immunosorbent assay. A limited exposure to AIV was reflected in a virus prevalence below 0.4% and a serologic prevalence of 0.6%, and a moderate circulation of NDV was indicated by a virus prevalence of 0.9% and a serologic prevalence of 18.9% in the targeted peridomestic wild birds, suggesting different epidemiological roles for each taxa. Thus, some peridomestic species could actively participate in the epidemiological cycle of NDV in arid environments such as the UAE, challenging the conceptual epidemiologic framework centered on the involvement of waterfowl and shorebirds.

*Key words:* Arid environment, avian influenza virus, avian orthoavulavirus 1, Houbara Bustard, Newcastle disease virus, synantropic wild birds, United Arab Emirates.

Avian influenza virus (AIV) and highly pathogenic avian orthoavulavirus 1 (AOAV-1), known as Newcastle disease virus (NDV), are major pathogens for captive and wild avian species worldwide. Most studies focusing on the epidemiology of these viruses in wildlife have targeted populations known to be classical maintenance hosts, such as waterfowl and shorebirds, in their natural habitats, such as wetlands (Alexander 2008; Munster and Fouchier 2009). In arid environments, these maintenance hosts are uncommon, suggesting the possible contribution of other birds in viral transmission to captive-bred birds. Both AIV and NDV are regularly identified in captive birds in the Middle East, where poultry farms are common along with private collections and conservation breeding centers, (Al Shekaili et al. 2015).

The conceptual epidemiological framework of disease is based on the definition of target hosts, maintenance hosts, and contacts between them permitting infection (Haydon et al. 2002). In the absence of direct contacts between maintenance and target hosts, bridge hosts can connect those communities through space and time (Caron et al. 2015). In arid environments, human facilities, especially breeding sites, act as artificial oases and concentrate wildlife, especially peridomestic bird species (Bock et al. 2008). Potentially, this community can take part in the transmission of AIV and NDV to poultry and other captive birds by acting as maintenance or bridge hosts (Caron et al. 2017).

In this study, six wild peridomestic bird species were sampled and screened for AIV and NDV in conservation breeding sites of Houbara Bustards (*Chlamydotis macqueenii*) in the United Arab Emirates (UAE), using both virologic and serologic methods, to explore their role in the local epidemiology of these viruses.

From January 2016 to December 2017, 4,521 wild birds were captured and sampled in two conservation breeding sites of Houbara

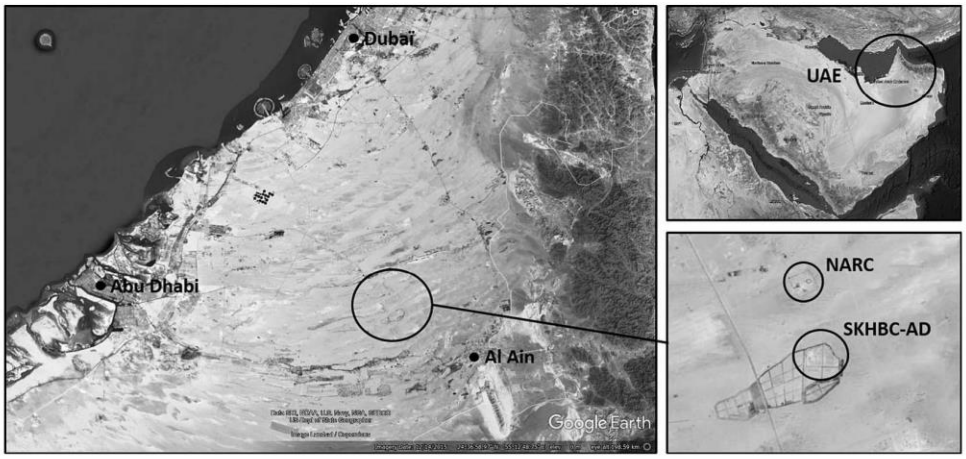



FIGURE 1. Satellite view of the United Arab Emirates and their three main cities. The captive breeding sites of the Houbara Bustard (*Chlamydotis macqueeni*) National Avian Research Center and Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center of Abu Dhabi are at the bottom right. Breeding sites are separated by 5 km and are 80 km from the coastline, 110 km from Abu Dhabi, 90 km from Dubaï, and 30 km from Al Ain. This figure was produced on the basis of satellite views from Google Earth.

Bustards (National Avian Research Center, 24°23′46″N, 55°26′11″E and Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center–Abu Dhabi, 24°21′14″N, 55°26′36″E) in the UAE (Fig. 1). Birds were captured as part of an ecologic study of bird communities, using both mist nets and baited ladder letterbox traps. Only the species being the most abundant (according to captures and census) of the local community were sampled.

Blood samples and tracheal and cloacal swabs were collected in two species of passerines, the House Sparrow (*Passer domesticus*) and the White-eared Bulbul (*Pycnonotus leucotis*); three species of columbids, the Laughing Dove (*Spilopelia senegalensis*), the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*), and the feral Rock Pigeon (*Columba livia*); and one species of galliformes, the Grey Francolin (*Francolinus pondicerianus*). All bycatch wild waterfowl, shorebirds, and free-ranging Houbara Bustards as well as captive Houbara Bustards presenting respiratory clinical signs were also sampled to detect and compare potential AIV and NDV strains from wild and captive compartments (Table 1).

For each bird, tracheal and cloacal swabs were pooled and applied on Flinders Technology Associates filter paper (FTA® Classic cards, Whatman, Maidstone, UK). Irrespective of the bird species, samples were then pooled by five for RNA extraction using a commercial kit (QIAamp® viral RNA mini kit, QIAGEN, Hilden, Germany). Real-time-PCR targeting the AIV matrix gene (Fouchier et al. 2000) and the AOAV-1 class II matrix gene (Wise et al. 2004) was performed on these pooled samples for virus detection. The RNA from AOAV-1-positive pools was amplified and sequenced using primers targeting the AOAV-1 fusion protein gene (Seal et al. 1995) for virus typing. For each individual bird, serum was tested for both anti-AIV and anti-AOAV-1 antibodies using commercial competition enzyme-linked immunosorbent assay kits (ID Screen® influenza A antibody competition multi-species kit and ID Screen® Newcastle disease competition kit, IDvet, Grabels, France).

The distribution of the virologic (serologic) status of the pooled (individual) samples was used to estimate the virus prevalence (seroprevalence) of AIV and AOAV-1 in each wild bird species (Supplementary Material). The phylogenetic analysis of AOAV-1-positive samples was carried out with MEGA7 (Kumar

TABLE 1. Prevalence estimates from virologic (quantitative real-time reverse transcriptase polymerase chain reaction, qRT-PCR) and serologic (enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA) screening of avian influenza virus (AIV) and avian orthoavulavirus 1 (AOAV-1) in blood and tracheal and cloacal swabs from birds that were resident around facilities for captive breeding of the Houbara Bustard (*Chlamydotis macqueenii*) in Abu Dhabi, United Arab Emirates. The total number of swabs differs from the number of captured birds as recaptured birds have been resampled only if more than a month passed between two captures. The total number of serum samples differs from the total number of sampled birds as some blood samples were not analyzed. Serum samples were preferentially used for AIV and AOAV-1 screening, then for AOAV-1 screening if volume was sufficient. If insufficient serum was available, AOAV-1 screening was not done, accounting for the unequal sample sizes.

| | Bird species | | Virologic screening (qRT-PCR) | | | Serologic screening (ELISA) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Virus | Common name | Scientific name | *n* tested | Prevalence (%) | 95% CI[a](%) | *n* tested | Prevalence (%) | 95% CI (%) |
| AIV | | | | | | | | |
| | House Sparrow | *Passer domesticus* | 1,202 | 0 | 0.0–0.2 | 979 | 1.6 | 0.8–2.6 |
| | White-eared Bulbul | *Pycnonotus leucotis* | 1,350 | 0 | 0.0–0.2 | 1,050 | 0.5 | 0.1–1.2 |
| | Laughing Dove | *Spilopelia senegalensis* | 1,033 | 0 | 0.0–0.3 | 944 | 0.2 | 0.01–0.6 |
| | Collared Dove | *Streptopelia decaocto* | 625 | 0 | 0.0–0.5 | 604 | 0.8 | 0.2–1.9 |
| | Rock Pigeon | *Columba livia* | 353 | 0 | 0.0–0.8 | 337 | 0 | 0.0–1.4 |
| | Grey Francolin | *Francolinus pondicerianus* | 88 | 0 | 0.0–3.3 | 84 | 0 | 0.0–6.4 |
| | Houbara Bustard | *Chlamydotis macqueeni* | 41 | 0 | 0.0–8.4 | — | — | — |
| | Bycatch species | —[b] | 2 | 0 | 0.0–0.7 | 10 | 0.1 | 0.02–0.4 |
| | Total | | 4,692 | 0 | 0.0–0.4 | 4,008 | 0.6 | 0.4–1.0 |
| AOAV-1[c] | | | | | | | | |
| | House Sparrow | *Passer domesticus* | 1,202 | 0.3 | 0.0–0.8 | 890 | 1.5 | 0.01–3.7 |
| | White-eared Bulbul | *Pycnonotus leucotis* | 1,350 | 0.4 | 0.1–1.1 | 1007 | 8.6 | 5.8–11.5 |
| | Laughing Dove | *Spilopelia senegalensis* | 1,033 | 1.1 | 0.4–2.1 | 886 | 28.6 | 24.1–33.1 |
| | Collared Dove | *Streptopelia decaocto* | 625 | 1.3 | 0.3–2.7 | 578 | 49.8 | 43.4–56.4 |
| | Rock Pigeon | *Columba livia* | 353 | 0.9 | 0.2–2.3 | 314 | 15.0 | 10.2–20.6 |
| | Grey Francolin | *Francolinus pondicerianus* | 88 | 2.6 | 0.2–8.1 | 81 | 71.6 | 56.9–85.9 |
| | Houbara Bustard | *Chlamydotis macqueeni* | 41 | 1.6 | 0.1–8.6 | — | — | — |
| | Bycatch species | —[b] | 2 | 0 | 0.0–0.7 | 9 | 0 | 0.0–0.3 |
| | Total | | 4,692 | 0.9 | 0.6–1.3 | 3,765 | 18.9 | 17.6–20.2 |

[a] CI=confidence interval.

[b] Bycatch species are Lesser Black-backed Gull (*Larus fuscus barabensis*, *n*=1), Red-wattled Lapwing (*Vanellus indicus*, *n*=1), Garnaney (*Anas querquedula*, *n*=1), Temminck's Stint (*Calidris temminckii*, *n*=1), and Little Stint (*Calidris minuta*, *n*=6).

[c] Newcastle disease virus.

et al. 2016) using the maximum likelihood method based on the general time reversible model and the pilot data set (Dimitrov et al. 2019) to assess genotypes and to characterize the cleavage site (Office International des Epizooties 2012).

No pools tested positive for AIV, leading to a 95% confidence that the overall apparent virus prevalence of AIV was below 0.4%. However, 26 sera tested positive for anti-AIV antibodies, leading to an overall apparent serologic prevalence of 0.6% (95% confidence interval [CI]: 0.4–1.0). Among bycatch birds, only one Lesser Black-backed Gull (*Larus fuscus barabensis*) tested seropositive for AIV. We detected RNA in 30 pools, leading to an overall apparent virus prevalence of 0.9% (95% CI: 0.6–1.3). A total of 738 sera samples,

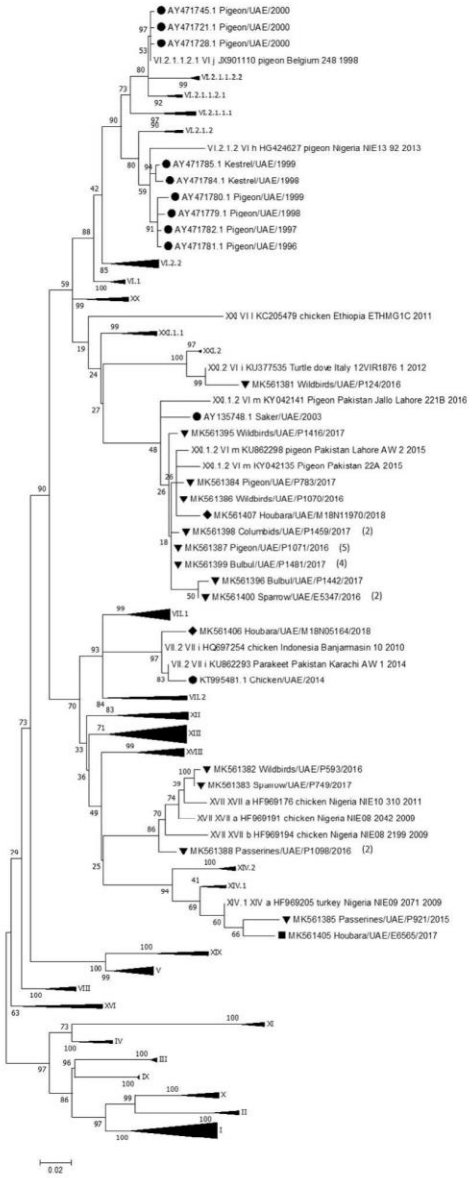



FIGURE 2. Phylogenetic tree of avian orthoavulavirus 1 (AOAV-1) F gene sequences. The tree was constructed using the sequences detected in this study in addition to the AOAV-1 sequences included in the Newcastle disease virus class II pilot complete fusion gene data set described in Dimitrov et al. 2019 and the few sequences of AOAV-1 available from the United Arab Emirates (UAE) obtained from GenBank. A maximum likelihood tree was constructed on the basis of the general time reversible model and a discrete gamma distribution. The rate-of-variation model allowed for some sites to be evolutionarily invariable. The analysis involved 165 nucleotide sequences. There was a total of 1,662 positions in the final data set. Evolutionary analyses were conducted in MEGA7 (Kumar et al. 2016). Triangle-marked sequences originated from wild birds, square-marked ones from free-ranging Houbaras, and diamond-marked ones from diseased captive Houbaras. Dot-marked sequences are the ones described in UAE before this study. When similar strains were detected, only one was included in the tree but the total number is mentioned to the right of it.

distributed in all species, tested positive for AOAV-1 antibodies, leading to an overall apparent seroprevalence of 18.9% (95% CI: 17.6–20.2; Table 1).

Twenty-seven AOAV-1 F genes were partially sequenced from wild birds and free-ranging bustards. The phylogenetic analysis showed that the sequences obtained from wild birds belonged to class II genotypes XIV, XVII, XXI.1.2, and XXI.2 (Fig. 2). Genotype XXI contains viruses recently isolated from chickens (*Gallus gallus domesticus*) and pigeons in Asia, Europe, and Africa and previously assigned as members of genotype VI, referred to as pigeon paramyxovirus 1 (Dimitrov et al. 2019). Genotypes XIV and XVII contain viruses recently isolated from poultry in West and Central Africa (Dimitrov et al. 2016). Sequences obtained from bustards in this study belonged to class II genotype VII.2, traditionally isolated from poultry in the Middle East, and to genotype XXI.1.2. Among genotypes detected in this study, genotypes XIV, XVII, and XXI.2 had never been described before in the UAE. All identified sequences shared the cleavage amino acid motif $^{112}$R-R-Q-K-R-R-F$^{117}$, characteristic of highly pathogenic strains.

The viruses AIV and NDV are sporadically detected in poultry in the Middle East, including the UAE (Al Shekaili et al. 2015). However, the ways in which the viruses are introduced into farms remain unclear. Even if we cannot rule out sporadic virus introduction by waterfowl and shorebirds (Alexander 2008; Munster and Fouchier 2009), those sources seem unlikely since those birds are concentrat-

ed in coastal areas and absent from most of the region we studied, which is largely composed of desert ecosystems and where most poultry farms were located. The arid climate of the region (high temperatures, low humidity rates, and high UV indexes) is also not favorable to the environmental persistence of these viruses. Despite these conditions, we detected a limited exposure of birds to AIV and a moderate circulation of NDV in six wild peridomestic bird populations around Houbara captive breeding facilities. Moreover, the phylogenetic analysis suggested that at least one NDV strain (class II genotype XXI.1.2) was shared between captive and wild bird populations.

These results could be explained by the characteristics of Houbara conservation breeding sites in the UAE, which artificially concentrate resources for the wild fauna through artificial watering in very limited areas in the middle of arid lands. This oasis effect leads to concentrations of wildlife, especially birds, in a few hot spots (Bock et al. 2008). Such concentration can facilitate viral circulation and persistence within wild bird populations and increase viral transmissions at the captive–wild bird interface (Caron et al. 2014). This is of particular concern in the UAE because of the substantial presence of conservation breeding sites for Houbara Bustards and private collections, where various species are housed in outdoor aviaries, allowing plenty of opportunities for direct or indirect contact between captive and wild birds (Le Loc'h et al. 2014).

In this study, RNA of AIV was not detected and only a low seroprevalence was detected for this virus. On the other hand, a low virus prevalence and a high seroprevalence were detected for NDV, with clear differences between species. Virus prevalence is expected to be detectable over time in maintenance hosts as viruses continuously circulate within the community (Haydon et al. 2002; Caron et al. 2015). On the other hand, virus prevalence is expected to be possibly low and not necessarily permanent in bridge hosts. In both cases, seroprevalence should be detectable as both compartments are regularly infected. According to our results, it seems unlikely that the species targeted in our study are maintenance or bridge hosts for AIV with the exception of sparrows, which could be the only ones potentially acting as bridge hosts. It seems more likely to consider these findings as potential consequences of a limited spillover from poultry farms nearby. On the other hand, francolins, doves, and pigeons may act as maintenance community for NDV, whereas passerines seem to be more likely acting as bridge hosts. However, the presence of genotypes traditionally found in Central Africa raises the question of the potential introduction through commercial trades of poultry products or import of exotic birds.

These results bring new insights to the epidemiology of NDV by illustrating the involvement and the role of nonclassical species within local contexts. It opens new avenues for future research, especially for identification of local maintenance and bridge hosts for AIV and their potential interactions with migratory bird species crossing the Arabian peninsula (Lisovski et al. 2018). It underlines the need for detailed epidemiologic and ecologic studies to characterize the contact patterns between wild and captive birds and their potential impact on disease transmission risk.

Our study was funded by the National Avian Research Center (NARC) and the Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center of Abu Dhabi (SKHBC-AD), two projects under the leadership of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We thank His Highness Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC and His Excellency Mohamed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC, for their support. This study was conducted under the guidance of Reneco International Wildlife Consultants LLC, a consulting company operating NARC and SKHBC-AD. We thank Frederic Lacroix (General Manager), Toni Chalah (Operation Manager), and all Reneco personnel involved in data collection. We also thank all the people involved in laboratory work.

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary material for this article is online at http://dx.doi.org/10.7589/2019-06-164.

## LITERATURE CITED


Al Shekaili T, Clough H, Ganapathy K, Baylis M. 2015. Sero-surveillance and risk factors for avian influenza and Newcastle disease virus in backyard poultry in Oman. *Prev Vet Med* 122:145–153.

Alexander DJ. 2008. Newcastle disease and other avian paramyxoviruses. *Rev Sci Tech OIE* 19:443–462.

Bock CE, Jones ZF, Bock JH. 2008. The oasis effect: Response of birds to exurban development in a southwestern savanna. *Ecol Appl* 18:1093–1106.

Caron A, Cappelle J, Cumming GS, de Garine-Wichatitsky M, Gaidet N. 2015. Bridge hosts, a missing link for disease ecology in multi-host systems. *Vet Res* 46:83.

Caron A, Cappelle J, Gaidet N. 2017. Challenging the conceptual framework of maintenance hosts for influenza A viruses in wild birds. *J Appl Ecol* 54: 681–690.

Caron A, Grosbois V, Etter E, Gaidet N, de Garine-Wichatitsky M. 2014. Bridge hosts for avian influenza viruses at the wildlife/domestic interface: An eco-epidemiological framework implemented in southern Africa. *Prev Vet Med* 117:590–600.

Dimitrov KM, Abolnik C, Afonso CL, Albina E, Bahl J, Berg M, Briand F-X, Brown IH, Choi K-S, Chvala I, et al. 2019. Updated unified phylogenetic classification system and revised nomenclature for Newcastle disease virus. *Infect Genet Evol* 74:103917.

Dimitrov KM, Ramey AM, Qiu X, Bahl J, Afonso CL. 2016. Temporal, geographic, and host distribution of avian paramyxovirus 1 (Newcastle disease virus). *Infect Genet Evol* 39:22–34.

Fouchier RAM, Bestebroer TM, Herfst S, Van Der Kemp L, Rimmelzwaan GF, Osterhaus ADME. 2000. Detection of influenza A viruses from different species by PCR amplification of conserved sequences in the matrix gene. *J Clin Microbiol* 38:4096–4101.

Haydon DT, Cleaveland S, Taylor LH, Laurenson MK. 2002. Identifying reservoirs of infection: A conceptual and practical challenge. *Emerg Infect Dis* 8:1468–1473.

Kumar S, Stecher G, Tamura K, 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol Biol Evol* 33:1870–1874.

Le Loc'h G, Ducatez MF, Camus-Bouclainville C, Guérin J-L, Bertagnoli S. 2014. Diversity of avipoxviruses in captive-bred Houbara bustard. *Vet Res* 45:98.

Lisovski S, van Dijk JGB, Klinkenberg D, Nolet BA, Fouchier RAM, Klaassen M. 2018. The roles of migratory and resident birds in local avian influenza infection dynamics. *J Appl Ecol* 55:2963–2975.

Munster VJ, Fouchier RAM. 2009. Avian influenza virus: Of virus and bird ecology. *Vaccine* 27:6340–6344.

Office International des Epizooties. 2012. Newcastle disease. In: *Manual of diagnostic tests and vaccines for terrestrial animals*. World Organization for Animal Health, Paris, France, pp. 555–573.

Seal BS, King DJ, Bennett JD. 1995. Characterization of Newcastle disease virus isolates by reverse transcription PCR coupled to direct nucleotide sequencing and development of sequence database for pathotype prediction and molecular epidemiological analysis. *J Clin Microbiol* 33:2624–2630.

Wise MG, Suarez DL, Seal BS, Pedersen JC, Senne DA, King DJ, Kapczynski DR, Spackman E. 2004. Development of a real-time reverse-transcription PCR for detection of Newcastle disease virus RNA in clinical samples. *J Clin Microbiol* 42:329–338.


*Submitted for publication 20 June 2019.*
*Accepted 1 August 2019.*

**Appendix**

Statistical modelling of virological prevalence

Tracheal and cloacal swabs were pooled and printed on FTA® Classic Cards. Irrespective of the bird species, prints were then pooled by five for RNA extraction using a commercial kit (QIAamp® Viral RNA Mini Kit). Real-time RT-PCR targeting the AIV matrix gene and the AAvV-1 class II matrix gene were performed on these pooled-by-five samples. Let $D_i$ be the virological status of the pooled-by-five sample i, so that $D_i = 0$ if all individual samples included in sample i are non-infected and $D_i = 1$ otherwise. Di was assumed to be distributed according to a Bernoulli distribution of parameter $\pi_i$, defined as the probability that at least one of the individual samples included in sample i is infected and expressed as follows:

$$\pi_i = 1 - \prod_{k=1}^{6}(1 - p_k)$$

with $p_k$ being the proportion of infected birds from species k (i.e. the viro-prevalence in species k). The likelihood L of the model was therefore expressed as:

$$L = \prod_{i \in Pos} \pi_i \prod_{j \in Neg} (1 - \pi_j)$$

With *Pos* and *Inf* corresponding to the positive and negative pool-by-five samples, respectively. The estimation of the prevalence parameters $p_k$ was implemented in a Bayesian framework using the WinBUGS library embedded in the R software using the R2WinBUGS library. We assumed Uniform(0,1) as prior distributions for all prevalence parameters. We ran two simulation chains of 100,000 iterations whose convergence and mixing were assessed by checking the trace plots for all monitored parameters. The first 10,000 iterations were discarded to allow for burn-in of the chains and the chains were thinned, taking every tenth

iteration to reduce autocorrelation. Note that the sensitivity and the specificity of the PCR testing were assumed to be equal to 1.

Statistical modelling of serological prevalence

To model the serological prevalence, the ELISA sensitivity and specificity could not be assumed to be perfect. Also, sera were tested by ELISA at individual level. Therefore, we considered that the probability $\pi_{ik}$ that a sample i from the species k tested positive could be expressed as follows:

$$\pi_{ik} = Se * p_k + (1 - Sp) * (1 - p_k)$$

with $p_k$ being the proportion of seropositive birds from species k (i.e. the sero-prevalence in species k). The likelihood L of the model was therefore expressed as:

$$L = \prod_{k=1}^{6} \left( \prod_{i \in Pos_k} \pi_{ki} \prod_{j \in Neg_k} (1 - \pi_{kj}) \right)$$

with $Pos_k$ and $Inf_k$ corresponding to the positive and negative samples from species k, respectively. The estimation of the parameters $p_k$ was also implemented in a Bayesian framework. We assumed Uniform(0,1) as prior distributions for all prevalence parameters. To account for sensitivity and specificity parameters that were shown in previous studies to be potentially as low as 0.85 and 0.9, respectively, we used Uniform(0.85,1) and Uniform(0.9,1) as prior distributions for the sensitivity and the specificity parameters, respectively.

## 4. Recherche d'autres agents pathogènes

En plus du criblage PCR systématique de nos échantillons pour le virus de l'influenza aviaire et le virus de la maladie de Newcastle, nous avons choisi d'utiliser une approche de criblage haute résolution de pathogènes respiratoires aviaires classiques développée par l'équipe VIR de l'UMR 1225 IHAP (359). Cette approche, basée sur l'utilisation de puces Biomark® 48.48 ou 96.96 Dynamic Array™, permet de cribler jusqu'à 96 échantillons pour 96 cibles (soit 9 216 réactions) en une seule PCR quantitative.

Dans notre cas, nous avons choisi d'utiliser une puce 48.48 pour cribler 39 *pools* de 5 échantillons. Ces échantillons étaient des empreintes de poumons sur cartes FTA, issues de l'échantillonnage d'oiseaux sauvages sur les sites du NARC et du SKHBC-AD entre janvier et juin 2015. Les six espèces identifiées comme dominantes sur les sites constituaient l'essentiel des échantillons (25 moineaux domestiques, 62 bulbuls à oreillons blancs, 104 tourterelles (espèces indifférenciées), 16 pigeons domestiques et deux francolins gris) mais deux échantillons provenaient aussi d'espèces non identifiées. Ces échantillons ont été criblés pour les 15 agents pathogènes respiratoires suivants : virus de l'influenza aviaire (AI, AI H5, AI H6, AI H7 et AI H9), *Métapneumovirus* aviaire A et B (aMPVab), *Orthoavulavirus* aviaire type 1 (AOAV-1), virus de la bronchite infectieuse aviaire (IBV), virus de la laryngothrachéite infectieuse aviaire (ILT), *Mycoplasma gallisepticum* (MG), *Mycoplasma synoviae* (MS), *Bordetella avium* (BA), *Ornithobacterium rhinotracheale* (ORT), *Pasteurella multocida* (PM), *Riemerella anatipestifer* (RA), *Chlamydia psittaci* (CP), *Avibacterium paragallinarum* (AP), *Aspergillus fumigatus* (AF), *Archaea* et *Escherichia coli* (E.coli) (Figure 59).

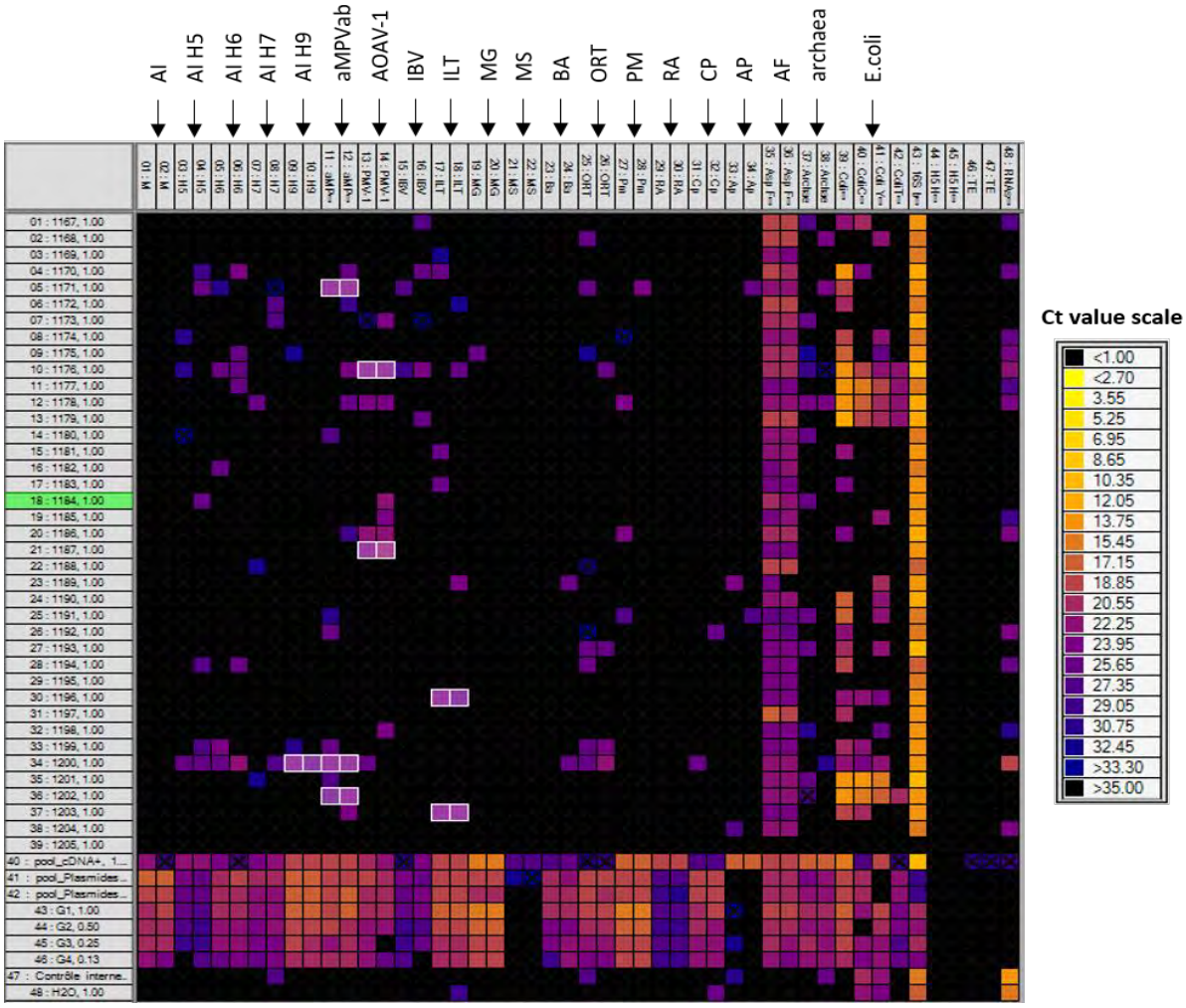



Figure 86. Résultats de la puce Biomark du 20 décembre 2017. Chaque carré correspond à une réaction de PCR. Les lignes 1 à 39 correspondent aux échantillons, les lignes 40 à 46 aux contrôles positifs et les lignes 47 et 48 au contrôles négatifs. Les colonnes *signalées par des flèches* correspondent aux cibles recherchées avec un duplicat pour chaque cible. Les colonnes restantes correspondent respectivement à un contrôle de la charge en acide nucléique des échantillons (ADN 16s bactérien), à l'essai d'un jeu d'amorces influenza H5 HP, à un contrôle négatif (tampon d'élution TE) et à un contrôle interne (RNAse). La couleur du carré correspond au Ct de chaque réaction (voir l'échelle sur la droite). Les carrés encadrés en blanc correspondent aux pools positifs.

Compte tenu de la sensibilité de cette méthode, nous avons choisi de considérer comme positives toute les réactions pour lesquelles le Ct (*Cycle threshold*) obtenu était inférieur ou égal à 30 cycles. Le *pool* en lui-même était considéré comme positif pour l'agent pathogène considéré si chacune des deux réactions réalisées en duplicat étaient positive.

Au final, parmi les 39 *pools* criblés, trois se sont avérés positifs pour les *Métapneumovirus* aviaires de types A et B soit une prévalence individuelle de 1,6% (CI : 0,3 – 4,6), deux pour l'*Orthoavulavirus* aviaire de type 1 et le virus de la laryngothrachéite infectieuse aviaire, respectivement, soit une prévalence individuelle de 1,0% (CI : 0,1 – 3,7) et un seul pour le sous type H9 du virus de l'influenza aviaire soit une prévalence individuelle de 0,5% (CI : 0,0 – 2,9). Ces *pools* positifs présentaient des Ct allant de 21 à 29 cycles.

Selon les mêmes critères, la majorité des *pools* (37) se sont avérés positifs pour *Aspergillus fumigatus* mais ce résultat ne reflète pas forcément une importance pathologique majeure puisque le portage sain est courant pour cet agent pathogène.

Concernant la bactérie *Escherichia coli*, les différents jeux d'amorces utilisés permettent de faire la distinction entre les différents groupes phylogéniques et notamment de mettre en évidence les bactéries appartenant au groupe B2 regroupant les souches virulentes extra-intestinales (360,361). Selon nos critères de positivité, huit *pools* se sont avérés positifs pour ce groupe soit une prévalence individuelle de 4,8% (CI : 1,9 – 9,7).

Nous avons ensuite essayé de déterminer quel(s) échantillon(s) étai(en)t positif(s) au sein des *pools* positifs en réalisant des RT-qPCR ciblées afin notamment d'obtenir une séquence moléculaire. Malheureusement, aucune de ces PCR n'a apporté de résultat positif et ce malgré l'utilisation des mêmes couples d'amorces que ceux utilisée dans la puce Biomark.

Nous avons aussi jugé pertinent de cribler tous nos écouvillons issus de francolins gris contre le virus de la laryngothrachéite infectieuse aviaire car ce virus, de grande importance pour l'élevage de volailles, infecte majoritairement les galliformes. Nous avons donc criblé tous les *pools* contenant au moins un échantillon de Francolin gris, soit 60 *pools* de 5 échantillons à l'aide d'une PCR quantitative ciblant le gène UL15a (362). Au final, aucun de ces *pools* ne s'est avéré positif.

# III. Analyse de la circulation du virus de la maladie de Newcastle chez l'avifaune sauvage des sites d'élevage

## 1. Objectifs

Dans la partie précédente, nous avons présenté les résultats de la recherche virologique et sérologique des virus de l'influenza aviaire et la maladie de Newcastle dans les populations d'oiseaux sauvages des sites d'élevage de notre modèle d'étude. Ces résultats ont montré une circulation modérée du virus de la maladie de Newcastle, avec des variations à priori assez fortes en fonction de l'espèce considérée. En revanche, aucune information concernant la dynamique de circulation du virus n'a pu été apportée à ce stade. Or, pour lutter efficacement contre un agent pathogène dans une population, il est préférable de savoir quelles sont les espèces les plus impactées, si le virus touche particulièrement des catégories spécifiques d'individus, s'il circule plus à certaines périodes ou au cours de certaines années, etc. Dans cette partie du projet nous nous sommes donc attachés à comprendre les modalités de la circulation du virus de la maladie de Newcastle au sein des populations péridomestiques des sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD.

Pour ce faire, nous avons choisi d'utiliser une approche couplant les données de capture-recapture et les résultats des tests sérologiques grâce à l'utilisation d'un modèle Multi Event Capture Recapture (MECR).

Dans le cas de populations sauvages, l'analyse de la dynamique d'un agent pathogène requiert la mise en place d'un protocole de suivi longitudinal des animaux extrêmement couteux en temps et en ressources et qui doit être associé à la détermination du statut épidémiologique des individus par la collecte et le criblage d'échantillons biologiques. Malheureusement, même avec un tel protocole, il subsiste une certaine imperfection dans les données collectées. En effet, un individu peut tout d'abord ne pas être observé car non capturé. Ensuite, si l'individu est capturé, son statut épidémiologique peut rester inconnu si l'échantillon biologique nécessaire au diagnostic n'est pas collecté. Enfin, si l'échantillon biologique est collecté, le statut épidémiologique de l'individu peut rester incertain compte tenu du caractère imparfait des tests diagnostiques utilisés (faux positifs et négatifs) (363).

L'utilisation conjointe d'un protocole de capture recapture et du criblage des échantillons biologiques collectés représente la méthode de choix pour traiter avec cette imperfection et les modèles MECR ont été développés dans ce but (364,365). De manière générale, ces modèles considèrent des états épidémiologiques discrets de type SIR (S pour *Susceptible*, c'est-à-dire naïf ; I pour *Infected*, c'est-à-dire infecté et R pour *Recovered*, c'est-à-dire rétabli) et permettent l'estimation de paramètres spécifiques de chaque état tels que la probabilité de recapture, la probabilité de transition d'un état épidémiologique à l'autre, la probabilité de survie, etc. en fonction de variables externes telles que l'espèce de l'individu, son âge, le lieu de capture ou la saison.

L'article suivant, soumis à *Scientific Reports*, présente la méthodologie et discute les résultats de cette étude.

## 2. Article scientifique

# Newcastle disease virus transmission dynamics in wild peridomestic birds in the United Arab Emirates.

Julien Hirschinger[1,2,4], Lucile Marescot[3], Yves Hingrat[2], Jean Luc Guerin[1], Guillaume Le Loc'h[1], Timothée Vergne[1]

1Université de Toulouse, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement, Unité Mixte de Recherche Interactions Hôtes Agents Pathogènes, 31076 Toulouse, France
2Reneco International Wildlife Consultants LLC, PO Box 61741 Abu Dhabi, United Arab Emirates
3CEFE, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, IRD, Montpellier, France
4Corresponding author (email: julien.hirschinger@envt.fr)

## Abstract

To understand the dynamics of a pathogen in an animal population, one must assess how the infection status of individuals changes over time. With wild animals, this can be very challenging because individuals can be difficult to trap and sample, even more so since they are tested with imperfect diagnostic techniques. Multi-event capture-recapture models allow analysing longitudinal capture data of individuals whose infection status is assessed using imperfect tests.

In this study, we used a two-year dataset from a longitudinal field study of peridomestic wild bird populations in the United Arab Emirates during which thousands of birds from various species were captured, sampled and tested for Newcastle disease virus exposure using a serological test. We developed a multi-event capture-recapture model to estimate important demographic and epidemiological parameters of the disease.

The modelling outputs provided important insights into the understanding of Newcastle disease dynamics in peridomestics birds, which varies according to ecological and epidemiological parameters, and useful information in terms of surveillance strategies. To our knowledge, this study is the first attempt to model the dynamics of Newcastle disease in wild bird populations by combining longitudinal capture data and serological test results. Overall, it showcased that multi-event capture-recapture models represent a suitable method to analyse imperfect capture data and make reliable inferences on infectious disease dynamics in wild populations.

## Introduction

The last past decades have seen the emergence or re-emergence of many pathogenic infectious agents [1,2]. Among these latter, most are zoonoses originating from wildlife [3]. Due to their potential impact on public health, livestock health, socio-economy and wildlife conservation, understanding the dynamics of these infectious diseases has become a major research topic.

To understand the dynamics of a pathogen in a population, one must capture the changes in the infection and recovery status of individuals over time. With elusive populations such as wild animal populations, this requires setting up time- and resource-consuming longitudinal monitoring, involving capture of individuals along with the assessment of their health status by collecting biological samples and running diagnostic tests. With such protocol, an individual can remain unobserved if not captured; if captured, its health status can remain unknown if no biological sample is collected; and, if biological samples are collected, its health status can still be uncertain, due to imperfect diagnosis test leading to false positive or negative results [4]. Multi-event capture-recapture (MECR) analytical approaches represent the method of choice to deal with "imperfect" data and to assess disease dynamics in the wilderness [5,6]. Classically, these models consider discrete health states, such as "susceptible" (S), "infected" (I) or "recovered" (R), and allow adjusted estimations of various parameters, including capture probabilities, health state transition probabilities, survival rates and test performance. Recently published examples include, among others, bovine tuberculosis in badgers [7,8], avian influenza in mallards [9], coronavirus in bats [10], hantavirus in rodents [11,12], chytridiomycosis in amphibians [13–16] or Ebola virus in gorillas [17].

Due to its economical (direct mortality, decreased growth rate, egg drop) and ecological (impact on wild populations) importance, the Newcastle disease virus (NDV) is one of the major pathogens for captive and wild birds worldwide. Waterfowl and shorebirds are known to be natural reservoir of NDV but the host range includes numerous species, such as galliforms and columbiforms [18,19]. Non-reservoir populations are often suspected to take part in the transmission to poultry, even though their implication have been rarely and incompletely proven and documented [20]. NDV is sporadically detected in poultry in the Middle East, including the United Arab Emirates (UAE), but very little is known about its dynamics in this region [21–24,24,25].

This study aimed at filling this gap by characterising NDV dynamics in wild birds in the UAE. We hypothesized that peridomestic species could be part of the circulation and maintenance of

63 the virus in this specific environment and that their involvement could vary according to
64 ecological and epidemiological parameters such as bird species, age or sampling time and site.
65 To test this hypothesis, we used a two-year data set (January 2016 to December 2017) from a
66 longitudinal field study of peridomestic wild bird populations in the United Arab Emirates
67 during which thousands of birds from various species were captured, sampled and tested for
68 NDV exposure using a serological test [25]. These longitudinal data were used to fit a multi-
69 species MECR model and estimate relevant ecological and epidemiological parameters. To our
70 knowledge, this is the first attempt of estimating epidemiological parameters of NDV
71 dynamics, and their source of variation, at the multi-species level in wild birds. Predictions of
72 the model highlighted the peculiar involvement of some wild bird populations through time
73 and space. Thus, this approach provided useful insights about the dynamics of NDV in the
74 region and may support decision makers about wildlife management strategies.

75

## 76 Material and Methods

### 77 Study area and data collection

78 This study was part of a wider project dedicated to the evaluation of sanitary risks associated
79 with the direct and indirect contacts between captive Houbara bustards and peridomestic wild
80 birds in the United Arab Emirates. Data were collected on two Houbara bustard conservation
81 breeding sites, the National Avian Research Center (NARC, N24.39600 E55.43630) and the
82 Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center – Abu Dhabi (SKHBC-AD, N24.35400 E55.44330)
83 both located in the Abu Dhabi emirate (Figure 1) [25]. Breeding sites are 80 kilometers away
84 from the coastline, 110 kilometres away from Abu Dhabi, 90 from Dubaï and 30 from Al Ain.
85 They are five kilometres away from each other. Due to a strong "oasis effect", bird
86 communities are thriving on these two sites, which provide resources and shelter among arid
87 sand dunes [26].

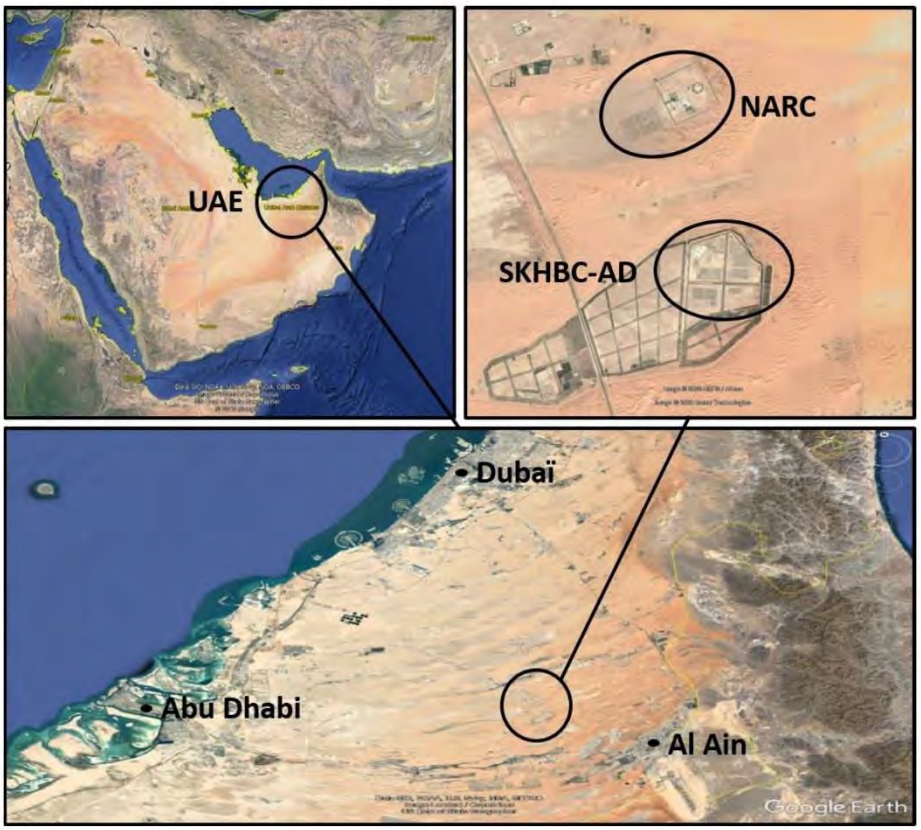



Figure 1. Satellite view of the United Arab Emirates. At the bottom right, the breeding sites of the National Avian Research Center (NARC) and the Sheikh Khalifa Houbara Breeding Center - Abu Dhabi (SKHBC-AD). This figure was produced on the basis of satellite views from Google Earth (Data SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO, Image Landsat/Copernicus, US Dept of State Geographer @ 2019 Google, Image @ 2020 CNES/Airbus, Image @ 2020 Maxar Technologies).

In each site, two trapping sessions per year have been performed in 2016 and 2017. They were organised from January to June and from September to December in order to avoid the hottest months of the year. During each trapping session, birds were captured on multiple occasions, using two main capture methods: mist nets and baited ladder letterbox traps.

100 According to previous demographic studies (NARC internal wild birds monitoring protocols
101 2008, 2011 and 2015), six species were known to be dominant in both sites and mainly involved
102 in contacts with captive bustards: two species of passerines, the House Sparrow (*Passer*
103 *domesticus*) and the White-eared Bulbul (*Pycnonotus leucotis*); three species of columbids, the
104 Laughing Dove (*Spilopelia senegalensis*), the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*) and the
105 Feral Rock Pigeon (*Columba livia*) and one species of galliforms, the Grey Francolin
106 (*Francolinus pondicerianus*). These were therefore included in the sampling protocol.

107 On first capture, each bird was identified to the species, sexed and aged according to Demongin
108 2017. Then, it was individually marked with a metal ring engraved with a unique alphanumeric
109 code. Blood samples were collected on first capture and then, on every subsequent capture if
110 the time interval between two consecutive samples was greater than one month. Birds were
111 released once fully recovered from handling.

112 Once extracted, serum samples were stored at -20°C before being screened for NDV with the
113 commercial competition ELISA kit from IDvet (ID Screen Newcastle Disease Competition)
114 that detects antibodies targeting anti-NDV nucleoproteins.

115 ### Capture history reconstruction

116 Capture histories were made of a series of four exclusive events defined at each capture
117 occasion: "0" when the bird was not captured, "1" when it was captured but not sampled, "2"
118 when it was captured, sampled and tested negative and, "3" when it was captured, sampled and
119 tested positive. These events derive from the observation of the three following states:
120 seronegative, seropositive or absent/dead. Dead encounters were also included, with
121 individuals identified as captured but not tested ("1") and right censored to the last encounter.
122 Multiple captures of the same bird within a given week were aggregated into a single capture
123 event, with the more informative event being recorded (1<2<3).

124 A MECR model [28] was fitted to all capture histories, with serological status being the latent
125 variable: the model assumed that each of the four events can correspond to any of the two
126 serological states. The MECR model was conditional on first capture and defined by eight
127 conditional probabilities: (i) the initial state probability, corresponding to the probability of an
128 individual being seropositive on first capture; (ii) the survival probability, corresponding to the
129 probability of surviving between two successive capture occasions; (iii) the two transition
130 probabilities (conversion and reversion), corresponding to the probability of a seronegative

131 (respectively seropositive) bird becoming seropositive (respectively seronegative) between two
132 successive capture occasions; (iv) the capture probability, corresponding to the probability of
133 being re-captured at a given capture occasion; (v) the probability of being tested, corresponding
134 to the probability of a sample being taken on a captured bird and screened; and (vi) the two
135 event probabilities (sensitivity and specificity), corresponding to the probability of a
136 seropositive (respectively seronegative) individual testing positive (respectively negative).
137 Moreover, the model accounted for unequal time intervals between capture occasions due to
138 an irregular sampling calendar, with six capture occasions being more than a week away from
139 the next one (15, 6, 3, 5, 12 and 2 weeks respectively).

140 ### External variables

141 The model was extended to account for potential variation in the different probabilities
142 according to bird species, age (juvenile or adult), capture site (NARC or SKHBC-AD), year of
143 sampling (2016 or 2017) and serological status. Furthermore, we also tested pair-wise
144 interactions between these variables and the different probabilities, only if they were
145 considered relevant *a priori*. The full model is depicted in Figure 2 and includes all tested
146 associations.

147

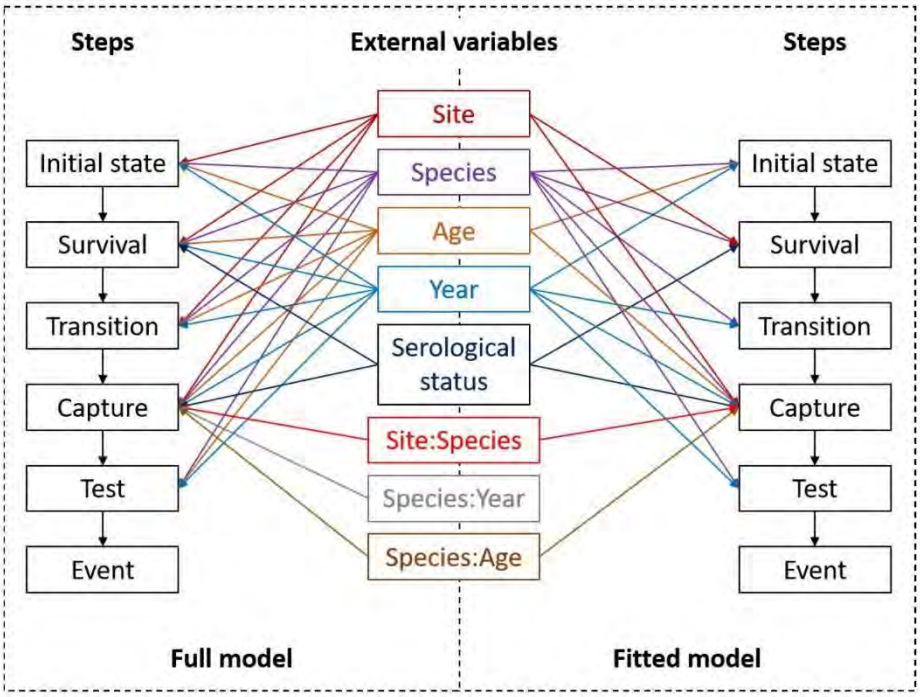



Figure 2. Structure of the full and best-fitted models with external variables tested. The column ":" refers to adjacent variables that were tested in interaction.

The age variable was specified in a way that led to the transition from juvenile to adult one year after the first capture if first captured as a juvenile. Bird species, age and capture site were integrated into the model as individual covariates. They were all tested on initial state, survival, transition and re-capture probabilities. As the site was not expected to affect the probability of being tested, only species and age of birds were tested on the testing probability.

An effect of the year of sampling was included in the model and tested on all probabilities since the circulation of NDV may experience temporal variations, [29,30].

As shown for other diseases, infectious status could affect the probability of survival and the probability of being captured [7,31]. Therefore, the effect of the serological status was tested on these two probabilities.

As the six dominant species were expected to be present in different proportions in the two breeding sites due to different agro-ecosystems, we tested a site-species interaction effect on the capture probability. Moreover, we also tested a species-year interaction effect on the capture probability as some species could have been more abundant on specific years. Finally, we tested a species-age interaction effect on the capture probability as some species were captured using methods leading to an age bias (i.e. pigeon chicks captured on the nests).

### Goodness of fit

There is currently no formal Goodness-of-fit (GOF) test for MECR models. Therefore, as usually done, we assessed the fit of a Cormack-Jolly-Seber model considering that model probabilities were only dependent on the species [32,33]. The software U-Care was used to this purpose [34].

### Model selection

MECR models were fitted using the E-SURGE program version 2.1.4 [35]. The simplest model was fitted to the data and significant variables were tested following a stepwise elimination procedure based on the Akaike Information Criterion adjusted for over-dispersion (QAIC), until the addition of each remaining variable increased the QAIC by more than 2 points [36]. If the difference in QAIC between models was smaller than two, the simplest one (the one with fewer parameters) was retained.

## Results

From January 2016 to December 2017, a total of 4 446 different birds (1246 House sparrows, 1275 White-eared bulbuls, 978 Laughing doves, 590 Collared doves, 293 Feral rock pigeons and 64 Grey francolins) were captured and sampled during 61 capture occasions. On average, identified individuals were captured 1.2 times (range: 1 to 26), leading to a total of 5 164 sampling occasions. During these, 3 699 serum samples were collected and screened for anti-NDV antibodies. Among them, 721 tested positive and 2 978 tested negative.

A detailed description of the model selection procedure is presented in Supplementary Information (Supplementary Table S1). The model with the best compromise between its likelihood and its complexity indicated that the probability of being seropositive on first capture was statistically associated with bird species, age and year of sampling. The survival probability was dependent on bird species, serological status and site of sampling. Both transition probabilities varied according to bird species and year of sampling. The probability

of being re-captured was influenced by bird species, age, serological status, site and year of sampling and, the interactions between species and age, and between species and site. Finally, the probability of being tested was dependent on bird species, age and year of sampling (Figure 2). Details of the fitted model and its outputs are presented in Supplementary Information (Supplementary Table S2) as well as all data used in this analysis (Supplementary Data S3)

GOF analysis highlighted data heterogeneity through transience and trap-dependence ($X^2$ = 416.1672, df = 484, P = 0.99). However, the calculated variance inflation factor ($\hat{C} = X^2/df$ = 0.86) tempered this result, suggesting a limited lack of fit. According to this analysis, four of the dominant species (the White-eared Bulbul, the Laughing Dove, the Collared Dove and the Feral Rock Pigeon) seemed to exhibit transience, meaning that some of the newly marked individuals of these species may never be seen again. In addition, all species but the Grey Francolin seemed to exhibit trap-happiness, meaning that some individuals captured on first occasion may change their behaviour and be more likely to be captured again.

The probability of survival between two successive capture occasions varied according to the bird species. As compared to the White-eared Bulbul, all other species presented a smaller survival probability with an odds-ratio ranging from 0.30 (95% CI: 0.20 - 0.44) in the Feral Rock Pigeon to 0.75 in the House Sparrow (95% CI: 0.50 - 1.12). Site effect was also detected, highlighting a smaller survival probability in the SKHBC-AD site compared to the NARC site (OR = 0.70, 95% CI: 0.52 to 0.95). Finally, survival probability depended on the serological status of the individuals, where seronegative birds were less likely to survive between two successive capture occasions (OR = 0.30, 95% CI: 0.20 to 0.47) (Figure 3).

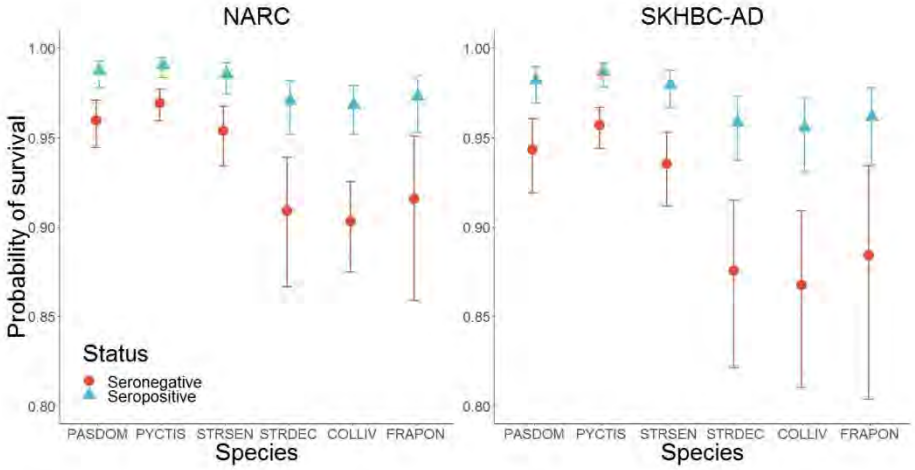



Figure 3. Probabilities of survival for each bird species according to the serological status of the individuals and the site of sampling. PASDOM stands for *Passer domesticus*, PYCTIS for *Pycnonotus leucotis*, STRSEN for *Spilopelia senegalensis*, STRDEC for *Streptopelia decaocto*, COLLIV for *Columba livia* and FRAPON for *Francolinus pondicerianus*. Error bars represent 95% confidence intervals.

The probability of being re-captured, conditional on being alive and available for capture, depended on the serological status of the individuals and was larger in seronegative individuals (OR = 1.93, 95% CI: 1.35 - 2.76) than in seropositive individuals. Re-capture probability was also greatly dependent on the species, with the Grey Francolin being the most easily re-captured species. Site effect was also detected, with a larger re-capture probability in SKHBC-AD than in NARC for all species except for the White-eared Bulbul (OR = 0.52, 95% CI: 0.37 to 0.72) and the Grey Francolin (OR = 0.19, 95% CI: 0.08 to 0.44). For all species, re-capture probability was smaller in juveniles than in adults except for the White-eared Bulbul (OR = 1.70, 95% CI: 1.25 to 2.30). Age and site effects on re-capture also varied according to the species. Finally, annual variation was also detected, with a smaller re-capture probability in 2017 (OR = 0.74, 95% CI: 0.61 - 0.89) (Figure 4).

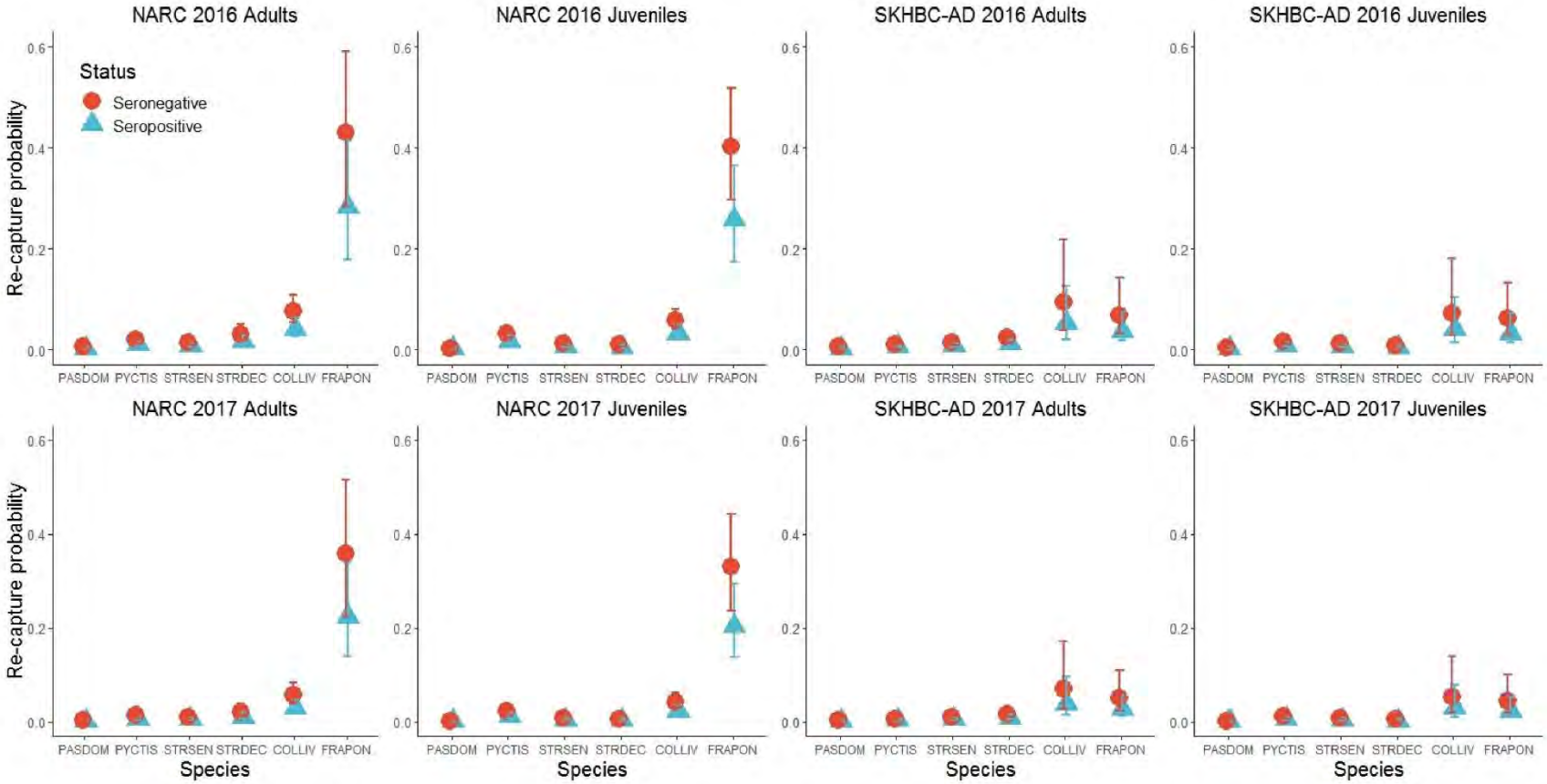



Figure 4. Re-capture probabilities for each bird species according to the age and serological status of the individuals and to the site and the year of sampling. PASDOM stands for *Passer domesticus*, PYCTIS for *Pycnonotus leucotis*, STRSEN for *Spilopelia senegalensis*, STRDEC for *Streptopelia decaocto*, COLLIV for *Columba livia* and FRAPON for *Francolinus pondicerianus*. Error bars represent 95% confidence intervals.

The probability of being seropositive on first capture was highly dependent on the bird species and was maximum for the Grey Francolin. This probability was also influenced by the age of the individuals and was smaller for juveniles (OR: 0.38, 95% CI: 0.29 to 0.49) than in adults. Last, being seropositive on first capture also depended on the year with a larger probability in 2017 (OR: 1.91, 95% CI: 1.51 - 2.41) than in 2016 (Figure 5).

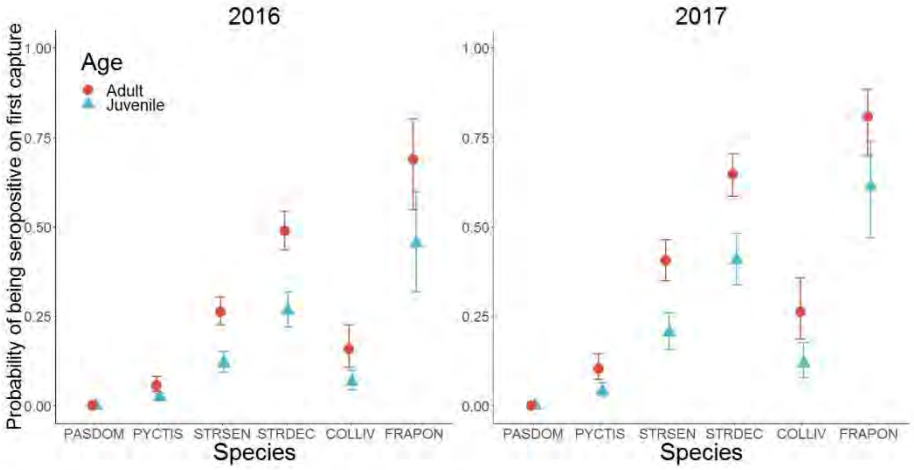
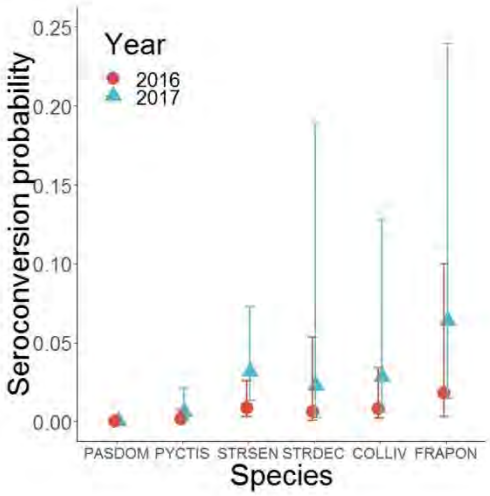



Figure 5. Probabilities of being seropositive on first capture for each bird species according to the age of the individuals and the year of sampling. PASDOM stands for *Passer domesticus*, PYCTIS for *Pycnonotus leucotis*, STRSEN for *Spilopelia senegalensis*, STRDEC for *Streptopelia decaocto*, COLLIV for *Columba livia* and FRAPON for *Francolinus pondicerianus*. Error bars represent 95% confidence intervals.

The seroconversion probability varied greatly between species. As an example, in 2017, it ranged from 9E-07% in the House Sparrow (95% CI: 2E-07 to 3.2E-06) to 6.4% in the Grey Francolin (95% CI: 1.4 to 23.9). Annual variation was also detected, with a larger seroconversion probability in 2017 (OR: 3.69, 95% CI: 1.06 - 12.84) (Figure 6). The probability of seroreversion was estimated to be negligible for all species and years.




258

259 Figure 6. Weekly seroconversion probabilities for each bird species according to the year of
260 sampling. PASDOM stands for *Passer domesticus*, PYCTIS for *Pycnonotus leucotis*, STRSEN
261 for *Spilopelia senegalensis*, STRDEC for *Streptopelia decaocto*, COLLIV for *Columba livia*
262 and FRAPON for *Francolinus pondicerianus*. Error bars represent 95% confidence intervals.

263

264 The probability of being tested varied according to the bird species, with the Collared Dove
265 being the most frequently tested species given it has been captured. This probability was also
266 subjected to annual variations, being larger in 2017 than in 2016 (OR: 2.39, 95% CI: 2.03 -
267 2.82) (Figure 7).

268

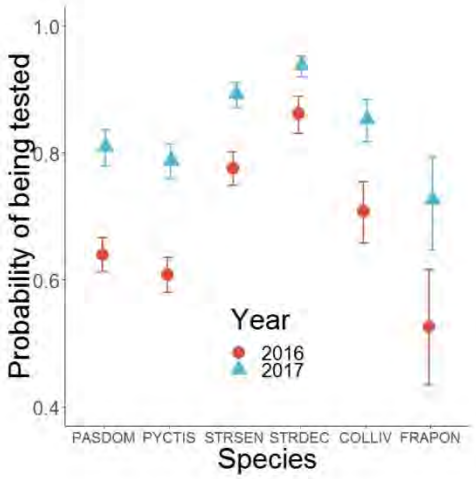



Figure 7. Probabilities of being tested for each bird species according to the year of sampling. PASDOM stands for *Passer domesticus*, PYCTIS for *Pycnonotus leucotis*, STRSEN for *Spilopelia senegalensis*, STRDEC for *Streptopelia decaocto*, COLLIV for *Columba livia* and FRAPON for *Francolinus pondicerianus*. Error bars represent 95% confidence intervals.

Specificity and sensitivity of the diagnostic test was not set to previously known values but rather estimated from the MECR model. These estimations were respectively 0.97 for specificity (95% CI: 0.96 - 0.98) and 1.0 for sensitivity (95% CI: 1.0 - 1.0).

## Discussion

Individual characteristics associated with transition parameters are the main drivers of infectious diseases dynamics in wild populations. The assessment of their sources of variation is of absolute necessity when trying to predict and control the spread of infectious diseases. Although difficult to get, this information can be obtained using combined individual longitudinal pathogen screening and multi-event capture-recapture modelling. We used this method to assess the dynamics of NDV in wild peridomestics birds in United Arab Emirates. To our knowledge, this is the first attempt of estimating epidemiological parameters of NDV dynamics, and their source of variation, at the multi-species level in the wild reservoir.

Results showed that the probability of being seropositive on first capture was largely dependent on the bird species with galliforms (francolins) exhibiting the greatest probability, above columbids (doves and pigeons) and well above passerines (sparrows and bulbuls). This result is in line with literature since galliforms, especially chickens, are considered among the most likely species to be infected by NDV, whereas columbids are often infected by pigeon variants of NDV of which they are the main hosts and, passerines are only rarely infected [18]. This probability was larger in adults than in juveniles, regardless of the species. This result has two plausible explanations. First, adults are more likely to have been in contact with the virus during their lifetime than juveniles. Second, in the event of NDV infection, young individuals are more likely to show clinical signs and die. Moreover, juveniles can also be unable to produce detectable antibodies as their immune system may still be immature [37,38]. Finally, the probability of being seropositive on first capture was larger in 2017 than in 2016, regardless of the species, suggesting an increased NDV circulation in 2017.

The probability of seroconversion was greatly dependent on the bird species, presenting the exact same pattern than the one highlighted in the probability of being seropositive on first capture. Seroconversion probability was also larger in 2017, corroborating the hypothesis of an increased circulation of the virus this year. According to our data, the probability of seroreversion seemed to be close to zero. Antibodies produced during a first natural infection are assumed to last for eight to twelve months, depending on the species [39,40]. Here, the data was collected over two years period, meaning that the relative absence of seroreversion is due to repeated exposure of wild birds to the virus, leading to a continuous detectable level of antibodies.

Survival probability was also influenced by the bird species, being higher in both species of passerines and in Laughing doves than in other species. This result suggest that, in the environment of the study, sparrows, bulbuls and laughing doves live longer than the other studied species what likely reflects the differences in life expectancies commonly accepted for these species: about ten years for passerines and fifteen in doves but only six and eight in pigeons and francolins, respectively [41–44]. This probability was dependent on the serological status of the individuals, with seropositive individuals exhibiting larger probability of survival than seronegative ones. This is likely to be linked to the pathological impact of the virus itself: seronegative individuals that did not encounter the virus yet are more likely to die from it whereas seropositive individuals are protected against reinfection. Furthermore, results showed that survival probability was dependent on the site of capture. Survival is considered as the

outcome of biotic factors such as competition, predation or parasitism and abiotic factors such as temperature or humidity. Abiotic factors can reasonably be considered as identical in our study area and the explanation of this site-dependent variability may stand in the biotic factors including differences in resources availability and in interactions with competitors, predators and/or pathogens.

The probability of being re-captured depended on many variables, though most of them were related to methodological aspects of the study. In particular, annual effect (i.e., referring to the smaller probability of being re-captured in 2017 than in 2016) can be explained mechanically by the gradual decrease of capture effort from daily to occasional between January 2016 and December 2017. Birds' age effect (i.e., referring to the larger probability of being re-captured in adults than in juveniles) can be explained logically as adults already accommodated to the trapping devices. Lastly, the effect of the capture site can likely be explained by the differences in the overall sizes of the sites and the bird populations housed within them. For example, NARC's population of grey francolins is much smaller than SKHBC-AD's one, leading to a larger re-capture probability considering the same capture effort in both sites. The probability of being re-captured was highly dependent on the bird species suggesting that some species (francolins and pigeons) are more subject to trap happiness (repeatedly captured after first capture) while others (sparrows) are more subject to trap avoidance (never captured again after first capture). Finally, the probability of being re-captured was larger in seronegative individuals than in seropositive ones what suggests behavioural changes induced by the infection, such as reduced foraging activity, as shown in previous studies [7,45].

The probability of being tested varied according to the bird species. This is in relation to the difficulty in bleeding birds of some species, passerines being the hardest ones to take blood from. It can also be linked with the re-capture rates as the birds were not sampled if the time interval between two consecutive samples was smaller than a month, francolins and pigeons being the most frequently re-captured birds. Similarly, this probability was dependent on the year of sampling, being larger in 2017 than in 2016, linked with improvement of techniques, which is often encountered in similar studies [46].

Test performances estimations were high, which is an unexpected result as these estimations are based on field data. However, it is in accordance with the test characteristics given by the serological kit's manufacturer even if these are estimated on other bird species (poultry). However, in order to qualify these probabilities, we could have tested a species effect on them

353 as serological methods are known to be sensitive to the origin of the samples screened and
354 commercial kits are not developed for and validated on wild avian species.

355 The detected transience effect is most likely not linked with true seasonal migration as all target
356 species are resident non-migratory birds, but it could be explained by juvenile dispersal. In this
357 case, our MECR model accounts for this bias by considering an age effect on all the MECR
358 probabilities [32,47]. The detected trap-happiness effect may be linked with the use of baited traps,
359 for which the benefit/risk ratio is perceived as positive [48–50]. Methods to take into account trap-
360 dependence do exist but they require to double the number of states and make the model even
361 more complex [51]. Note that previous studies have proved that trap-dependence has only a
362 limited effect on model results and do not particularly generate any bias on survival probability
363 [52].

364 Finally, our results provided important insights into the understanding of NDV dynamics in
365 peridomestic birds. Particularly, they demonstrated that some of our target species, namely
366 galliforms (francolins) and columbids (doves and pigeons), are likely to encounter the virus
367 but, more importantly, that they may act as a reservoir considering their high seropositivity and
368 seroconversion probabilities. These results provided useful information in terms of surveillance
369 strategies, with the aim of detecting an increased circulation of the virus in a timely manner.
370 Note that, in addition to the identification of the species and of the age category to target in
371 priority (adult columbids and galliforms), the results also underlined that the capture
372 probability was greatly dependent on the serological status, with larger capture probabilities in
373 seronegative individuals than in seropositive ones. As emphasized for other diseases, this result
374 is crucial as it demonstrates that observed prevalence in wild populations using a single capture
375 occasion (cross-sectional study) can be heavily biased towards the health status of the sub-
376 population that is more likely to be captured. This is of great importance when considering
377 disease control, particularly control strategies based on capture-and-cull. In this case, a cull of
378 captured individuals would result in the most likely removal of seronegative individuals,
379 leading to the increase of the disease prevalence in the population.

380

381 ## Acknowledgments

382 We thank His Highness Sheikh Mohammed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi
383 and Chairman of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC) and His Excellency

384 Mohamed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC, for their support. This study was conducted
385 under the guidance of Reneco International Wildlife Consultants LLC, the consulting company
386 operating the the National Avian Research Center (NARC) and the Sheikh Khalifa Houbara
387 Breeding Center of Abu Dhabi (SKHBC-AD). We thank Frederic Lacroix (General Manager),
388 Toni Chalah (Operation Manager) and all Reneco staff involved in data collection. We also
389 thank all the people involved in field and laboratory work. We finally thank Remi Choquet and
390 Vladimir Grosbois for their valuable advices on the modelling process and their insights on the
391 outputs of the model.

392

## 393 Funding

394 Our study was funded by the NARC and the SKHBC-AD, two projects under the leadership of
395 the IFHC.

396

## 397 Ethics

398 All birds used in this study have been captured, handled and sampled by skilled ornithologists
399 graduated from the Centre de Recherches par le Baguage des Populations d'Oiseaux (CRBPO,
400 Natural History Museum Paris - French National Reference Bird Ringing Center) and trained
401 veterinarians from the NARC according to international ethical standards (Fair, J., E. Paul, and
402 J. Jones, Eds. 2010. Guidelines to the Use of Wild Birds in Research.Washington, D.C.:
403 Ornithological Council.).

404

## 405 References

406 1. Daszak, P. Emerging Infectious Diseases of Wildlife : Threats to Biodiversity and Human Health.
407 *Science* **287**, 443–449 (2000).
408 2. Sun, L. *et al.* Global spatial risk pattern of highly pathogenic avian influenza H5N1 virus in wild
409 birds: A knowledge-fusion based approach. *Preventive Veterinary Medicine* **152**, 32–39 (2018).
410 3. Jones, K. E. *et al.* Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* **451**, 990–993 (2008).

411 4. Choquet, R., Carrié, C., Chambert, T. & Boulinier, T. Estimating transitions between states using
412 measurements with imperfect detection: application to serological data. *Ecology* **94**, 2160–2165
413 (2013).
414 5. Conn, P. B. & Cooch, E. G. Multistate capture-recapture analysis under imperfect state
415 observation: an application to disease models. *Journal of Applied Ecology* **46**, 486–492 (2009).
416 6. Cooch, E. G., Conn, P. B., Ellner, S. P., Dobson, A. P. & Pollock, K. H. Disease dynamics in wild
417 populations: modeling and estimation: a review. *Journal of Ornithology* **152**, 485–509 (2012).
418 7. Buzdugan, S. N., Vergne, T., Grosbois, V., Delahay, R. J. & Drewe, J. A. Inference of the infection
419 status of individuals using longitudinal testing data from cryptic populations: Towards a
420 probabilistic approach to diagnosis. *Scientific Reports* **7**, (2017).
421 8. Graham, J. *et al.* Multi-state modelling reveals sex-dependent transmission, progression and
422 severity of tuberculosis in wild badgers. *Epidemiol. Infect.* **141**, 1429–1436 (2013).
423 9. Avril, A. *et al.* Capturing individual-level parameters of influenza A virus dynamics in wild ducks
424 using multistate models. *Journal of Applied Ecology* **53**, 1289–1297 (2016).
425 10. Jeong, J. *et al.* Persistent infections support maintenance of a coronavirus in a population of
426 Australian bats ( *Myotis macropus* ). *Epidemiol. Infect.* **145**, 2053–2061 (2017).
427 11. Tersago, K., Crespin, L., Verhagen, R. & Leirs, H. Impact of puumala virus infection on maturation
428 and survival in bank voles: a capture-mark-recapture analysis. *Journal of Wildlife Diseases* **48**,
429 148–156 (2012).
430 12. Voutilainen, L., Kallio, E. R., Niemimaa, J., Vapalahti, O. & Henttonen, H. Temporal dynamics of
431 Puumala hantavirus infection in cyclic populations of bank voles. *Sci Rep* **6**, 21323 (2016).
432 13. Sapsford, S. J., Voordouw, M. J., Alford, R. A. & Schwarzkopf, L. Infection dynamics in frog
433 populations with different histories of decline caused by a deadly disease. *Oecologia* **179**, 1099–
434 1110 (2015).
435 14. Brannelly, L. A. *et al.* Dynamics of Chytridiomycosis during the Breeding Season in an Australian
436 Alpine Amphibian. *PLoS ONE* **10**, e0143629 (2015).

15. Lampo, M., Señaris, C. & García, C. Z. Population dynamics of the critically endangered toad Atelopus cruciger and the fungal disease chytridiomycosis. *PLoS ONE* **12**, e0179007 (2017).
16. Russell, R. E. *et al.* Effect of amphibian chytrid fungus (Batrachochytrium dendrobatidis) on apparent survival of frogs and toads in the western USA. *Biological Conservation* **236**, 296–304 (2019).
17. Genton, C. *et al.* How Ebola impacts social dynamics in gorillas: a multistate modelling approach. *J Anim Ecol* **84**, 166–176 (2015).
18. Alexander, D. J. Newcastle disease and other avian paramyxoviruses. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* **19**, 443–462 (2008).
19. Dimitrov, K. M., Ramey, A. M., Qiu, X., Bahl, J. & Afonso, C. L. Temporal, geographic, and host distribution of avian paramyxovirus 1 (Newcastle disease virus). *Infection, Genetics and Evolution* **39**, 22–34 (2016).
20. Wiethoelter, A. K., Beltrán-Alcrudo, D., Kock, R. & Mor, S. M. Global trends in infectious diseases at the wildlife–livestock interface. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**, 9662–9667 (2015).
21. Mohran, K. A., Haroun, M. & Hassan, M. Molecular Detection, Virus Isolation and Pathotyping of a Newcastle Diseaese Virus Field Strain from Backyard Chickens in Qatar. *Research Journal of Poultry Sciences* **4**, 28–32 (2011).
22. Haroun, M., Mohran, K. A., Hassan, M. M. & Abdulla, N. M. Molecular pathotyping and phylogenesis of the first Newcastle disease virus strain isolated from backyard chickens in Qatar. *Tropical Animal Health and Production* **47**, 13–19 (2015).
23. Al Shekaili, T., Clough, H., Ganapathy, K. & Baylis, M. Sero-surveillance and risk factors for avian influenza and Newcastle disease virus in backyard poultry in Oman. *Preventive Veterinary Medicine* **122**, 145–153 (2015).

24. Alsahami, A., Ideris, A., Omar, A., Ramanoon, S. Z. & Sadiq, M. B. Seroprevalence of Newcastle disease virus in backyard chickens and herd-level risk factors of Newcastle disease in poultry farms in Oman. *International Journal of Veterinary Science and Medicine* **6**, 186–191 (2018).
25. Hirschinger, J. *et al.* Exposure to and Circulation of Avian Influenza and Newcastle Disease Viruses in Peridomestic Wild Birds in the United Arab Emirates. *J. Wildl. Dis.* (2019).
26. Bock, C. E., Jones, Z. F. & Bock, J. H. The oasis effect: response of birds to exurban development in a southwestern savanna. *Ecological Applications* **18**, 1093–1106 (2008).
27. Demongin, L. Identification Guide to Birds in the Hand. (2017).
28. Pradel, R. Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* **61**, 442–447 (2005).
29. Wille, M. *et al.* Temporal dynamics, diversity, and interplay in three components of the virodiversity of a Mallard population: Influenza A virus, avian paramyxovirus and avian coronavirus. *Infection, Genetics and Evolution* **29**, 129–137 (2015).
30. Molia, S. *et al.* Longitudinal Study of Avian Influenza and Newcastle Disease in Village Poultry, Mali, 2009–2011. *Avian Diseases* **61**, 165–177 (2017).
31. Marescot, L. *et al.* Social status mediates the fitness costs of infection with canine distemper virus in Serengeti spotted hyenas. *Functional Ecology* **32**, 1237–1250 (2018).
32. Péron, G. *et al.* Capture-recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos* **119**, 524–532 (2010).
33. Chambert, T. *et al.* Exposure of black-legged kittiwakes to Lyme disease spirochetes: dynamics of the immune status of adult hosts and effects on their survival: Exposure and effects of Borrelia on kittiwakes. *Journal of Animal Ecology* **81**, 986–995 (2012).
34. Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture REcapture data. *Ecography* 4 (2009).
35. Choquet, R. & Nogue, E. E-SURGE 1.8 user's manual. (2011).

36. Burnham, K. P. & Anderson, D. R. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. (Springer, 2010).
37. Chu, H. P. & Rizk, J. The effect of maternal immunity, age at vaccination and doses or live vaccines on immune response to Newcastle disease. *Dev Biol Stand* **28**, 451–463 (1975).
38. Faulkner, O. B., Estevez, C., Yu, Q. & Suarez, D. L. Passive antibody transfer in chickens to model maternal antibody after avian influenza vaccination. *Veterinary Immunology and Immunopathology* **152**, 341–347 (2013).
39. Suarez, D. L. Newcastle Disease, Other Avian Paramyxoviruses, and Avian Metapneumovirus Infections. in *Diseases of Poultry* 87–138 (John Wiley & Sons, Ltd, 2017). doi:10.1002/9781119421481.ch3.
40. Vrdoljak, A., Halas, M. & Süli, T. Vaccination of broilers against Newcastle disease in the presence of maternally derived antibodies. *Tierarztl Prax Ausg G* **45**, 151–158 (2017).
41. Del Hoyo, J. Handbook of the Birds of the World, Volume 2: New World Vultures to Guineafowl. (1994).
42. Del Hoyo, J. Handbook of the Birds of the World, Volume 4: Sandgrouse to Cuckoos. (1997).
43. Del Hoyo, J. Handbook of the Birds of the World, Volume 10: Cuckoo-Shrikes to Thrushes. (2005).
44. Del Hoyo, J. Handbook of the Birds of the World, Volume 14: Bush-Shrikes to Old World Sparrows. (2009).
45. Jennelle, C. S., Cooch, E. G., Conroy, M. J. & Senar, J. C. State-specific detection probabilities and disease prevalence. *Ecological Applications* **17**, 154–167 (2007).
46. Benhaiem, S. *et al.* Robustness of Eco-Epidemiological Capture-Recapture Parameter Estimates to Variation in Infection State Uncertainty. *Frontiers in Veterinary Science* **5**, (2018).
47. Elbroch, L. M., Marescot, L., Quigley, H., Craighead, D. & Wittmer, H. U. Multiple anthropogenic interventions drive puma survival following wolf recovery in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Ecol Evol* **8**, 7236–7245 (2018).

512 48. Willson, J. D., Winne, C. T. & Todd, B. D. Ecological and methodological factors affecting
513 detectability and population estimation in elusive species. *The Journal of Wildlife Management*
514 **75**, 36–45 (2011).
515 49. Bisi, F. *et al.* The strong and the hungry: bias in capture methods for mountain hares Lepus
516 timidus. *Wildlife Biology* **17**, 311–316 (2011).
517 50. Barros, C. S., Püttker, T., Pinotti, B. T. & Pardini, R. Determinants of capture-recapture success:
518 an evaluation of trapping methods to estimate population and community parameters for
519 Atlantic forest small mammals. *Zoologia (Curitiba)* **32**, 334–344 (2015).
520 51. Pradel, R. & Sanz-Aguilar, A. Modeling Trap-Awareness and Related Phenomena in Capture-
521 Recapture Studies. *PLoS ONE* **7**, e32666 (2012).
522 52. Nichols, J. D., Hines, J. E. & Pollock, K. H. Effects of Permanent Trap Response in Capture
523 Probability on Jolly-Seber Capture-Recapture Model Estimates. *The Journal of Wildlife*
524 *Management* **48**, 289 (1984).
525

# IV. Discussion et perspectives

Par le criblage de quelques 4521 individus issus des six espèces péridomestiques dominantes sur les sites d'élevages de notre étude, nous avons réussi à mettre en évidence une exposition limitée au virus de l'influenza aviaire (viroprévalence nulle et séroprévalence faible) et une circulation modérée du virus de la maladie de Newcastle (viroprévalence faible et séroprévalence forte). Ces résultats semblent en accord avec ceux communément rapportés dans les études similaires (366–369).

D'après ces résultats, il semble probable qu'aucune des six espèces considérées ne joue le rôle d'hôte de maintenance ou d'hôte relais pour le virus de l'influenza aviaire, à l'exception du Moineau domestique qui pourrait éventuellement agir en tant qu'hôte relais. La faible exposition détectée est probablement plus le fait d'une contamination limitée au contact des fermes avicoles à proximité (370). L'absence de communication officielle sur les épizooties en cours ainsi que le manque d'homogénéité en termes de biosécurité font en effet de ces sites de véritables zones d'ombre sur le plan épidémiologique.

En revanche, il est probable que les espèces de colombidés (tourterelles et pigeons) et de galliformes (francolins) considérées jouent le rôle d'hôtes de maintenance pour le virus de la maladie de Newcastle dans notre écosystème alors que les passereaux (moineaux et bulbuls) agissent en temps qu'hôtes relais (271,276).

Nous avons aussi mis en évidence une relative diversité des souches du virus de la maladie de Newcastle portées par l'avifaune sauvage et le fait que certaines de ces souches étaient communes à l'avifaune sauvage et aux outardes captives. De plus, certaines souches mises en évidence, originaires d'Afrique centrale, reposent la question du rôle des oiseaux migrateurs dans l'introduction d'agents pathogènes (294,347).

De manière générale, ces résultats amènent un nouvel éclairage sur l'épidémiologie du virus de la maladie de Newcastle dans l'environnement désertique des EAU. Notamment, on peut penser qu'en l'absence de contact avéré avec les populations de maintenance, les résultats obtenus chez les populations péridomestiques sont de bons indicateurs du statut sanitaire des élevages. Ainsi, la diversité des souches identifiées dans ces populations tend à prouver que la circulation du virus est basée sur des introductions multiples et répétées plutôt que sur le maintien à grande échelle d'une souche dominante. On peut supposer que cela implique une circulation autonome dans les populations sauvages plutôt qu'un phénomène de *spill-back* en provenance des populations domestiques (188). Enfin, on peut aussi penser que cette diversité permet l'existence d'une immunité de groupe susceptible de prévenir les épizooties dans le cas de l'introduction de souches particulière virulentes.

Les résultats soulignent aussi la nécessité d'études complémentaires pour identifier les mécanismes de maintenance du virus de l'influenza aviaire aux EAU et les liens épidémiologiques entre les différentes populations, maintenance, relais et cible. Dans l'état actuel des connaissances, l'hypothèse d'un phénomène de *spill-back* occasionnel entre les populations domestiques et les populations péridomestiques apparait plus probable qu'une circulation continue dans les populations péridomestiques (85,208,371,372).

Enfin, ces résultats nous enjoignent à étendre le criblage à d'autres agents pathogènes classiques en élevage avicole. En effet, les autres méthodes de criblage utilisées, notamment la puce Biomark, en plus de confirmer la présence des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle, ont mis évidence la présence d'autres agents pathogènes d'intérêt comme les *Métapneumovirus* aviaires de types A et B, le virus de la laryngothrachéite infectieuse aviaire et des souches pathogènes de la bactérie *Escherichia coli*. L'étude de ces agents pathogènes pourrait contribuer à la mise en évidence des liens épidémiologiques entre les compartiments sauvages et domestiques.

L'analyse détaillée de la circulation du virus de la maladie de Newcastle a montré quant à elle que la probabilité d'être séropositif à la première capture est fortement dépendante de l'espèce et est plus élevée chez le Francolin gris et les trois espèces de colombidés, ce qui vient corroborer les prévalences obtenues lors du criblage. Cette probabilité est ensuite dépendante de l'âge des individus, étant logiquement plus élevée chez les adultes, qui ont eu plus de chance de rencontrer le virus durant leur vie, que chez les juvéniles. Enfin, cette probabilité est dépendante de l'année de capture, étant supérieure en 2017, suggérant une circulation accrue du virus cette année-là.

La probabilité de seroconversion s'avère elle aussi dépendante de l'espèce et de l'année de capture, présentant le même pattern que la probabilité d'être infecté à la première capture, ce qui corrobore les résultats obtenus précédemment. De plus, d'après nos données, la probabilité de seroreversion est estimée proche de zéro. Etant donné que les anticorps anti-NDV persistent dans l'organisme pour une durée de trois à douze mois (373,374), cela signifie que l'absence de seroreversion est potentiellement due à une exposition répétée des oiseaux au virus qui conduit à un niveau d'anticorps détectable de façon continue.

Chose intéressante, la probabilité de recapture est dépendante du statut infectieux et est plus élevée chez les individus séronégatifs, ce qui pourrait s'expliquer par les changements comportementaux induits par l'infection, notamment réduction de l'activité, comme mis en évidence dans d'autres études (375,376).

En résumé, cette analyse confirme les résultats obtenus dans le cadre du criblage du virus chez l'avifaune sauvage des sites d'élevage, notamment le fait que les espèces d'intérêt, particulièrement francolins et colombidés, sont susceptibles de rencontrer le virus et, plus important encore, qu'elles peuvent constituer des hôtes de maintenance à en juger par les fortes probabilités de séropositivité et de séroconversion estimées. De plus, cette étude souligne le fait que la circulation du virus n'est pas uniforme mais qu'elle subit des variations temporelles et spatiales.

Plus important encore, cette étude apporte des nouveaux éléments utiles à la surveillance et à la gestion sanitaire de l'avifaune sauvage. Tout d'abord, elle permet l'identification des espèces (francolins et colombidés) et des individus (adultes) les plus à risque d'être infectés et donc les plus intéressants à cibler dans le cadre d'un protocole de surveillance active. Ensuite, elle montre que les probabilités de séropositivité et de séroconversion sont étroitement liées, ce qui suggère que la séroprévalence observée sur le terrain est révélatrice de la pression d'infection réelle. Enfin, elle montre que les individus capturés sont majoritairement séronégatifs. Ce résultat, rapporté dans d'autres études, est absolument crucial en ce sens qu'il montre que la prévalence observée dans une population dans le cas d'un seul évènement de capture peut être

lourdement biaisée selon la sous-population capturée (376). Ce constat est particulièrement important lorsque l'on considère l'abattage sanitaire comme stratégie de contrôle.

En effet, dans notre cas, un hypothétique d'abattage sanitaire des individus capturés aurait pour conséquence le retrait d'une majorité d'individus séronégatifs de la population, ce qui aurait potentiellement pour conséquence finale l'augmentation de la prévalence du virus dans la population.

Dans l'ensemble, nous n'avons rencontré que peu de limites techniques durant cette étude. La principale aura été l'impossibilité d'analyser directement les écouvillons trachéaux/cloacaux pour des raisons de régulation de leur transport de l'étranger vers la France. De ce fait, nous avons dû baser toutes nos analyses virologiques sur les empreintes de ces écouvillons sur cartes FTA.

Cela pose un premier problème en induisant une baisse potentielle du nombre de particules virales présentes dans l'échantillon. Sachant que les oiseaux cibles ont été échantillonnés en dehors de tout épisode épizootique et en l'absence de tout signe clinique, les charges virales attendues étaient déjà faibles. En passant de l'écouvillon à la carte FTA, nous pouvions nous attendre à diminuer encore cette charge virale. Bien qu'en théorie très sensible, il n'en reste pas moins que la technique de la PCR quantitative est soumise à un seuil de détectabilité en dessous duquel l'échantillon sera considéré comme négatif. Dans l'hypothèse d'une diminution artificielle de la charge virale dans nos échantillons, notre analyse a donc potentiellement tendance à minimiser le nombre d'individus positifs. Ceci pourrait contribuer, en plus de la faible persistance du virus dans l'organisme, à expliquer l'absence d'échantillons positifs pour le virus de l'influenza aviaire alors même qu'un certain nombre d'individus se sont révélés séropositifs. Aussi frustrant que ce constat puisse sembler, il convient néanmoins de le nuancer en se posant la question de la significativité biologique de charges virales très proches ou égales au seuil de détectabilité. En effet, quel rôle épidémiologique peuvent jouer des individus qui excrètent du virus en si faible quantité ?

L'utilisation de cartes FTA a aussi rendu impossible la culture et l'isolement des souches virales identifiées, le principe de ce support étant d'inactiver les agents pathogènes en lysant les cellules et en dénaturant les protéines tout en conservant les acides nucléiques. Il faut toutefois rappeler que cette technologie nous aura permis de s'affranchir, en plus des limitations liées aux transport des échantillons, de la difficulté technique de conserver des échantillons dans des conditions climatiques extrêmes, les cartes FTA supportant parfaitement une conservation à température ambiante pendant le laps de temps nécessaire à un évènement de capture/échantillonnage.

# C. Risque de transmission des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle aux outardes en captivité par l'avifaune sauvage et gestion sanitaire

# I. Analyse du risque d'exposition des outardes en captivité aux virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle par l'avifaune sauvage

## 1. Objectifs

A ce stade de l'étude, nous disposions d'un côté de données relatives aux populations d'oiseaux sauvages présentes sur les sites du NARC et du SKHBC-AD et aux contacts entre ces oiseaux sauvages et les outardes captives (III) et de l'autre côté de données relatives à la prévalence des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle dans ces populations (II).

Nous avons donc tenté de mutualiser ces données pour réaliser une analyse quantitative du risque d'exposition des outardes captives aux virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle par l'avifaune sauvage sur les sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD.

Le but de cette analyse est d'identifier les espèces les plus à risque d'exposition mais aussi les voies de d'exposition les plus importantes, nous permettant ensuite de proposer des mesures de gestion sanitaire susceptibles de minimiser ce risque.

## 2. Matériel et méthodes

### a. Arbre évènementiel

Nous avons choisi une approche d'analyse quantitative du risque basée sur la méthode dite d'arbre événementiel ou arbre de probabilité (*scenario tree*) (377–379). Cette méthode consiste à représenter l'ensemble des voies aboutissant à l'évènement dont on souhaite quantifier le risque puis à calculer la probabilité de survenue de chaque étape de chacune des voies pour finalement estimer le risque global de l'évènement d'intérêt. Elle a été utilisée avec succès dans d'autres études similaires (380,381).

Dans notre cas, nous nous sommes intéressés au risque exposition, c'est-à-dire de contact avec du virus vivant, d'une outarde en captivité aux virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle *via* leur introduction par un oiseau sauvage de l'une des six espèces dominantes dans les zones de volières sur les sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD.

Les figures 87 et 88 ci-dessous regroupent l'ensemble des voies menant de la présence d'un oiseau sauvage infectieux de l'espèce i en zone de volière au jour j à l'exposition d'au moins une outarde captive.

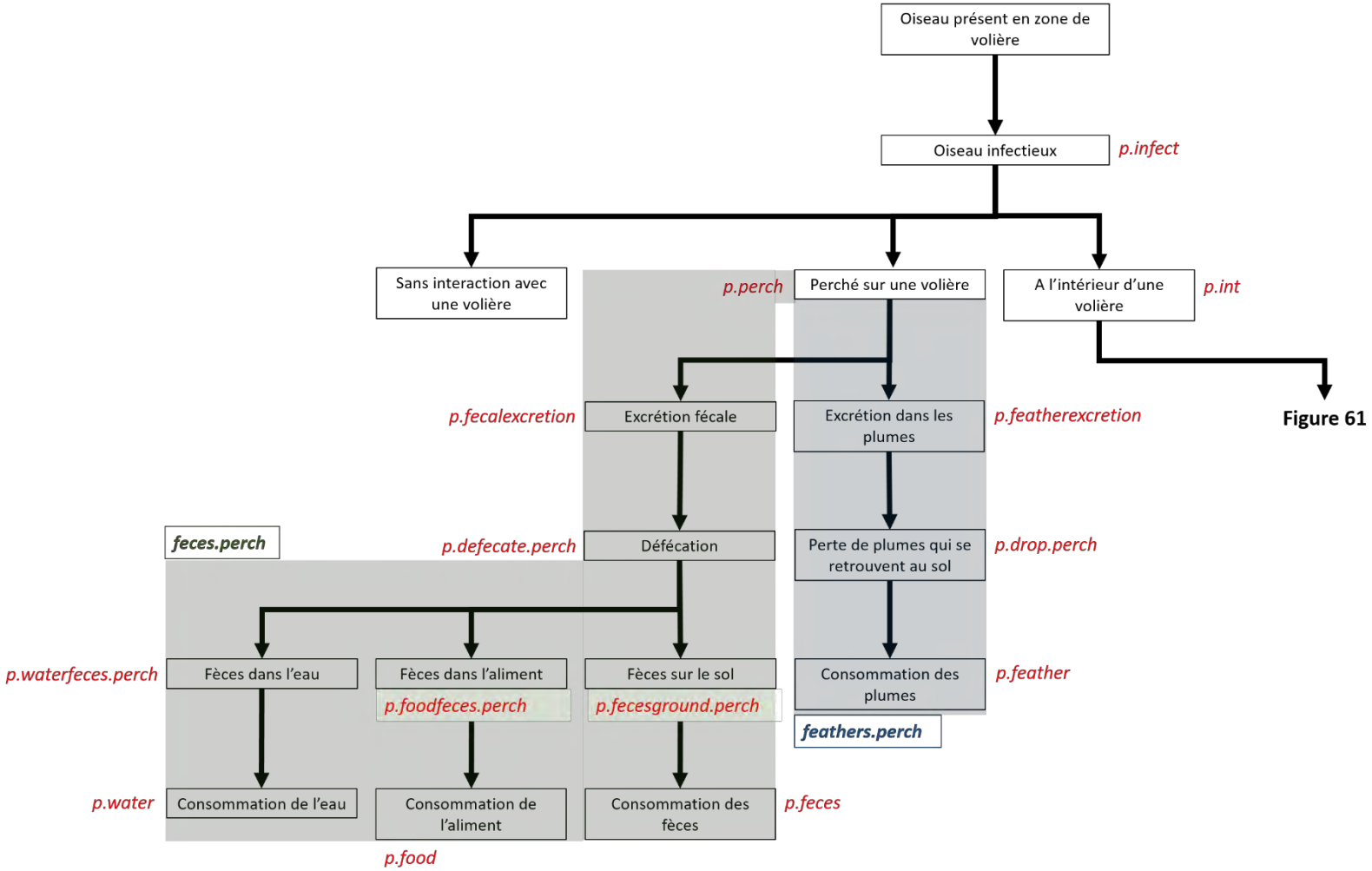



Figure 87. Arbre évènementiel représentant l'ensemble des voies aboutissant à l'exposition d'au moins une outarde en captivité par un oiseau sauvage infectieux et le détail de la voie aboutissant à l'exposition d'au moins une outarde en captivité par un oiseau sauvage infectieux perché sur une volière. Chaque rectangle noir représente un évènement et en rouge figure la probabilité de survenue qui lui est associée. Les flèches noires représentent la succession des évènements. Les blocs de couleurs figurent les différentes voies d'exposition.

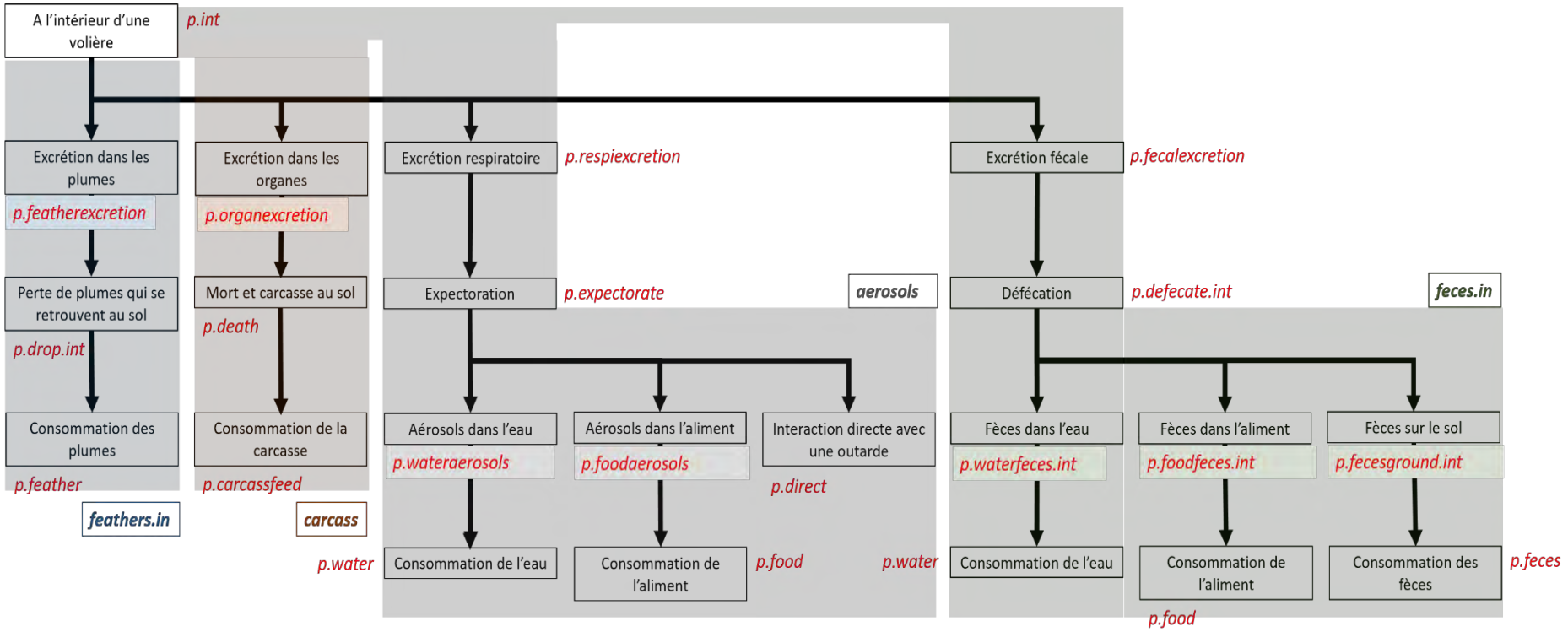



Figure 88. Arbre évènementiel représentant le détail de la voie aboutissant à l'exposition d'au moins une outarde en captivité par un oiseau sauvage infectieux entré à l'intérieur d'une volière. Chaque rectangle noir représente un évènement et en rouge figure la probabilité de survenue qui lui est associée. Les flèches noires représentent la succession des évènements. Les blocs de couleurs figurent les différentes voies d'exposition.

## b. Calcul des probabilités des différentes voies d'exposition

La probabilité quotidienne $P_{i,s}$ qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire ou de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau de l'espèce *i* sur le site *s* (NARC ou SKHBC-AD) est donnée par

$$P_{i,s} = 1 - \left(1 - p_{i,s}\right)^{n_{i,s}}$$

avec $p_{i,s}$ la probabilité quotidienne qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux de l'espèce *i* sur le site *s* et $n_{i,s}$ le nombre d'oiseaux de l'espèce *i* présents en zone de volière sur le site *s*.

La probabilité $p_{i,s}$ peut être considérée comme la probabilité globale d'exposition des outardes par l'ensemble des voies d'exposition décrites dans les figures 1 et 2.

Ainsi,

$$p_{i,s} = p.infect_{i,s} * (p.perch_{i,s} * p_a + p.int_{i,s} * p_b)$$

avec

- $p.infect_{i,s}$ la probabilité qu'un oiseau de l'espèce *i* soit infectieux au jour *j* sur le site *s ;*
- $p.perch_{i,s}$ la probabilité qu'un oiseau de l'espèce *i* soit perché sur la volière au jour *j* sur le site *s ;*
- $p.int_{i,s}$ la probabilité qu'un oiseau de l'espèce *i* soit à l'intérieur de la volière au jour *j* sur le site *s ;*
- $p_a$ la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux de l'espèce *i* perché sur la volière ;
- $p_b$ la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière.

Si on détaille la voie d'exposition « oiseau infectieux entré dans la volière », $p_b$ s'exprime de la façon suivante :

$$p_b = 1 - (1 - p.fecal.int) * (1 - p.respi) * (1 - p.feather.int) * (1 - p.organ)$$

avec

- *p.fecal.int* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par excrétion fécale d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière ;
- *p.feather.int* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par excrétion dans les plumes d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière ;
- *p.respi* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par excrétion respiratoire d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière ;
- *p.organ* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par excrétion dans les organes d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière.

Ensuite, les probabilités *p.fecal.int*, *p.feather.int*, *p.respi* et *p.organ* s'expriment respectivement de la façon suivante :

$$p.fecal.int = p.fecalexcretion * p.defecate.int * (1 - (1 - p.water.f.int) * (1 - p.food.f.int) * (1 - p.feces.int)$$

$$p.feather.int = p.featherexcretion * p.drop.int * p.feather$$

$$p.respi = p.respiexcretion * p.expectorate * (1 - (1 - p.water.r) * (1 - p.food.r) * (1 - p.direct))$$

$$p.organ = p.organexcretion * p.death * p.carcassfeed$$

avec

- *p.fecalexcretion* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* excrète du virus par voie fécale ;
- *p.defecate.int* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière défèque ;
- *p.water.f.int* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière par consommation d'eau contaminée par des fèces ;
- *p.food.f.int* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière par consommation d'aliment contaminé par des fèces ;
- *p.feces.int* les probabilités qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux entré à l'intérieur de la volière de l'espèce *i* par consommation de fèces au sol ;
- *p.featherexcretion* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* excrète du virus dans ses plumes ;
- *p.drop.int* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol ;
- *p.feather* la probabilité qu'au moins une outarde consomme des plumes au sol ;
- *p.respiexcretion* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* excrète du virus par voie respiratoire ;
- *p.expectorate* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols *;*
- *p.water.r* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière par consommation d'eau contaminée par des aérosols ;
- *p.food.r* la probabilité qu'au moins une outarde soit exposée au virus par un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière par consommation d'aliment contaminé par des aérosols ;
- *p.direct* la probabilité qu'au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière ;
- *p.organexcretion* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* excrète du virus dans ses organes ;
- *p.death* la probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol ;

- *p.carcassfeed* la probabilité qu'au moins une outarde consomme une carcasse au sol.

Enfin, les probabilités *p.water.f.int*, *p.food.f.int*, *p.feces.int*, *p.water.r*, *p.food.r*, *p.direct* et s'expriment respectivement de la façon suivante :

$$p.water.f.int = p.waterfeces.int * p.water$$

$$p.food.f.int = p.foodfeces.int * p.food$$

$$p.feces.int = p.fecesground.int * p.feces$$

$$p.water.r = p.wateraerosol * p.water$$

$$p.food.r = p.foodaerosol * p.food$$

avec

- *p.waterfeces.int* la probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau ;
- *p.water* la probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau ;
- *p.food.int* la probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment ;
- *p.food* la probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment ;
- *p.fecesground.int* la probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière tombent au sol ;
- *p.feces* la probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces ;
- *p.wateraerosol* la probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau ;
- *p.foodaerosol* la probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce *i* entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment.

Pour la voie d'exposition « oiseau infectieux perché dans la volière », $p_a$ s'exprime de la façon suivante :

$$p_a = 1 - (1 - p.fecal.perch) * (1 - p.feather.perch)$$

Ensuite, le détail des voies d'exposition « fecal » et « feather » est identique à la voie d'exposition « oiseau infectieux entré dans la volière » en remplaçant les probabilités conditionnelles au fait d'être entré dans la volière par celles conditionnelles au fait d'être perché sur la volière. Ainsi toutes les probabilités « .int » sont remplacées par leurs équivalents « .perch ».

Le tableau 33 ci-dessous présente l'ensemble des différentes probabilités, leur signification et leur méthode d'estimation.

Tableau 33. Signification des probabilités associées à chaque évènement de l'arbre.

| Probabilité | Signification | Méthode d'estimation |
|---|---|---|
| $n_{i,s}$ | Nombre d'oiseaux de l'espèce i présents en zone de volières au jour j sur le site s | OP |
| $p.infect_{i,s}$ | Probabilité qu'un oiseau de l'espèce i soit infectieux au jour j sur le site s | |
| $p.perch_{i,s}$ | Probabilité qu'un oiseau de l'espèce i se perche sur la volière au jour j sur le site s | |
| $p.int_{i,s}$ | Probabilité qu'un oiseau de l'espèce i soit à l'intérieur de la volière au jour j sur le site s | |
| p.fecalexcretion | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i excrète du virus par voie fécale | LS |
| p.featherexcretion | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i excrète du virus dans ses plumes | |
| p.organexcretion | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i excrète du virus dans ses organes | |
| p.respiexcretion | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i excrète du virus par voie respiratoire | |
| p.defecate.perch | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque | AE |
| p.defecate.int | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque | |
| p.drop.perch | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol | |
| p.drop.int | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol | |
| p.death | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol | |
| p.expectorate | Probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols | |
| p.waterfeces.perch | Probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière contaminent l'eau | OP |
| p.foodfeces.perch | Probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière contaminent l'aliment | |
| p.fecesground.perch | Probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière tombent au sol | |
| p.waterfeces.int | Probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau | AE |
| p.foodfeces.int | Probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment | |
| p.fecesground.int | Probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière tombent au sol | |
| p.wateraerosols | Probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau | |
| p.foodaerosols | Probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment | |
| p.direct | Probabilité qu'au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière | |
| p.feather | Probabilité qu'au moins une outarde consomme des plumes au sol | |
| p.carcassfeed | Probabilité qu'au moins une outarde consomme une carcasse au sol | |
| p.water | Probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau | |
| p.food | Probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment | |
| p.feces | Probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces | |

### c. Estimation des valeurs de probabilité liées aux différents évènements

Pour estimer les probabilités associées aux différentes étapes du diagramme nous nous sommes basés sur trois sources différentes : les données collectées sur le terrain, les données extraites de la littérature et les dires d'experts.

Le nombre $n_{i,s}$ d'oiseaux de l'espèce *i* présents en zone de volières sur le site *s* au jour *j* a été estimé en fonction des données collectées sur le terrain lors des comptages en zones de volières et des estimations de tailles de populations des espèces dominantes sur l'intégralité du site. Il s'exprime sous la forme :

$$n_{i,s} = N_{i,s} * \alpha * \left(\frac{\beta_{i,s}/N_{i,s}}{\beta_{PASDOM,NARC}/N_{PASDOM,NARC}}\right)$$

avec

- $N_{i,s}$ l'estimation de la taille de population de l'espèce *i* sur le site *s* ;
- α la proportion d'oiseaux présents en zone de volières par rapport à la population totale présente sur le site ;
- $\beta_{i,s}$ le nombre d'oiseaux de l'espèce *i* observés en zone de volières sur le site *s*.

Dans notre modèle et selon les estimations d'experts présents sur les sites, α peut prendre les valeurs 0.01, 0.05 ou 0.1. Le couple espèce/site Moineau domestique(PASDOM)/NARC a été utilisé comme valeur de référence et les autres valeurs corrigées par rapport à cette référence pour prendre en compte les différences relatives d'abondance en zone de volières entre espèces et entre sites. L'incertitude liée au paramètre $n_{i,s}$ a été prise en compte en considérant pour son calcul les bornes hautes et basses de l'intervalle de confiance associé à chaque estimation de taille de population.

En raison de l'absence d'observations de pigeons féraux et de francolins gris lors des comptages en zone de volières, ces deux espèces ont été exclues de l'analyse puisque le risque d'exposition aurait été dans tous les cas estimé comme nul.

La probabilité *p.infect* correspond à la probabilité qu'un oiseau de l'espèce *i* sur le site *s* soit infectieux au jour *j*. Elle correspond aux valeurs de viroprévalence estimées d'après les données collectées sur le terrain pour les virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle (76). L'incertitude liée à cette probabilité a été prise en compte en basant l'analyse sur l'intervalle de confiance associé à chaque estimation de viroprévalence.

Les probabilités *p.perch* et *p.int* correspondent respectivement à la probabilité qu'un oiseau de l'espèce *i* soit perché sur la volière au jour *j* sur le site *s* et à la probabilité qu'un oiseau de l'espèce *i* soit à l'intérieur de la volière au jour *j* sur le site *s*. Elles ont été estimées en fonction des données collectées sur le terrain lors des comptages en zones de volières. L'incertitude liée à ces probabilités a été prise en compte en basant l'analyse sur l'intervalle de confiance associé à chaque probabilité selon la formule P ± ε avec :

$$\varepsilon = Z_{1-\alpha/2} * \sqrt{\frac{P(1-P)}{n}}$$

et

- Z l'indice de confiance au risque α ;
- P la probabilité calculée ;
- n l'effectif total.

Les probabilités *p.fecalexcretion*, *p.featherexcretion*, *p.organexcretion* et *p.respiexcretion* correspondent à la probabilité d'excrétion du virus par un oiseau de l'espèce *i* dans différentes matrices biologiques : les fèces, les plumes, les organes et les aérosols respiratoires. Ces probabilités ont été estimées en fonction des données fournies par les études d'infection expérimentale réalisées avec les virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle sur les moineaux domestiques et espèces apparentées (190–206,267) et sur les pigeons féraux et espèces apparentées (190,191,196,205,221,222,224,225,228–235,272,273,275–284,382–385). En raison du manque de données disponibles nous avons choisi d'extrapoler les données obtenues sur le Moineau domestique au Bulbul à oreillons blancs et les données obtenues sur le Pigeon féral aux deux espèces de tourterelles.

De manière générale, pour une probabilité donnée chez une espèce donnée, lorsque des valeurs étaient disponibles dans au moins dix publications, nous avons choisi de baser l'analyse sur un intervalle allant de la valeur mentionnée la plus faible et la valeur mentionnée la plus haute en omettant volontairement les 10% de valeurs les plus faibles et les 10% de valeurs les plus hautes. Lorsque les valeurs étaient disponibles dans moins de dix publications ou indisponibles, nous avons choisi de baser l'analyse sur un intervalle allant de 0 à 1. Ces choix nous ont permis de prendre en compte l'incertitude liée à ces probabilités.

Les probabilités *p.defecate.perch*, *p.defecate.int*, *p.drop.perch*, *p.drop.int*, *p.death*, *p.expectorate*, *p.waterfeces.perch*, *p.foodfeces.perch*, *p.fecesground.perch*, *p.waterfeces.int*, *p.foodfeces.int*, *p.fecesground.int*, *p.wateraerosols* correspondent à la probabilité des différents évènements aboutissant à la diffusion de virus dans l'environnement des outardes captives. La plupart d'entre elles ont été estimées à partir des dires d'experts consultés spécialement dans ce but. Les experts consultés avaient pour champs d'expertise l'un ou les domaines suivants : les virus aviaires et notamment les virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle, l'écologie des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle, l'épidémiologie des maladies animales, la médecine vétérinaire aviaire ou encore la biosécurité des exploitations avicoles. La méthodologie de l'élicitation des experts a permis de prendre en compte l'incertitude liée à ces probabilités en proposant pour chacune d'elle des intervalles de confiance et en sélectionnant comme résultat final l'intervalle de confiance élargi regroupant plus de 50% des avis exprimés.

Seules exceptions, les probabilités *p.waterfeces.perch*, *p.foodfeces.perch* et *p.fecesground.perch* ont été estimées mathématiquement grâce au rapport des surfaces des volières, des gamelles d'eau et des tas d'aliment.

Enfin, les probabilités *p.foodaerosols, p.direct*, *p.feather*, *p.carcassfeed*, *p.water*, *p.food*, *p.feces* correspondent à la probabilité d'exposition d'une outarde captive à une matrice contaminée ou à un oiseau infectieux. Ces probabilités ont là aussi été estimées selon les dires d'experts.

Le tableau 71 en annexe III résume la signification des différentes probabilités ainsi que les méthodes employées pour leur estimation et les résultats obtenus.

### d. Modélisation

L'analyse statistique a été réalisée à l'aide du logiciel R (R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/) et des packages *ggplot2* (Wickham H (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York), *readxl* (Wickham H and Bryan J (2019). readxl: Read Excel Files. R package version 1.3.1.), *stringr* (Wickham H(2019). stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations. R package version 1.4.0.), *gridExtra* (Auguie B (2017). gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics. R package version 2.3.) et *mc2d* (Pouillot R (2016). mc2d : Tools for Two-Dimensional Monte-Carlo Simulations. R package version 0.1-18).

Le logiciel ainsi que les différents packages sont disponibles à l'adresse https://CRAN.R-project.org/. Le script utilisé est présenté en annexe III.

Pour chacun des paramètres à l'exception des probabilités *p.waterfeces.perch*, *p.foodfeces.perch* et *p.fecesground.perch*, l'incertitude associée a été prise en compte par la réalisation de 100 000 itérations de tirage au sort dans chacun des intervalles de valeurs utilisés selon une distribution de Pert avec pour paramètres les bornes basses et hautes et la valeur médiane de l'intervalle. Ces itérations expliquent les intervalles de confiance présentés en résultats.

### e. Analyse de sensibilité

Nous avons réalisé une analyse de sensibilité afin d'évaluer l'importance relative de chacun des paramètres issus de l'élicitation d'opinion d'experts à travers l'évaluation de l'effet d'une modification individuelle de ces paramètres sur les données de sortie du modèle.

Nous avons dans un premier temps calculé les valeurs de probabilité d'exposition quotidienne moyenne $P_i$ obtenues pour les différentes espèces pour chacun des deux virus et sur chacun des deux sites avec une proportion d'oiseaux présents en zone de volière $\alpha$ égale à 0.1 en fixant la valeur de tous les paramètres issus de l'élicitation d'opinion d'experts à la valeur médiane de leur intervalle. Par rapport à cette référence et pour chaque espèce/virus/site, nous avons ensuite comparé les valeurs de $P_i$ obtenues pour chacun des paramètres en fixant successivement leur valeur à la borne basse puis à la borne haute de l'intervalle pendant que les valeurs de tous les autres paramètres issus de l'élicitation d'opinion d'experts étaient fixées à la valeur médiane de l'intervalle. Enfin, pour les quatre triades (espèce, virus, site) maximisant le risque d'exposition à chacun des deux virus sur chacun des deux sites, nous avons comparé la probabilité d'exposition représentée par chacune des voies d'exposition en faisant varier les valeurs des paramètres comme décrit précédemment.

Pour chaque valeur de paramètre, 10000 itérations ont été réalisées, pour prendre en compte l'incertitude associée aux autres paramètres que ceux issus de l'élicitation d'opinion d'experts.

## 3. Résultats

### a. Probabilités d'exposition

Tout d'abord, les résultats obtenus ont montré que, toutes espèces, sites et scénarios confondus, le risque d'exposition était plus élevé dans le cas du virus de la maladie de Newcastle. Ils ont aussi montré que, toutes espèces, virus et scénarios confondus, le risque d'exposition était plus élevé sur le site du NARC. Ainsi, la probabilité quotidienne moyenne qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau sauvage est égale à 0.0382 (CI : 0.0381 – 0.0383) sur le site du NARC contre 0.0290 (CI : 0.0289 – 0.0291) sur le site du SKHBC-AD. Dans le cas du virus de l'influenza aviaire, elle n'est que de 0.01617 (CI :

0.01613 – 0.01622) sur le site du NARC contre 0.00772 (CI : 0.00770 – 0.00774) sur le site du SKHBC-AD.

Pour le virus de la maladie de Newcastle, l'espèce la plus à risque de transmission aux outardes captives est le Moineau domestique sur le site du NARC et la Tourterelle maillée sur le site du SKHBC-AD. Dans le pire des scénarios (10% de la population de l'espèce présent en zone de volière) l'espèce Moineau domestique est associée à une probabilité quotidienne moyenne qu'au moins une outarde soit exposée au virus par au moins un oiseau sur le site du NARC égale à 0,1546 (CI : 0,1542 – 0,1550). L'espèce Tourterelle maillée quant à elle est associée dans le pire des scénarios à une probabilité quotidienne moyenne qu'au moins une outarde soit exposée au virus par au moins un oiseau sur le site du SKHBC-AD égale à 0,0994 (CI : 0,0991 – 0,0997) (Figure 89). Les différences de probabilité inter-espèces et inter-sites observées sont toutes hautement significatives (Tableau 72 en annexe III).

Pour le virus de l'influenza aviaire, l'espèce la plus à risque de transmission aux outardes captives est le Moineau domestique sur chacun des deux sites. Dans le pire des scénarios, cette espèce est associée à une probabilité quotidienne moyenne qu'au moins une outarde soit exposée au virus par au moins oiseau égale à 0,0700 (CI : 0,0698 – 0,0702) sur le site du NARC contre 0,0221 (CI : 0,0220 – 0,0222) sur le site du SKHBC-AD (Figure 90). Les différences de probabilité inter-espèces et inter-sites observées sont toutes hautement significatives (Tableau 72 en annexe III).

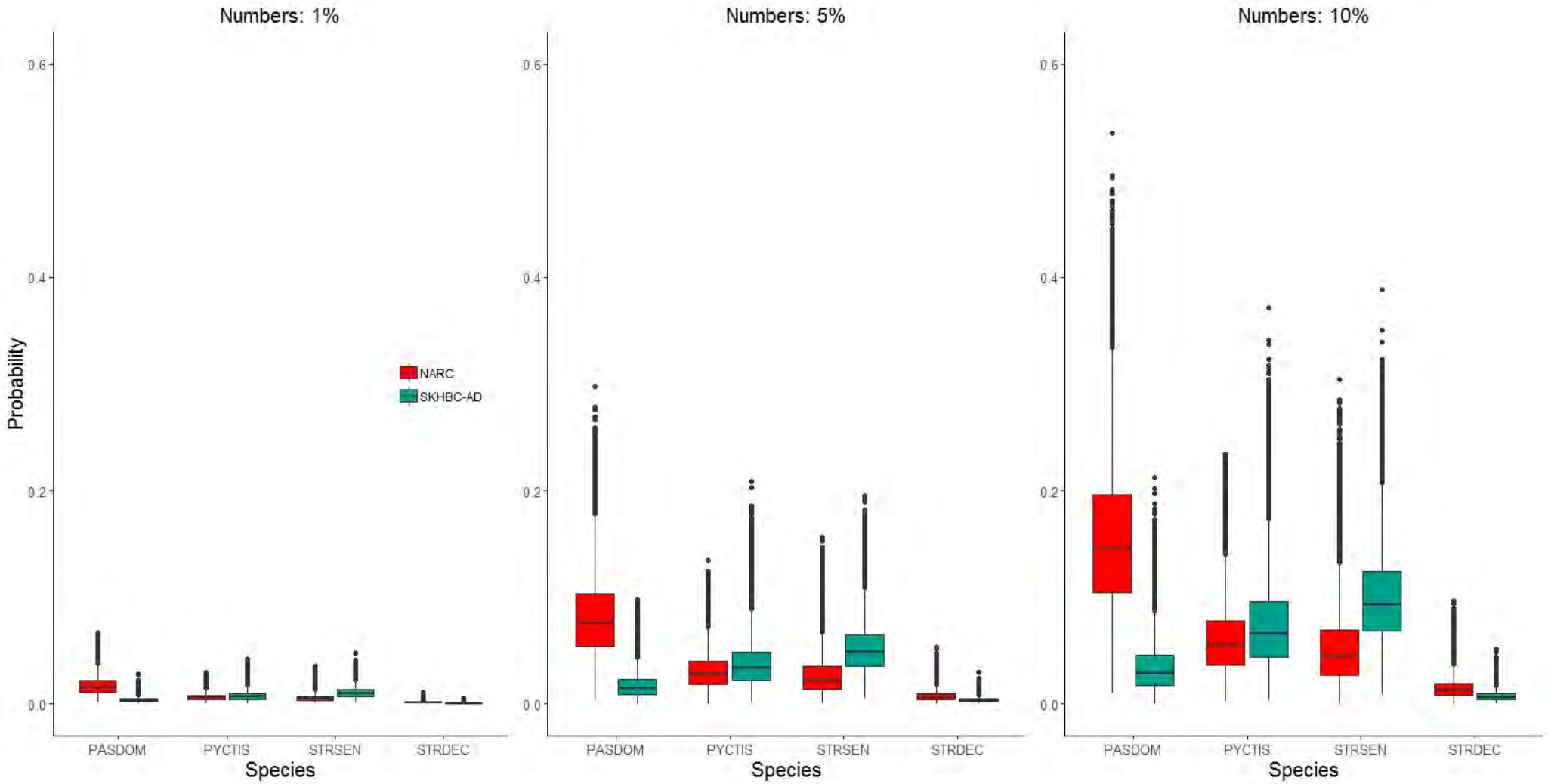



Figure 89. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau de l'espèce *i* en fonction du site *s* (NARC ou SKHBC-AD) selon les différents scénarios du nombre d'oiseaux sauvages présents en zone de volière (1, 5 et 10% de l'effectif total). PASDOM = *Passer domesticus*, PYCTIS = *Pycnonotus leucotis*, STRSEN = *Spilopelia senegalensis*, STRDEC = *Streptopelia decaocto*.

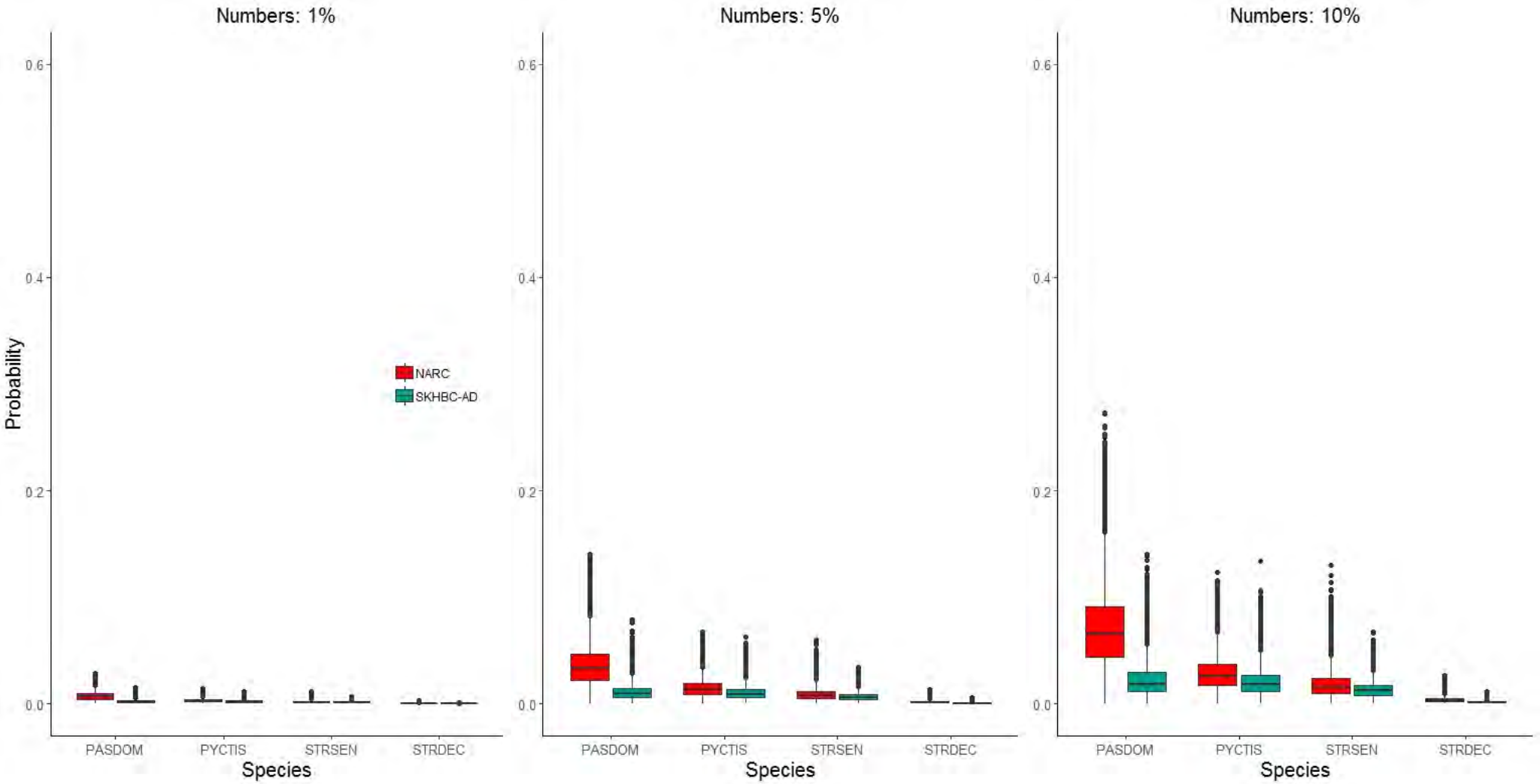



Figure 90. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins un oiseau de l'espèce *i* en fonction du site *s* (NARC ou SKHBC-AD) selon les différents scénarios du nombre d'oiseaux sauvages présents en zone de volière (1, 5 et 10% de l'effectif total). PASDOM = *Passer domesticus*, PYCTIS = *Pycnonotus leucotis*, STRSEN = *Spilopelia senegalensis*, STRDEC = *Streptopelia decaocto*.

Pour chacun des deux couples espèce/site maximisant le risque d'exposition à chacun des deux virus (Moineau domestique sur NARC pour NDV et AIV), la voie d'exposition la plus à risque est l'exposition indirecte (eau, nourriture ou sol) par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière (feces.in).

Pour le virus de la maladie de Newcastle chez le Moineau domestique sur le site du NARC dans le pire scénario, cette voie est associée à une probabilité quotidienne moyenne égale à 0,01940 (CI : 0,01934 – 0,01945) (Figure 91). Les différences de probabilités observées entre les différentes voies sont toutes hautement significatives (Tableau 73 en annexe III).

Pour le virus de l'influenza aviaire chez le Moineau domestique sur le site du NARC dans le pire scénario, l'exposition par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière est associée à une probabilité quotidienne moyenne égale à 0,01943 (CI : 0,01938 – 0,01948) (Figure 92). Les différences de probabilités observées entre les différentes voies sont toutes hautement significatives (Tableau 74 en annexe III).

Néanmoins, à l'exception de la Tourterelle maillée sur le site du SKHBC-AD chez qui la voie d'exposition à chacun des deux virus la plus à risque est aussi l'exposition par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière (NDV 0.0347, CI : 0.0346 – 0.0348 et AIV 0.02082, CI : 0.02076 – 0.02088), pour tous les autres couples espèce/site, la voie maximisant le risque d'exposition à chacun des deux virus est l'exposition par les fèces d'un oiseau infectieux perché sur une volière (feces.perch).

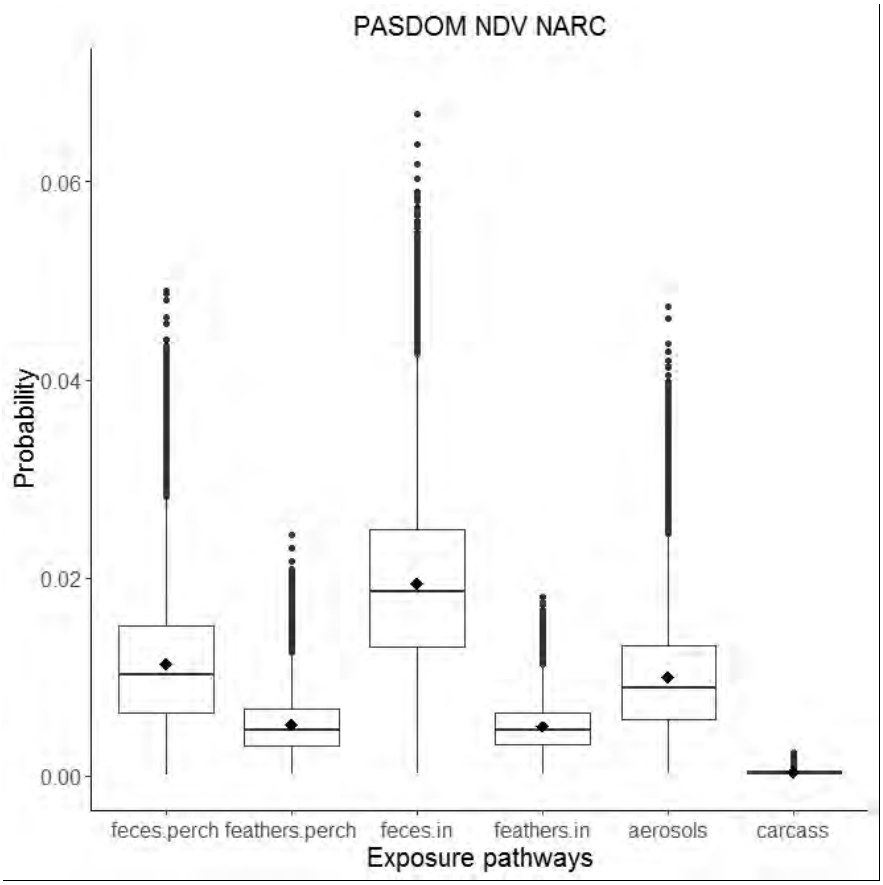



Figure 91. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins oiseau de l'espèce *Passer domesticus* sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. feces.perch = exposition via les fèces d'un oiseau perché sur la volière, feathers.perch = exposition via les plumes d'un oiseau perché sur la volière, feces.in = exposition via les fèces d'un oiseau entré dans la volière, feathers.in = exposition via les plumes d'un oiseau entré dans la volière, aerosols = exposition via les aérosols d'un oiseau entré dans la volière, carcass = exposition via la carcasse d'un oiseau entré dans la volière.

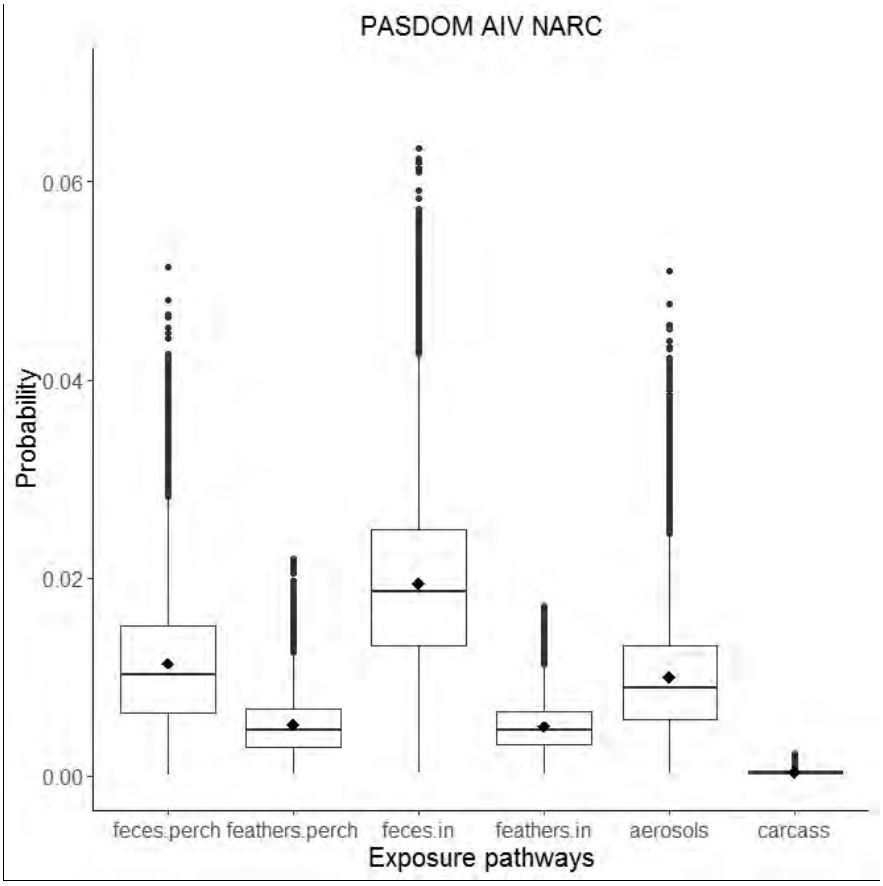



Figure 92. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins oiseau de l'espèce *Passer domesticus* sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. feces.perch = exposition via les fèces d'un oiseau perché sur la volière, feathers.perch = exposition via les plumes d'un oiseau perché sur la volière, feces.in = exposition via les fèces d'un oiseau entré dans la volière, feathers.in = exposition via les plumes d'un oiseau entré dans la volière, aerosols = exposition via les aérosols d'un oiseau entré dans la volière, carcass = exposition via la carcasse d'un oiseau entré dans la volière.

Enfin, au sein de la voie d'exposition par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière et pour chacun des deux couples espèce/site maximisant le risque d'exposition à chacun des deux virus, la voie d'exposition la plus à risque est l'exposition par consommation d'eau contaminée.

Pour le virus de la maladie de Newcastle chez le Moineau domestique sur le site du NARC dans le pire scénario, cette voie est associée à une probabilité quotidienne moyenne égale à 0,0983 (CI : 0,0980 – 0,0986) (Figure 93). Les différences de probabilités observées entre les différentes voies sont toutes hautement significatives (Tableau 73 en annexe III).

Pour le virus de l'influenza aviaire chez le Moineau domestique sur le site du NARC dans le pire scénario, l'exposition par consommation d'eau contaminée par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière est associée à une probabilité quotidienne moyenne égale à 0,0985 (CI : 0,0983 – 0,0988) (Figure 94). Les différences de probabilités observées entre les différentes voies sont toutes hautement significatives (Tableau 74 en annexe III).

Pour la Tourterelle maillée sur le site du SKHBC-AD, quel que soit le virus, la voie d'exposition la plus à risque est aussi l'exposition par consommation d'eau contaminée avec une probabilité égale à 0.0984 (CI : 0.0981 – 0.0987) pour NDV et 0.0591 (CI : 0.0589 – 0.0592) pour AIV.

En revanche, pour tous les couples espèce/site pour lesquels le risque d'exposition est maximum via les fèces d'un oiseau infectieux perché sur une volière, la voie d'exposition la plus à risque est la consommation de fèces au sol quel que soit le virus considéré.

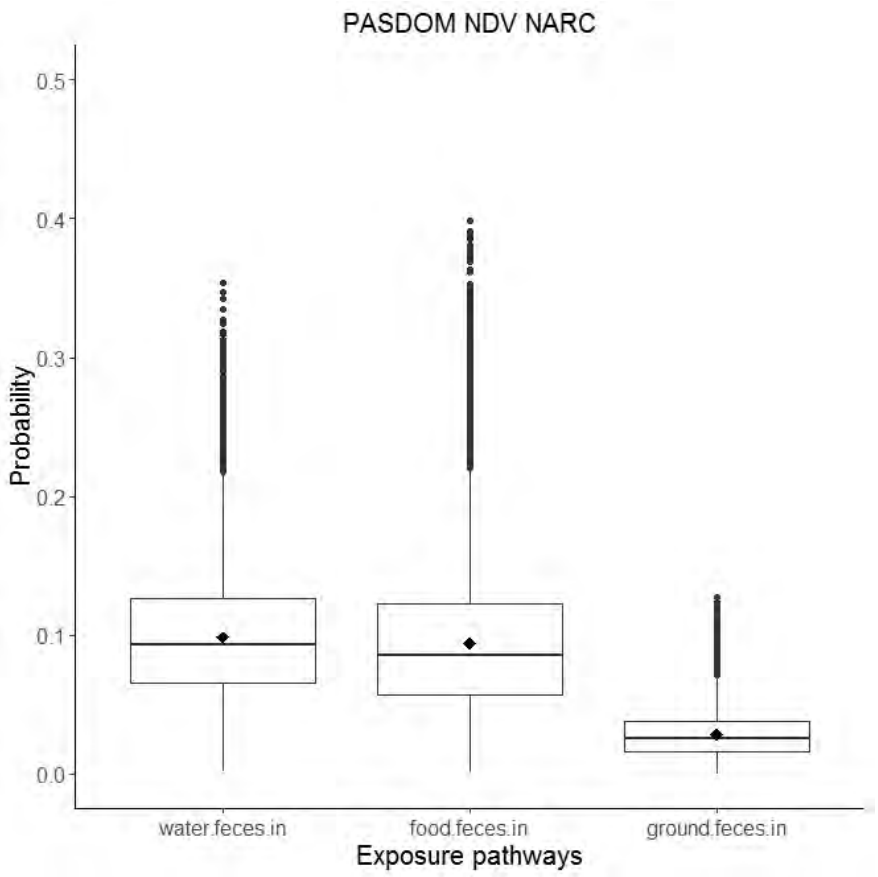



Figure 93. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce *Passer domesticus* entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. water.feces.in = exposition via la consommation d'eau contaminée, food.feces.in = exposition via la consommation d'aliment contaminé, ground.feces.in = exposition via la consommation de fèces au sol.

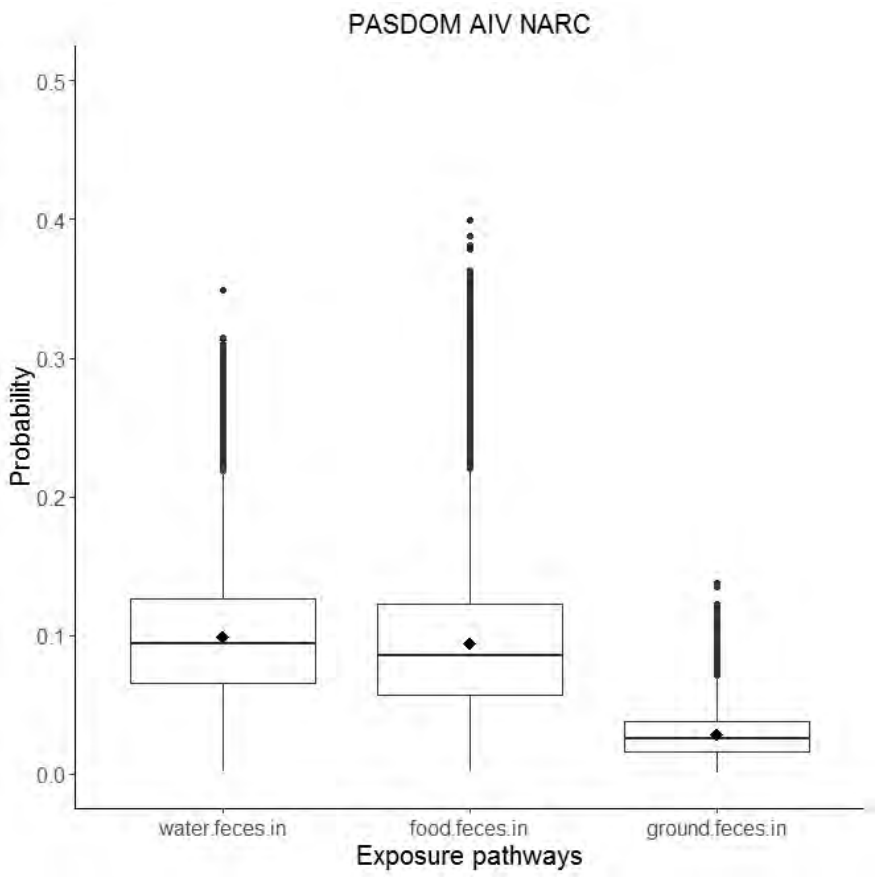



Figure 94. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce *Passer domesticus* entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. water.feces.in = exposition via la consommation d'eau contaminée, food.feces.in = exposition via la consommation d'aliment contaminé, ground.feces.in = exposition via la consommation de fèces au sol.

## b. Analyse de sensibilité

L'analyse de sensibilité suggère que le classement des espèces selon leur niveau de risque n'est pas modifié lorsque les valeurs des paramètres issus de l'élicitation d'experts sont successivement fixées à leur valeur minimum puis maximum et ce pour chacun des deux virus sur chacun des deux sites. Ainsi, le Moineau domestique reste sans conteste l'espèce la plus à risque d'exposition des outardes captives au virus de la maladie de Newcastle (Figure 95) et de l'influenza aviaire sur le site du NARC quelles que soient les valeurs de paramètre (Figure 123 en annexe III). En revanche, les différences de probabilité observées sont moins franches dans certains cas comme entre bulbuls à oreillons blancs et tourterelles maillées pour le virus de la maladie de Newcastle et entre moineaux domestiques et bulbuls à oreillons blancs pour le virus de l'influenza aviaire sur le site du SKHBC-AD (Figure 124 en annexe III). A noter que parmi tous les paramètres évalués, c'est la probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces (p27) qui semble avoir le plus d'importance sur ce classement : fort écart entre espèces lorsque

fixée à sa valeur minimum, recouvrement important lorsque fixée à sa valeur maximum et même inversion du classement dans certains cas (Figure 125 en annexe III).

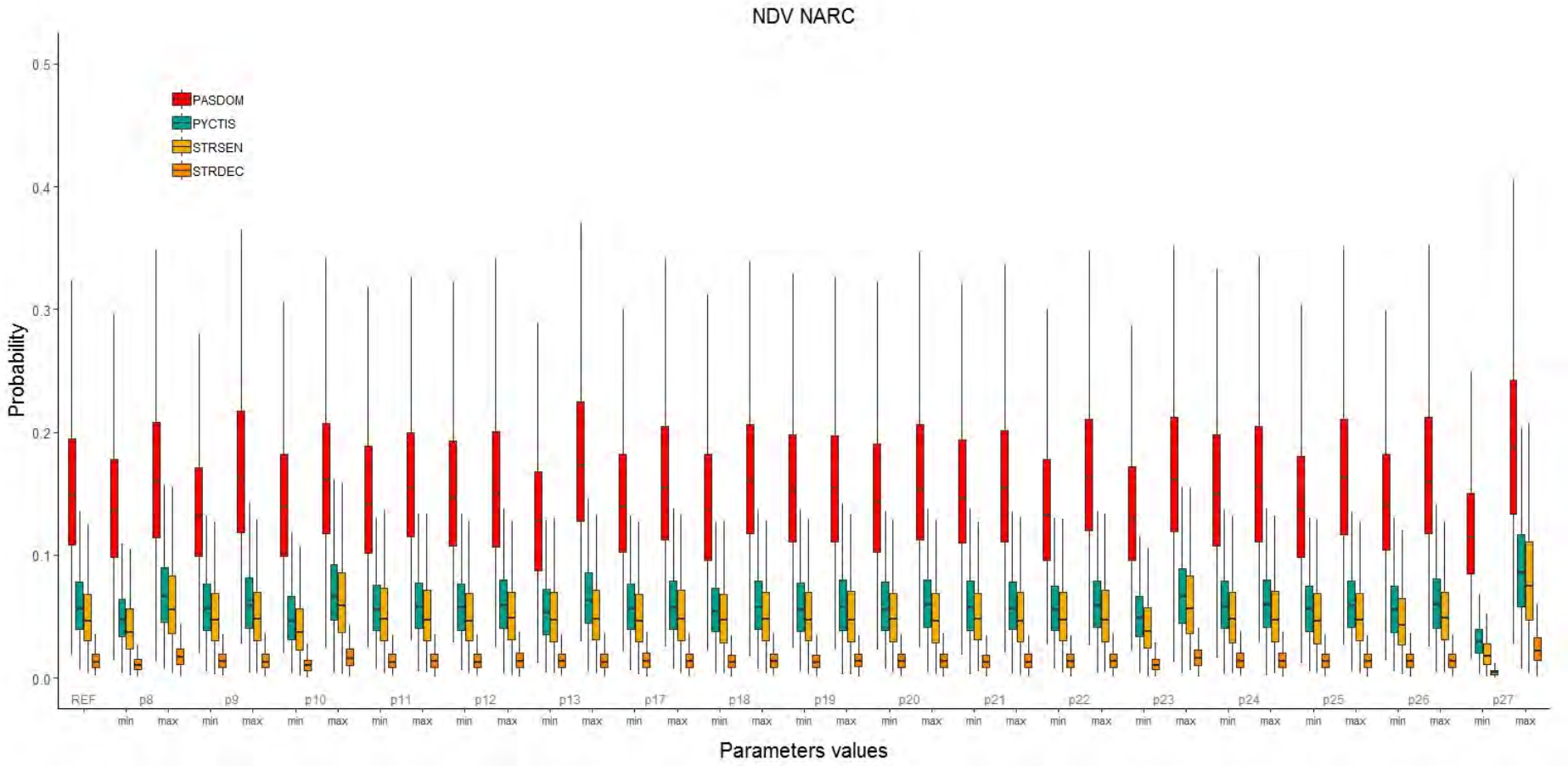



Figure 95. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du NARC avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. PASDOM = Passer domesticus, PYCTIS = Pycnonotus leucotis, STRSEN = Spilopelia senegalensis, STRDEC = Streptopelia decaocto, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes

se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p18 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p19 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p21 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p22 = probabilité qu'au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière, p23 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu'au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau, p26 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment, p27 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

Pour chacune des triades (espèce, virus, site) maximisant le risque d'exposition à chacun des deux virus sur chacun des deux sites, l'analyse de sensibilité suggère que le classement des voies d'exposition selon leur niveau de risque n'était que pas ou très peu modifié lorsque les valeurs des paramètres issus de l'élicitation d'experts sont successivement fixées à leur valeur minimum puis maximum. Ainsi, l'exposition indirecte par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière représente la voie la plus à risque dans la majorité des cas pour les triades Moineau domestique/NDV/NARC (Figure 96) et Moineau domestique/AIV/NARC (Figure 127 en annexe III). Seule exception, lorsque la probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces (p27) est fixée à sa valeur maximum, la voie la plus à risque devient l'exposition indirecte par les fèces d'un oiseau perché sur la volière. Les voies d'exposition secondaires sont dans l'ordre et avec quelques variations, l'exposition indirecte par les plumes d'un oiseau infectieux perché sur une volière et l'exposition directe par les aérosols d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière.

Pour la triade Tourterelle maillée/NDV/SKHBC-AD (Figure 126 en annexe III), la voie la plus à risque reste l'exposition indirecte par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière quelles que soient les valeurs des paramètres. Les voies d'exposition secondaires sont dans l'ordre et avec quelques variations, l'exposition directe par les aérosols d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière et l'exposition indirecte par les plumes d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière.

Enfin, pour la triade Moineau domestique/AIV/SKHBC-AD, la voie la plus à risque est dans la majorité des cas l'exposition indirecte par les fèces d'un oiseau infectieux perché sur une volière (Figure 128 en annexe III). Seule exception, lorsque la probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces (p27) est fixée à sa valeur minimum, la voie la plus à risque devient l'exposition indirecte par les plumes d'un oiseau perché sur la volière. Les voies d'exposition secondaires sont dans l'ordre et avec quelques variations, l'exposition indirecte par les plumes d'un oiseau infectieux perché sur une volière.et l'exposition indirecte par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière.

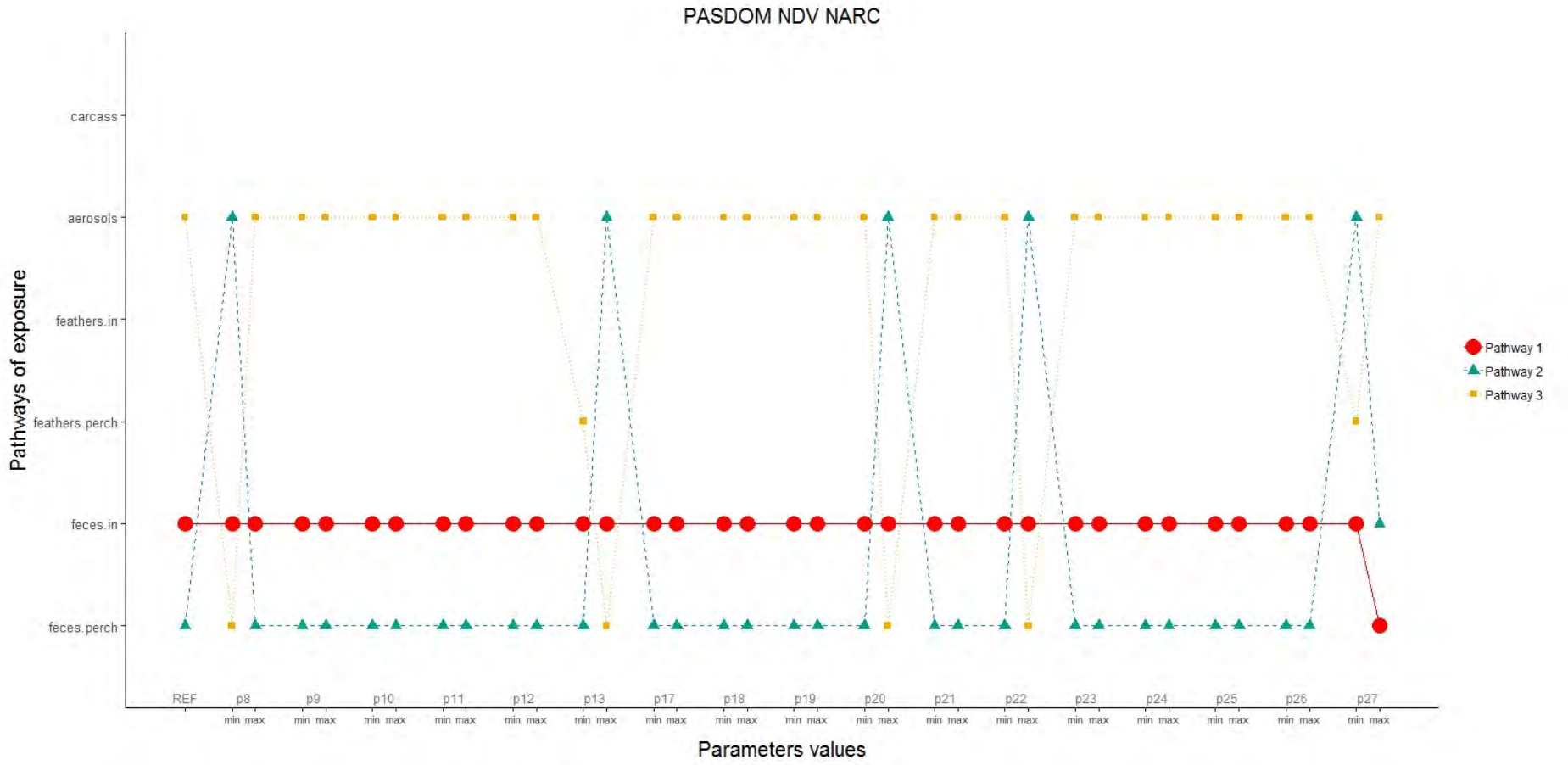



Figure 96. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins oiseau de l'espèce Passer domesticus sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. feces.perch = exposition via les fèces d'un oiseau perché sur la volière, feathers.perch = exposition via les plumes d'un oiseau perché sur la volière, feces.in = exposition via les fèces d'un oiseau entré dans la volière, feathers.in = exposition via les plumes d'un oiseau entré dans la volière, aerosols = exposition via les aérosols d'un oiseau entré dans la volière, carcass = exposition via la carcasse d'un oiseau entré dans la volière, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un

oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p18 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p19 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p21 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p22 = probabilité qu'au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière, p23 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu'au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau, p26 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment, p27 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

De la même façon, au sein de la voie d'exposition par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière et pour chacune des triades maximisant le risque d'exposition à chacun des deux virus, l'analyse de sensibilité suggère que le classement des voies d'exposition selon leur niveau de risque n'est que peu ou pas modifié lorsque les valeurs des paramètres issus de l'élicitation d'experts sont successivement fixées à leur valeur minimum puis maximum.

Ainsi, l'exposition par consommation d'eau contaminée par les fèces d'un oiseau infectieux entré à l'intérieur d'une volière représente la voie la plus à risque dans la majorité des cas pour les couples Moineau domestique/NDV/NARC (Figure 97), Tourterelle maillée/NDV/SKHBC-AD (Figure 129 en annexe III) et Moineau domestique/AIV/NARC (Figure 130 en annexe III). Néanmoins, dans plusieurs cas de figure, la voie la plus à risque devient l'exposition par consommation d'aliment contaminé par les fèces: lorsque la probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau (p17) est fixée à sa valeur minimum ou qu'au contraire la probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment (p18) est fixée à sa valeur maximum et lorsque la probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau (p25) est fixée à sa valeur minimum ou qu'au contraire la probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment (p26) est fixée à sa valeur maximum. Les voies secondaires d'exposition sont dans l'ordre, l'exposition par consommation d'aliment contaminé par les fèces et par consommation de fèces au sol.

Enfin, pour le couple Moineau domestique/AIV/SKHBC-AD, la voie la plus à risque au sein de la voie d'exposition par les fèces d'un oiseau infectieux perché sur une volière est dans la majorité des cas l'exposition indirecte par consommation de fèces au sol volière (Figure 131 en annexe III). Seule exception, lorsque la probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces (p27) est fixée à sa valeur minimum, la voie la plus à risque devient l'exposition par consommation d'aliment contaminé par les fèces. Les voies secondaires d'exposition sont dans l'ordre, l'exposition par consommation d'aliment contaminé par les fèces et par consommation d'eau contaminée par les fèces.

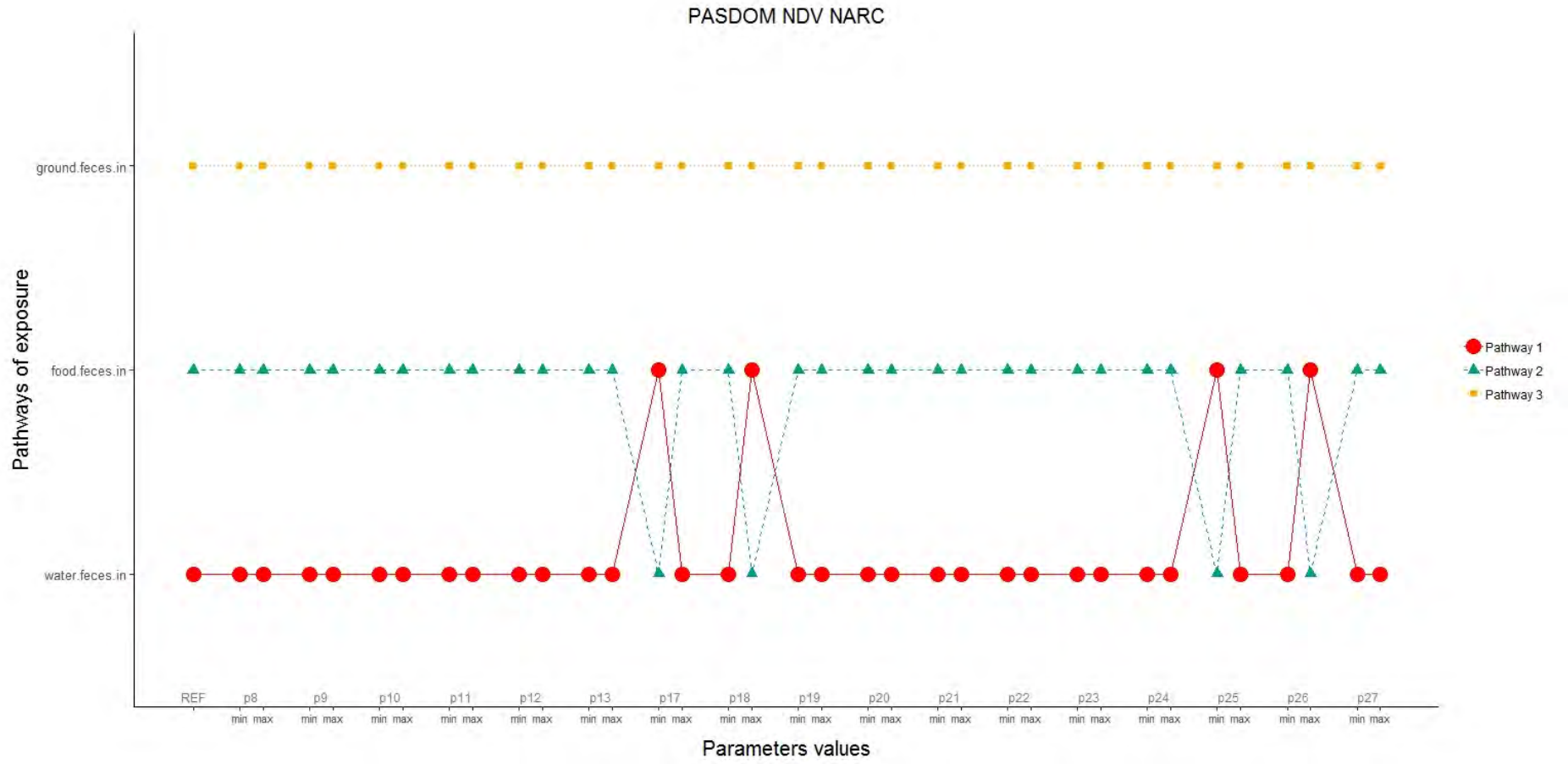



Figure 97. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Passer domesticus entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. water.feces.in = exposition via la consommation d'eau contaminée, food.feces.in = exposition via la consommation d'aliment contaminé, ground.feces.in = exposition via la consommation de fèces au sol, , REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes

et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p18 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p19 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p21 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p22 = probabilité qu'au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière, p23 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu'au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau, p26 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment, p27 = probabilité qu'au moins

# 4. Discussion

L'analyse de risque réalisée dans ce chapitre nous a permis d'estimer le risque de transmission des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle aux outardes captives par les six espèces d'oiseaux sauvages dominantes sur les sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD.

Il ressort de cette analyse que le risque d'exposition est plus élevé pour le virus de la maladie de Newcastle que pour le virus de l'influenza aviaire sur chacun des deux sites et qu'il est plus élevé sur le site du NARC que sur le site du SKHBC-AD pour chacun des deux virus. L'espèce la plus à risque de transmission de chacun des deux virus est le Moineau domestique et l'exposition indirecte par consommation d'eau contaminée via les fèces d'un oiseau infectieux entré dans une volière représente la voie d'exposition la plus à risque pour chacun des deux virus.

Les probabilités d'exposition obtenues dans cette analyse sont comparativement plus élevées que celles rapportées dans d'autres études similaires (380,381). Ceci peut potentiellement s'expliquer par le système d'élevage étudié puisque l'élevage en extérieur est considéré comme un facteur de risque majeur concernant l'exposition aux agents pathogènes (380,386,387).

Comme démontré dans d'autres études similaires, l'exposition indirecte par consommation d'eau contaminée représente la voie la plus à risque. En revanche, le contact direct avec des oiseaux sauvages infectieux ne revêt pas la même importance que celle mise en évidence dans ces même études (380,387), ce qui est surement dû au fait que dans notre système, les outardes sont certes élevées en extérieur mais dans des volières qui les protègent de la majorité des contacts directs.

A noter que les valeurs absolues obtenues dans cette analyse n'ont qu'une significativité relative en ce sens qu'elles sont directement liées à la situation épidémiologique étudiée. En revanche, elles sont très intéressantes pour la gestion sanitaire des élevages faisant l'objet de l'étude en permettant la hiérarchisation des différents niveaux de risque entre virus, espèces, sites et voies d'exposition.

En raison de l'absence d'observations de tourterelles turques à l'intérieur des volières lors des comptages en zone de volières, l'analyse a conclu que le risque de transmission représenté par cette voie pour cette espèce est nul, ce qui peut avoir eu pour conséquence de minimiser le risque global représenté par cette espèce. Ce résultat est à considérer avec précaution car nous ne pouvons pas exclure complètement une présence anecdotique d'individus de cette espèce à l'intérieur des volières qui nous aurait échappée lors de nos comptages. Néanmoins, au vu de sa morphologie et de son comportement, la probabilité qu'une tourterelle turque arrive à entrer à l'intérieur d'une volière abritant des outardes semble minime. Aussi, le risque représenté par cette voie pour cette espèce peut vraisemblablement être considéré comme négligeable.

Les résultats présentés doivent être considérés comme dynamiques puisque certaines des probabilités constitutives du diagramme d'évènement peuvent être sujettes à des variations temporelles. Ainsi, le nombre d'oiseaux d'une espèce donnée présents en zone de volière sur un site un jour particulier varie en fonction de la taille de population globale elle-même variant en fonction du temps avec les phénomènes de recrutement et de dispersion. La probabilité d'infectiosité d'un oiseau d'une espèce donnée sur un site un jour particulier varie aussi en

fonction de la prévalence observée dans la population qui peut elle-même varier en fonction du temps avec par exemple l'arrivée massive d'individus naïfs lors de la saison de reproduction ou en raison d'un passage viral à un moment donné. La prise en compte de ces variations temporelles serait donc un prérequis à une analyse plus poussée. Néanmoins, l'utilisation d'intervalles de confiance pour ces différents paramètres et l'utilisation de scénarios d'effectif présent en zone de volières permet de prendre en compte, au moins partiellement, ces variations temporelles.

Ces résultats doivent ensuite être considérés comme représentatifs d'un virus « moyen » pour les virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle. En effet, certaines études d'infection expérimentale compilées pour extraire les probabilités d'excrétion du virus dans les différentes matrices biologiques font état de variations importantes de l'excrétion en fonction de la souche virale considérée (sous-type, pathogénicité) (195,230,233,235,255,308,383). La prise en compte de la diversité des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle apporterait donc plus de finesse à l'analyse. On peut notamment penser que les probabilités d'excrétion dans les plumes ou dans les organes sont susceptibles de présenter des variations en fonction de la pathogénicité des virus puisque seules les souches hautement pathogènes présentent une réplication systémique alors que les souches faiblement pathogènes sont cantonnées aux tractus respiratoire et digestif.

Dans notre analyse, on peut penser que les données collectées sur le terrain concernent plutôt des virus faiblement pathogènes, du moins pour l'influenza aviaire (absence de signe cliniques, faible viroprévalence, faibles charges virales) (76). Au contraire, beaucoup des données issues de la littérature concernent des virus hautement pathogènes. Enfin, les données issues de l'élicitation des experts sont, elles, extrêmement variables en fonction du champ d'expertise de chacun d'eux. La prise en compte de ces différences pour la réalisation d'une analyse différentielle entre virus faiblement pathogènes et hautement pathogènes semble donc une perspective intéressante. De la même façon, comme l'importance de chaque voie d'excrétion peut varier en fonction de la souche virale considérée, on pourrait envisager une analyse ciblée avec les souches circulantes aux Emirats Arabes Unis.

Ensuite, les charges virales utilisées lors des infections expérimentales sont généralement bien plus fortes que les charges virales auxquelles les animaux peuvent être confrontés naturellement. La charge virale excrétée étant souvent fonction de la charge virale inoculée (191,228,273), cela peut donc nous avoir conduit à surestimer les probabilités d'excrétion en milieu naturel et donc à augmenter artificiellement le risque d'exposition.

Enfin, l'extrapolation des données d'excrétion à des espèces apparentées, bien que nécessaire et inévitable dans notre cas, peut représenter une limite de taille. En effet, certaines études font état de variations importantes de l'excrétion en fonction de l'espèce infectée et ceci même pour des espèces issues de la même famille ou du même genre (193,267,280,282). Les valeurs de probabilité retenues peuvent donc dans certains cas être assez éloignées de la réalité. Néanmoins, l'utilisation d'intervalles de confiance larges pour ces paramètres permet de prendre en compte cette diversité.

L'estimation des probabilités de relargage de virus dans l'environnement des outardes captives et d'exposition des outardes captives par un panel d'expert pose forcément la question de la subjectivité des résultats. Néanmoins, l'analyse de sensibilité suggère qu'une variation des valeurs des paramètres issus de l'élicitation d'opinion d'experts dans l'intervalle

estimé n'a pas d'effet significatif sur le classement des différentes espèces en terme de probabilité d'exposition quotidienne moyenne pour chacun des virus sur chacun des sites. De plus, une variation des valeurs de paramètres ne semble pas non plus avoir d'effet significatif sur le classement des voies d'exposition. Nous pouvons donc être confiants vis-à-vis des intervalles de valeurs estimés via l'élicitation d'opinion d'experts utilisés pour l'analyse de risque.

Pour finir, nous avons choisi de considérer que toute interaction d'une outarde avec une matrice contaminée (ou interaction directe avec un oiseau infectieux) avait pour conséquence l'exposition de cette outarde. Or, on peut penser qu'il aurait été plus réaliste d'introduire une nouvelle probabilité correspondant à probabilité d'exposition suite à l'interaction avec la matrice contaminée puisque cette probabilité aurait surement été inférieure à un. Néanmoins, par soucis de simplicité, nous avons choisi de considérer cette probabilité comme égale à un, ce qui peut donc potentiellement nous avoir conduit à augmenter artificiellement le risque de transmission.

De la même façon, nous avons choisi d'axer notre analyse sur le risque de transmission des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle aux outardes captive et donc d'arrêter notre analyse à l'étape d'exposition d'une outarde. Or, exposition ne signifie pas forcément infection. Dans l'optique d'estimation du risque d'infection des outardes captives, il faudrait prendre en compte d'autres facteurs, comme le statut sanitaire individuel des animaux ou leur statut vaccinal.

Dans notre cas, malgré une probabilité d'exposition élevée, le nombre réel d'outardes captives présentant des signes cliniques potentiellement liés à l'infection par les virus de l'influenza aviaire ou de la maladie de Newcastle est très faible. Ceci peut potentiellement s'expliquer très simplement par l'efficacité de la protection vaccinale contre ces deux virus mise en place dans les deux élevages de l'étude. Néanmoins, cela pourrait aussi s'expliquer par une efficacité limitée des étapes de transmission et d'infection. En effet, on constate que même chez les outardes sentinelles non vaccinées, les cas cliniques sont très rares et la seroprévalence moyenne pour le virus de la maladie de Newcastle est d'environ 10% (cf tableau screening outardes sentinelles) contre près de 19% chez l'avifaune sauvage. Ce résultat tendrait à prouver que, malgré une forte pression d'exposition, la contamination est limitée.

Plusieurs explications sont envisageables (387). Tout d'abord, comme évoqué précédemment, la charge virale excrétée par les espèces cibles de cette étude est peut-être trop faible (et la durée d'excrétion trop courte) pour permettre une réelle infection des outardes captives. L'efficacité des passereaux et des colombidés en tant qu'hôtes relais de l'influenza aviaire a d'ailleurs déjà été questionnée dans de nombreuses études (193,206,241). Ensuite, les conditions environnementales et climatiques du site d'étude étant clairement défavorables à la persistance environnementale des virus considérés (températures élevées, humidité faibles, forte exposition aux UV), on peut émettre l'hypothèse selon laquelle le virus excrété dans l'environnement des outardes ne survit pas assez longtemps pour permettre leur infection (388). On peut aussi envisager potentiellement une réceptivité limitée des outardes pour les souches virales portées par l'avifaune sauvage. Néanmoins, l'existence de souches communes à ces deux compartiments rend cette hypothèse assez peu probable (76). Enfin, dans le cas d'une circulation virale continue, il est possible qu'une immunité de groupe soit présente chez les

outardes captives, les protégeant contre une diffusion massive des souches virales locales et ne donnant au contraire lieu qu'à des cas sporadiques subcliniques (389).

Au final, cette analyse du risque de transmission des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle aux outardes captive par l'avifaune sauvage, bien que perfectible, apporte un éclairage nouveau sur le rôle potentiel des six espèces dominantes des sites d'élevage du NARC et du SKHBC-AD. Les résultats obtenus permettront de fournir les bases d'une stratégie locale de contrôle sanitaire réfléchie et efficace.

Enfin, en dépit de l'incertitude associée à un grand nombre de probabilités, l'arbre d'évènement existe désormais et permet de reproduire à volonté l'analyse en modifiant très facilement les valeurs de scénarios ou de probabilité pour l'adapter à un contexte environnemental ou temporel différent. En cela, il constitue un outil efficace à la disposition des décideurs pour le choix d'une stratégie de gestion sanitaire.



# II. Stratégie de gestion sanitaire du risque de transmission d'agents pathogènes aux outardes en captivité par l'avifaune sauvage

Ce projet de thèse avait pour but final la formulation d'une stratégie de gestion sanitaire du risque de transmission d'agents pathogènes aux outardes captives par l'avifaune sauvage. Grace aux données collectées et aux résultats obtenus, nous sommes maintenant en mesure d'émettre un certain nombre de recommandations en ce sens.

Puisque la prophylaxie médicale est déjà en place pour les outardes captives et qu'elle n'est techniquement et économiquement pas concevable pour les oiseaux sauvages, la gestion sanitaire du risque de transmission d'agents pathogènes aux outardes captives par l'avifaune sauvage passe intuitivement par la réduction des contacts entre oiseaux sauvages et outardes captives. Cet objectif s'articule autour de deux axes complémentaires : la réduction du nombre d'oiseaux sauvages sur les sites d'élevage et la réduction de l'attractivité des outardes captives et des zones de volières, pour les oiseaux sauvages. Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude permettent d'affiner la mise en place de ces deux axes en précisant notamment les espèces (voir même les individus au sein de ces espèces), les périodes et les zones à cibler. Nous allons ici essayer de présenter les différentes options disponibles dans chacun de ces deux axes et d'en discuter les avantages et les inconvénients.

## 1. Réduction des populations d'oiseaux sauvages des sites d'élevage

La solution qui vient le plus rapidement à l'esprit dans un objectif de réduction des populations d'oiseaux sauvages sur les sites d'élevage est l'abattage non sélectif. Malheureusement, elle est loin d'être la plus adaptée (390). En effet, de nombreuses études ont prouvées que, dans le cadre d'une action locale, cette méthode n'avait qu'un effet à court terme et que la réduction de taille de population était rapidement compensée par une augmentation du succès reproducteur, du recrutement et/ou de l'immigration en provenance des populations adjacentes, toutes liées à l'augmentation des ressources et de l'habitat disponible sur les zones dépeuplées (391–393). Qui plus est, ces études ont montré que le recrutement ou l'immigration pouvaient dans certains cas contribuer à l'introduction de nouveaux agents pathogènes en provenance de populations au statut sanitaire inconnu. Enfin, le vide engendré peut potentiellement être comblé par de nouvelles espèces qui peuvent jouer un rôle épidémiologique encore différent et complexifier le schéma épidémiologique.

Dans un contexte d'abattage, la méthode de capture utilisée a aussi une importance majeure. En effet, dans notre cas, la modélisation de la circulation et de la maintenance du virus de la maladie de Newcastle a montré que les individus séronégatifs, c'est-à-dire les individus n'ayant pas rencontré le virus depuis plusieurs mois, avaient une probabilité de recapture supérieure aux individus séropositifs. L'utilisation des pièges en V dans le cadre de l'abattage des oiseaux capturés aurait donc pour conséquence un abattage sélectif des individus « non-infectés » et

donc l'augmentation artificielle de la séroprévalence dans la population totale et donc de la prévalence du virus. L'utilisation d'une méthode absolument non sélective, ou l'utilisation conjointe de plusieurs méthodes sélectives, est donc de rigueur.

Pour toutes ces raisons et en plus de sa totale inadéquation avec l'objectif général de conservation de Reneco, l'abattage non sélectif ne semble donc pas être la solution adéquate. Néanmoins, lutter contre la prolifération de certaines populations, notamment la population de pigeons féraux, par le repérage et la neutralisation des sites de dortoir et des sites de nidification et la destruction régulière des couvées semble être une alternative intéressante.

La deuxième approche pour tenter de réduire le nombre d'oiseaux sur les sites d'élevage passe par la réduction drastique des ressources et de l'habitat mis à disposition dans le but de provoquer une diminution de la survie et du succès reproducteur des populations locales et une diminution de l'attractivité des sites pour les populations recrutantes et les populations migratrices. La réduction des ressources pourrait passer notamment par une gestion méticuleuse de l'irrigation (diminution globale, décalage dans le temps hors période d'activité des oiseaux, limitation des fuites) et des déchets des activités humaines (déchets alimentaires issus des restaurants) et d'élevage (déchets issus des unités de production d'insectes et restes alimentaires des outardes). La réduction de l'habitat disponible pourrait passer dans un premier temps par la neutralisation des sites de nidifications rattachés aux bâtiments (comblement des anfractuosités, fermeture des bouches d'aération, gouttières, etc.). L'installation de dispositifs anti-oiseaux (pics) peut aussi être envisagée dans les zones les plus sensibles.

La réduction de la végétation présente sur les sites pourrait aussi entrer dans ce cadre mais l'effet induit est à l'heure actuelle peu prévisible. Les différences marquées en termes de végétation (espèces végétales, distribution des zones végétalisées, densité de la couverture végétale) entre les deux sites sont susceptibles d'expliquer les différences observées de distribution des oiseaux sauvages. Ainsi, il existe potentiellement des niches écologiques spécifiques à chaque site, qui induisent des différences de structure des communautés d'oiseaux sauvages et du comportement des espèces. Une analyse détaillée des différences de couverture végétale et des variations demographiques associées permettrait d'identifier les formations végétales les plus « à risque » en vue de leur élimination.

Dans notre cas, l'analyse statistique des données de comptage en zones de volières a montré que plus d'oiseaux étaient présents en zones de volières sur le site du NARC que sur le site du SKHBC-AD. Si on considére l'hypothèse selon laquelle la végétation du SKHBC-AD fournit assez de ressources aux oiseaux sauvages pour que ceux-ci n'éprouvent pas le besoin de recherche alimentaire en zone de volières alors on peut penser qu'une diminution du couvert végétal provoquerait l'effet inverse de celui souhaité, c'est-à-dire une augmentation du nombre d'oiseaux sauvages en zones de volières. Ce raisonnement souligne l'importance de l'analyse détaillée évoquée ci-dessus mais aussi la nécessité d'actions complémentaires et simultanées. La suppression d'une ressource (végétation) doit s'accompagner de la suppression de la ressource alternative (volières).

Au final, il s'avère que plusieurs actions sont possibles pour réduire le nombre d'oiseaux sauvages sur les sites d'élevage, notamment des actions destinées à limiter la disponibilité des ressources et de l'habitat, mais ces actions nécessitent toutes des changements conséquents et un suivi régulier. En parallèle, il convient aussi de mettre en place des mesures de réduction de l'attractivité des zones de volières pour les oiseaux sauvages.

## 2. Réduction de l'attractivité des zones de volières pour les oiseaux sauvages des sites d'élevage

Puisque d'après l'analyse statistique des données de comptage en zones de volières, la proximité avec la végétation semble être un facteur déterminant de la présence d'oiseaux, on pourrait envisager l'éloignement des zones de volières de tout couvert végétal. Néanmoins, en plus de la difficulté technique que cette solution représente, les résultats sont là aussi peu prévisibles (394). On peut en effet penser que si les zones de volières ont été identifiées comme des sources fiables de nourriture par une certaine partie de la population d'oiseaux sauvages, ces mêmes oiseaux ne cesseront pas de les visiter si elles s'éloignent de quelques centaines de mètres. Pour espérer un résultat positif, il faudrait envisager un éloignement conséquent qui poserait des problèmes logistiques et qui, à la lumière des données de mouvements extérieurs, n'aurait probablement pas l'effet escompté.

De la même façon, l'organisation des volières semble jouer un rôle dans le nombre d'oiseaux présents puisque plus d'oiseaux sont observés dans les zones internes des zones de volières, plus calmes, par rapport aux zones externes, plus exposées au passage de personnel et aux aléas climatiques. On pourrait donc envisager la réorganisation complète des zones de volières de façon à exposer le maximum de volières. Néanmoins, en plus de la difficulté technique et de l'imprévisibilité des résultats évoqués ci-dessus, cette réorganisation des zones de volières pourrait aussi avoir un impact négatif sur les outardes captives. En effet, les volières les plus externes, en raison de leur exposition aux aléas climatiques, sont aussi celles où la prévalence de certaines affections comme la silicose est la plus importante. De même, la présence humaine dans ces zones pourrait provoquer une augmentation de l'habituation des outardes à l'Homme et réduire possiblement leur chance de survie après relâché.

L'utilisation de dispositifs d'effarouchement (rapaces apprivoisés ou leurres, diffusion de cris de détresse ou de prédateurs, canons à gaz, feux d'artifice, dispositifs odorants), comme cela est fait couramment dans les structures d'élevage conventionnelles (395) est absolument inenvisageable dans notre cas puisque les oiseaux élevés sont destinés à être relâchés en milieu sauvage. Ils ne doivent donc en aucun cas être soumis à des stimuli artificiels, notamment la présence répétée de prédateurs potentiels ou de leurs cris qui pourrait interférer avec leur comportement naturel d'évitement et diminuer fortement leurs chances de survie en milieu naturel. Qui plus est, ces méthodes ont toutes montré une efficacité limitée sur le long terme à cause d'un phénomène d'habituation.

Au final, ces trois premières propositions ont donc assez peu d'intérêt dans notre cas. Il apparait donc plus judicieux de se tourner vers des changements plus légers des infrastructures et des méthodes d'élevage existantes.

Dans un premier temps, il faut s'attacher à améliorer l'étanchéité des volières existantes qui est pour l'instant loin d'être optimale. Les défaut d'étanchéité au niveau des portes, les brèches dans les filets, etc. sont autant de voies d'entrée pour les oiseaux sauvages qui doivent être repérées et réparées le plus rapidement et régulièrement possible. Une étanchéité absolue vis-à-vis des oiseaux sauvages doit devenir l'objectif pour chaque volière extérieure, notamment lorsqu'elle abrite des outardes destinées à la reproduction. Malgré tout, même une étanchéité

optimale n'empêchera pas les contacts indirects entre outardes et oiseaux sauvages *via* les fientes des oiseaux sauvages perchés sur les volières.

Ensuite, en considèrant que la motivation première des oiseaux présents en zones de volières est la recherche alimentaire (eau et nourriture), les mesures s'attaquant directement à la disponibilité de ces ressources apparaissent les plus réalistes, les moins coûteuses et les plus pérennes. Il faut ainsi opérer certains changements dans la distribution de l'eau et de la nourriture aux outardes en captivité afin que la recherche alimentaire ne soit plus un motif de présence en zones de volières pour les oiseaux sauvages. Tout d'abord, les vers de farine, comme le reste de la nourriture, doivent être distribués à l'intérieur des volières et non plus à travers les mailles du filet où un certain nombre d'entre eux restent accrochés pour le plus grand bonheur des oiseaux sauvages. Ensuite, toute source potentielle de nourriture pour les oiseaux sauvages doit être éliminée : les contenants d'aliment doivent être maintenus fermés lors de la distribution, les déchets d'aliments de la veille doivent être collectés et éliminés, les aliments renversés lors de la distribution doivent être ramassés et éliminés, etc. Cela est aussi valable pour les stocks d'aliment qui doivent être hors d'atteinte des oiseaux sauvages. Enfin, le nourrissage des outardes *free-range* qui déambulent parfois en zones de volières doit absolument être découragé et ces oiseaux doivent être systématiquement capturés et déplacés.

Il faut aussi chercher à minimiser les probabilités de contamination de l'eau et de l'aliment destinées aux outardes par les oiseaux sauvages. Cela passe tout d'abord par le positionnement des gamelles d'eau et des tas d'aliment dans les volières de façon à ce qu'ils ne soient pas à la verticale des zones utilisées comme perchoirs par les oiseaux sauvages, notamment les arceaux métalliques formant la structure des volières. On peut aussi envisager de changer les gamelles d'eau utilisées pour des modèles qui minimisent les probabilités de contamination par les fèces ou les plumes d'oiseaux sauvages, de type abreuvoir en cloche.

Dans la même optique, en cas d'introduction d'oiseaux sauvages à l'intérieur d'une volière, il faut à tout prix minimiser le contact entre ces oiseaux et les outardes de la volière et donc procéder au retrait de ces animaux dans les plus bref délais. De la même manière, lorsque le cas se présente, les carcasses d'oiseaux sauvages morts à l'intérieur des volières doivent être retirées le plus rapidement possible.

Nous pensons que ces quelques recommandations devraient permettre de faire baisser drastiquement l'attractivité des zones de volières pour les oiseaux sauvages. Couplées aux recommandations pour la réduction du nombre d'oiseaux sur les sites d'élevage, elles devraient permettre de limiter fortement les contacts entre avifaune sauvage et outardes captives et donc le risque de transmission d'agents pathogènes.

## 3. Surveillance sanitaire des populations d'oiseaux sauvages des sites d'élevage

En plus des mesures de réduction des contacts entre avifaune sauvage et outardes captives, il serait intéressant de remettre en place sur les sites d'élevage une stratégie de surveillance sanitaire destinée à détecter le plus précocement possible tout épisode épizootique dans le compartiment sauvage. Cette surveillance pourrait par exemple prendre la forme d'une collecte régulière des carcasses d'oiseaux sauvages associée à un criblage régulier d'un petit nombre d'échantillons.

La collecte régulière des carcasses permettrait de détecter toute augmentation suspecte de la mortalité tandis que le criblage régulier permettrait de connaitre le niveau de circulation basal de différents pathogènes d'intérêt et de détecter toute augmentation suspecte de prévalence. Ces mesures, déjà toutes deux expérimentées par le passé, pourraient être grandement améliorées grâce aux résultats obtenus dans cette étude, notamment par le ciblage d'espèce spécifiques (par exemple moineaux domestiques pour l'influenza aviaire et tourterelles turques pour la maladie de Newcastle) et la définition d'une taille d'échantillon adaptée aux prévalences attendues.

A titre d'exemple, le criblage 5 pools de 5 écouvillons trachéaux et cloacaux issus de moineaux domestiques et de tourterelles turques capturés chaque mois sur chacun des deux sites du NARC et du SKHBC-AD contre les agents pathogènes d'intérêt majeur à l'aide de kits de PCR quantitative commerciaux permettrait une surveillance sanitaire efficace.

Pour finir, il convient de rappeler que les contacts avec l'avifaune sauvage ne représentent très probablement qu'une infime partie du risque global d'introduction et de transmission d'agents pathogènes aux outardes captives, la majorité du risque étant vraisemblablement représentée dans notre cas par les mouvements de personnel, de matériel et d'intrants (396). Les mesures de biosécurité en place doivent donc être confortées et améliorées le cas échéant.

# Conclusions et Perspectives

# Résultats et réponses à la problématique

Dans cette étude, différentes approches ont été combinées afin d'obtenir une représentation globale du rôle épidémiologique des oiseaux péridomestiques dans la circulation et la transmission des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle au sein des élevages d'outardes. Dans un premier temps, nous nous sommes attachés à décrire les communautés d'oiseaux sauvages présentes sur les sites d'élevages et dans l'environnement proche, afin notamment d'en apprécier la richesse et la densité mais aussi d'en identifier les espèces dominantes. Dans le même temps, nous avons essayé de décrire les mouvements de ces espèces dominantes entre les sites d'élevage et les sites avoisinants, afin de caractériser les échanges entre ces différentes entités. Parallèlement, nous avons consacré une attention toute particulière à la description des mouvements des espèces dominantes à l'intérieur des sites d'élevage, notamment dans les zones de volières extérieures, et de leurs contacts avec les outardes captives. Dans un second temps, nous avons cherché à évaluer la prévalence des virus étudiés au sein des populations des espèces dominantes et à analyser leur dynamique au sein des sites d'élevage. Enfin, en croisant toutes les données obtenues, nous avons analysé le risque épidémiologique représenté par les espèces dominantes pour les outardes captives en termes d'introduction et de transmission des deux virus étudiés.

L'étude des communautés d'oiseaux sauvages sur les deux sites d'élevage et sur les sites anthropisés environnants a montré que les deux sites d'élevage hébergeaient des communautés abondantes composées d'une grande variété d'espèces résidentes et migratrices. Malgré quelques légères différences, les sites environnants présentent dans l'ensemble des communautés assez identiques. A l'aide de plusieurs méthodes (capture et comptages), 86 espèces différentes ont été identifiées sur la zone d'étude, soit 18,3% des 464 espèces recensées aux Emirats Arabes Unis (https://www.uaebirding.com/bird-checklists). Parmi ces 86 espèces, six d'entre elles ont été identifiées comme dominantes, à la fois sur les sites d'élevage et sur les sites environnants et ont été ciblées dans la suite de notre étude. Il s'agit de deux espèces de passereaux, le Moineau domestique et le Bulbul à oreillons blancs, de trois espèces de colombidés, la Tourterelle maillée, la Tourterelle turque et le Pigeon biset domestique, et d'une espèce de galliformes, le Francolin gris. Grace aux données obtenues avec un protocole de capture-marquage-recapture, des estimations de taille de population pour ces six espèces ont pu être calculées. Elles ont mis en évidence une densité d'individus tout à fait inhabituelle, atteignant des valeurs très élevées pour certaines espèces (plus de 11000 moineaux domestiques sur le SKHBC-AD). Ces estimations sont plus élevées pour les populations du SKHBC-AD que pour celles du NARC. Dans l'ensemble, ces résultats confirment que les structures d'élevage attirent et concentrent l'avifaune sauvage, notamment dans un contexte environnemental aride où la concentration artificielle des ressources provoque un « effet oasis » (72).

L'étude des mouvements extérieurs de ces espèces cibles a apporté des résultats assez inattendus. Parmi les oiseaux équipés de transpondeurs seul le mouvement d'un oiseau vers l'extérieur du site de capture a été détecté. D'une manière générale, les oiseaux ne semblent pas se déplacer d'un site d'élevage d'outardes à l'autre en utilisant les corridors végétalisés en bordure de route comme nous en avions fait l'hypothèse ou en coupant droit à travers les dunes. Dans un premier temps, ces résultats nous ont amené à penser que les oiseaux présents sur les

sites d'élevage ne se déplaçaient pas forcément à l'extérieur de ceux-ci, trouvant sur place de quoi subvenir à tous leurs besoins. Mais d'autres résultats ont permis d'infirmer cette hypothèse. Tout d'abord, l'utilisation des bagues colorées a permis de mettre en évidence un cas de déplacement entre les deux sites d'élevage (une tourterelle maillée partie du NARC vers le SKHBC-AD). Ensuite, chose plus importante encore, plusieurs cas de déplacements vers des sites environnants (des pigeons biset partis du NARC en direction d'enclos à bétail) ont été mis en évidence.

Pour analyser ces déplacements plus en détail, nous avons mis en place un suivi VHF d'une cohorte d'individus de cinq des six espèces dominantes sur le site du NARC. Ce suivi a apporté des résultats particulièrement intéressants. Si certains individus se cantonnent effectivement au site d'élevage, d'autres au contraire effectuent des aller-retours fréquents entre le site d'élevage et les sites environnants. En revanche, aucun échange entre les sites d'élevage n'a été mis en évidence, tous les individus en mouvement se déplaçant uniquement en direction des sites environnants au nord du NARC directement à travers les dunes. Cette absence observée d'échanges entre les sites d'élevage reste inexpliquée et mériterait une analyse détaillée. Notre hypothèse est pour l'instant que les sites visités ont été identifiés comme une source fiable de nourriture par certains individus qui « sautent » d'une oasis (les sites d'élevage) à une autre (sites environnants) au gré de leur recherche alimentaire.

Au final, les oiseaux se déplacent donc bien en dehors des sites mais pas de la manière dont nous le pensions, préférant couper à travers les dunes plutôt que de suivre les corridors végétalisés et se dirigeant vers certains sites environnants plutôt que vers le site d'élevage d'outardes voisin, quitte à parcourir de plus longues distances. Le fait que ces déplacements s'effectuent dans une seule direction et sans dispersion progressive *via* les corridors végétalisés est probablement le resultat d'une transmission culturelle, frequente notamment chez les moineaux domestiques (397,398).

L'étude des mouvements intérieurs des espèces cibles et de leurs contacts avec les outardes en captivité a là encore amené des résultats intéressants. Tout d'abord, les comptages et la détection des oiseaux équipés de transpondeurs ont mis en évidence une fréquentation des zones de volières généralement assez faible en comparaison des densités observées sur le reste des sites, avec néanmoins une grosse différence entre le NARC et le SKHBC-AD où la fréquentation de ces zones est divisée par deux. Pour expliquer cette différence, nous avons émis l'hypothèse d'une différence de couverture végétale et de nourriture disponible entre les sites, le SKHBC-AD étant bien plus végétalisé que le NARC. La richesse spécifique au sein des volières est elle aussi assez faible et trois espèces cibles, le Moineau domestique, le Bulbul à oreillons blancs et la Tourterelle maillée, sont très largement surreprésentées. De plus, la détection des transpondeurs a permis de mettre en évidence que seule une minorité des individus équipés (1,2%) évolue dans cet environnement. En termes de temporalité, la majorité des oiseaux ont été observés en matinée, ce qui coïncide avec la période de recherche de nourriture classique des oiseaux diurnes (lever du soleil). Chose intéressante, nous avons noté un pic de présence entre neuf et dix heures. Ce pic coïncidant avec la distribution d'aliment aux outardes captives, nous avons émis l'hypothèse que ce pic est lié à un afflux d'oiseaux venus pour se nourrir de l'aliment distribué aux outardes, phénomène que nous avons pu observer sur le terrain à de multiples reprises.

Le travail de modélisation réalisé à partir des données de comptage a apporté un éclairage sur les facteurs temporels et environnementaux qui influencent le nombre d'oiseaux observés en zone de volières. De manière générale, le nombre d'oiseaux est significativement plus important sur le site du NARC et entre neuf et dix heures du matin. Ce nombre diminue significativement avec l'augmentation de la distance à la végétation.

Concernant les contacts entre oiseaux sauvages et outardes en captivité, nous avons réussi à mettre en évidence certaines tendances. Plus d'un quart des oiseaux observés en zone de volières ont été observés en contact indirect (perchés sur les volières) ou direct (dans les volières) avec les outardes captives, ce qui semble corroborer l'hypothèse selon laquelle les oiseaux sauvages se rendent en zones de volières pour se nourrir. Les contacts ont lieu majoritairement le matin, avec un pic entre huit et neuf heures. Comme pour les oiseaux observés, la majorité des contacts implique les deux espèces de passereaux et la Tourterelle maillée. Les contacts directs sont presque uniquement le fait des moineaux domestiques, en lien avec un avantage morphologique et comportemental évident de par leur aptitude à vivre à proximité de l'Homme et à utiliser ses infrastructures grâce à leur taille réduite leur permettant d'utiliser la moindre brèche.

En conclusion, bien que les zones de volières ne semblent pas constituer un habitat très favorable en terme de ressources pour beaucoup d'oiseaux, certaines espèces cibles, et notamment certains individus au sein de ces espèces, semblent réussir à en tirer profit. La temporalité de leur présence est de manière générale dictée par la disponibilité de nourriture. De la même façon, les contacts avec les outardes captives sont assez fréquents et majoritairement le fait de certaines espèces.

L'étude de la prévalence et de la diversité des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle chez les espèces cibles s'est avérée riche d'enseignements. Utilisant à la fois des approches virologique et sérologique, nous avons mis en évidence une très faible circulation du virus de l'influenza aviaire, et ce principalement chez le Moineau domestique et la Tourterelle turque. Au contraire, nous avons mis en évidence une circulation assez forte du virus de la maladie de Newcastle, particulièrement chez les deux espèces de tourterelles et chez le Francolin gris. A partir des séquences virales obtenues, nous avons pu identifier plusieurs génotypes circulants chez les espèces cibles dont certains s'avèrent identiques aux génotypes identifiés chez les outardes captives des sites d'élevage.

L'utilisation couplée des données sérologiques et des données de capture-marquage-recapture *via* la construction d'un modèle multi-évènements nous a permis d'analyser plus en détails la circulation du virus de la maladie de Newcastle chez les espèces cibles et d'identifier les facteurs qui l'influencent. Ainsi, la probabilité d'être séropositif est significativement influencée par l'espèce considérée (maximum chez le Francolin gris), par l'âge des individus (supérieure chez les adultes) et par l'année d'échantillonnage (supérieure en 2017). La séroconversion est elle aussi significativement influencée par l'espèce considérée et l'année d'échantillonnage.

Au travers de ces résultats, nous avons pu confirmer la circulation des deux virus dans le compartiment sauvage et formuler des hypothèses quant au rôle épidémiologique des différentes populations cibles. Ainsi, pigeons, tourterelles et francolins semblent constituer une communauté de maintenance pour le virus de la maladie de Newcastle sur les sites.

Enfin, en combinant les résultats obtenus dans les différents axes de recherche, nous avons pu mener à bien l'analyse du risque d'exposition représenté par chacune des espèces cibles pour les outardes captives et proposer une stratégie de gestion sanitaire de ce risque.

Cette analyse a montré que l'espèce la plus à risque d'exposition au virus de l'influenza aviaire est le Moineau domestique tandis que l'espèce la plus à risque d'exposition au virus de la maladie de Newcastle est la Tourterelle maillée. La voie d'exposition la plus à risque est la même pour les deux virus : l'exposition indirecte par consommation d'eau contaminée *via* les fèces d'un oiseau infectieux entré dans une volière. Enfin, le site le plus à risque est là aussi le même pour les deux virus, il s'agit du SKHBC-AD.

En nous appuyant sur les résultats de cette analyse, nous avons proposé plusieurs mesures de gestion sanitaire destinées à limiter le risque de transmission d'agents pathogènes aux outardes captives par l'avifaune sauvage. Ces mesures s'articulent tout d'abord autour de la limitation de la prolifération des populations d'oiseaux sur les sites d'élevage avec notamment la réduction des ressources disponibles et la réduction de certaines populations. Elles passent ensuite par la limitation de l'attractivité des structures d'élevage pour les oiseaux sauvages grâce à l'amélioration de l'étanchéité des bâtiments et des volières extérieures et à certains changements dans les pratiques d'élevage, notamment en termes de distribution d'eau et de nourriture aux outardes captives. Enfin, ces mesures incluent une surveillance sanitaire passive et active de l'avifaune. La complémentarité, la simultanéité et la pérennité des mesures mises en place est d'une importance capitale afin de garantir l'efficacité globale et durable de la stratégie de gestion sanitaire. L'efficacité de la stratégie mise en place devra aussi être régulièrement évaluée afin de d'adapter les mesures de gestion en conséquence.

# Originalité de l'étude

Par le choix d'un contexte particulier (environnement aride, effet oasis), d'un modèle peu étudié (oiseaux péridomestiques) et d'une approche multiaxiale et multi-méthodologique, cette étude apporte à la fois des éléments méthodologiques intéressants et des résultats originaux.

Premier point, et peut être le plus important, cette étude s'est attachée à couvrir toutes, sinon la plupart, des différentes composantes d'un schéma épidémiologique global. Ainsi, nous avons d'abord cherché à décrire les communautés d'oiseaux en présence et à identifier les espèces dominantes puis ensuite à décrire leurs déplacements à la fois dans l'environnement proche et plus lointain, à décrire leurs contacts avec les outardes captives et enfin à estimer la circulation et la diversité des agents pathogènes en leur sein. Cette approche multiaxiale a encore été renforcée par l'utilisation conjointe de différentes méthodes d'analyse au sein de chaque axe.

Ensuite, le modèle d'étude lui-même est largement original. Premièrement, le contexte environnemental, un environnement semi-désertique, influe fortement sur la présence ou plutôt l'absence des hôtes de maintenance classiques des virus étudiés, ce qui implique une importance potentiellement accrue des espèces relais dans le schéma épidémiologique. Ensuite, la concentration artificielle des ressources *via* l'irrigation et l'attraction qu'elle engendre par « effet oasis » provoque une concentration d'avifaune sauvage exceptionnelle, possiblement à l'origine d'une circulation virale et d'une pression d'infection accrues.

Deuxièmement, le choix d'une espèce d'intérêt, l'Outarde houbara, dont la biologie est largement moins connue que ne l'est celle des principales espèces de volailles mais dont les enjeux de conservation sont majeurs, implique une gestion sanitaire originale (connaissances parcellaires des agents pathogènes et des affections, animaux à haute valeur génétique, absence d'adaptation à la captivité par absence de sélection génétique, contact renforcé avec l'environnement extérieur, possible dissémination d'agents pathogènes par translocation, médecine individuelle, élevage intensif). De même, la majorité des espèces ciblées dans cette étude ne font pas partie des espèces classiquement échantillonnées lors des études épidémiologiques consacrées aux virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle et les données obtenues viennent compléter le peu de données disponibles pour ces espèces.

Enfin, l'originalité de cette étude réside dans les moyens mis en œuvre pour répondre à la problématique posée, moyens qui reflètent les efforts mis en œuvre par Reneco et l'IFHC pour la conservation de l'Outarde houbara et dont bénéficient de nombreuses études menées en parallèle.

Le suivi des populations a été réalisé au cours des deux premières années de l'étude. Près de 4800 oiseaux de 56 espèces différentes ont été capturés au cours de plus de 230 évènements de capture, donnant lieu à la collecte de près de 4700 écouvillons et plus de 4000 échantillons de sang. Parmi ces oiseaux, plus de 4400 ont été équipés de transpondeurs dont la détection a été menée pendant plus 75 jours, donnant lieu au tri de plusieurs dizaines de milliers de photos issues des pièges-photos déployés. Plus de 5100 oiseaux de 45 espèces différentes ont été observés sur les sites environnants en quelques 10 heures de comptage. Il aura fallu 128 heures pour en recenser environ 1900 de 20 espèces différentes en zone de volières. Dix-sept émetteurs VHF ont été déployés et suivis pendant plus d'un mois. Le traitement des échantillons, l'analyse des données et la valorisation des résultats ont eux monopolisé les deux années suivantes.

Néanmoins, en dépit de cette originalité, nous pensons que les résultats obtenus dans cette étude et encore d'avantage la méthodologie utilisée peuvent être largement extrapolés à des contextes environnementaux et des modèles épidémiologiques différents. Nous espérons donc que cette étude contribuera d'une manière plus générale à la compréhension des mécanismes épidémiologiques qui sous-tendent la circulation d'agents infectieux à l'interface faune sauvage – faune captive.

# Perspectives

Malgré tous les efforts mis en œuvre dans cette étude, l'analyse de risque réalisée reste imparfaite du fait de l'imprécision de certaines probabilités. Préciser ces probabilités permettrait d'améliorer le niveau de confiance accordé aux résultats de l'analyse.

Ainsi, il faudrait tout d'abord améliorer la précision des estimations de taille de populations des espèces dominantes sur les sites d'élevage et de la proportion de ces populations présente en zones de volières afin d'optimiser les scénarios d'effectifs présents en zones de volières.

Cela passerait par une amélioration du protocole de capture-marquage-recapture notamment *via* un effort plus intense et plus long et un protocole plus standardisé (position et méthodes de capture).

Ensuite, il serait intéressant de baser entièrement cette analyse de risque sur des données issues des espèces d'oiseaux et des souches virales effectivement rencontrées dans notre contexte épidémiologique. En l'absence de littérature dédiée, cela implique la réalisation d'infections expérimentales, très lourdes à mettre en place en pratique. Malheureusement, ce serait l'unique méthode susceptible de nous fournir des données précises concernant les voies d'excrétion chez chacune des espèces et chacune des souches virales d'intérêt.

Enfin, il est toujours possible d'améliorer la précision des probabilités associées aux différents évènements aboutissant à l'exposition des outardes captives. Cela passerait par l'élargissement du panel d'experts en augmentant leur nombre et en diversifiant leurs champs d'expertise mais aussi par la prise en compte des différences potentielles entre souches faiblement et hautement pathogènes en soumettant des questionnaires distincts.

De manière générale, il serait toujours intéressant de compléter et d'améliorer le travail de terrain déjà réalisé pour enrichir et valider les résultats obtenus.

Cela passerait entre autre par la réalisation d'un suivi VHF sur SKHBC-AD comme évoqué précédemment, mais aussi peut être par l'augmentation de l'effectif d'oiseaux équipés et par l'inclusion des francolins gris, espèce que nous avions choisi de ne pas inclure de par son écologie d'oiseau marcheur mais qui pourrait se révéler moins sédentaire que prévu. Cela pourrait aussi prendre la forme d'un suivi GPS en vue d'améliorer la résolution spatiale et temporelle de l'analyse des mouvements des espèces cibles. Pour l'instant, ce suivi GPS n'est techniquement réalisable que sur des oiseaux d'un gabarit moyen, comme les pigeons ou les francolins. Dans un futur proche, il devrait aussi être réalisable sur des oiseaux de petit gabarit, tels que les passereaux. Enfin, on pourrait envisager de déployer des points de détection de transpondeurs sur les sites environnants afin d'enregistrer les éventuels déplacements d'oiseaux équippés.

Comme évoqué dans la partie consacrée à l'étude des prévalences et de la diversité des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle, nous n'avons pas réussi à identifier la communauté de maintenance du virus du l'influenza aviaire. Il conviendrait donc de cribler d'autres échantillons, en provenance d'autres espèces, notamment les populations locales d'oiseaux d'eau et les élevages de volailles. Dans la même veine, il serait très intéressant de pouvoir échantillonner les espèces cibles sur tous ou certains des sites environnants sur lesquels nous avons réalisé les comptages. Cela permettrait de comparer les prévalences et les souches circulantes avec celles obtenues sur les sites d'élevage. Le risque sanitaire mis en évidence dans cette étude devrait permettre de soutenir cette démarche auprès des autorités sanitaires locales.

Ensuite, dans le but d'objectiver le sens de la transmission des deux virus d'intérêt (*spill-over* outardes – espèces cibles ou *spill-back* espèces cibles – outardes), il serait intéressant de réaliser des analyses de type horloge moléculaire. Ces analyses permettraient de visualiser l'évolution des souches virales et donc de mettre en évidence les évènements d'introduction et le sens de circulation entre les différents compartiments.

Ces analyses n'ont malheureusement pas pu être réalisées dans le cadre de cette étude car elles requièrent des séquences moléculaires de meilleure qualité et de plus grande taille que celle obtenues.

Enfin, cette étude doit être élargie à d'autres agents pathogènes d'intérêt tels que des virus (West Nile, Usutu, avipoxvirus, herpesvirus, etc.), des bactéries (*Salmonella* sp., *E. coli*, *Mycobacterium* sp., etc.) ou des mycoplasmes (*Mycoplasma gallisepticum*, *M. synovi*ae, etc.) qui peuvent représenter un enjeu sanitaire pour les élevages conservatoires d'outardes houbara et plus généralement pour la biosécurité des élevages avicoles.



# Références

1. Woolhouse M, Gaunt E. Ecological Origins of Novel Human Pathogens. Critical Reviews in Microbiology. 2007 Jan;33(4):231–42.

2. Jones KE, Patel NG, Levy MA, Storeygard A, Balk D, Gittleman JL, et al. Global trends in emerging infectious diseases. Nature. 2008 Feb;451(7181):990–3.

3. McArthur DB. Emerging Infectious Diseases. Nursing Clinics of North America. 2019 Jun;54(2):297–311.

4. Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD. Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. Acta Tropica. 2001 Feb;78(2):103–16.

5. Dobson A, Foufopoulos J. Emerging infectious pathogens of wildlife. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2001 Jul 29;356(1411):1001–12.

6. Scherer A, Scherer J, Petry M, Sander M. Occurrence and interaction of wild birds at poultry houses in southern Brazil. Rev Sci Tech OIE. 2011;19(1):74–9.

7. Harvell CD. Climate Warming and Disease Risks for Terrestrial and Marine Biota. Science. 2002 Jun 21;296(5576):2158–62.

8. Karesh WB, Dobson A, Lloyd-Smith JO, Lubroth J, Dixon MA, Bennett M, et al. Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. The Lancet. 2012 Dec;380(9857):1936–45.

9. Jones BA, Grace D, Kock R, Alonso S, Rushton J, Said MY, et al. Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013 May 21;110(21):8399–404.

10. McMahon BJ, Morand S, Gray JS. Ecosystem change and zoonoses in the Anthropocene. Zoonoses and Public Health. 2018 Nov;65(7):755–65.

11. Bengis RG, Leighton FA, Fischer JR, Artois M, Mörner T, Tate CM. The role of wildlife in emerging and re-emerging zoonoses. Revue Scientifique et Technique de l'OIE. 2004;23(2):497–511.

12. Morens DM, Folkers GK, Fauci AS. The challenge of emerging and re-emerging infectious diseases. Nature. 2004 Jul;430(6996):242–9.

13. Woolhouse MEJ, Gowtage-Sequeria S. Host Range and Emerging and Reemerging Pathogens. Emerg Infect Dis. 2005 Dec;11(12):1842–7.

14. Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD. Infectious disease and amphibian population declines. Diversity and Distributions. 2003;9:141–50.

15. Smith KF, Acevedo-Whitehouse K, Pedersen AB. The role of infectious diseases in biological conservation. Animal Conservation. 2009 Feb;12(1):1–12.

16. Johnson PTJ, Ostfeld RS, Keesing F. Frontiers in research on biodiversity and disease. Seabloom E, editor. Ecol Lett. 2015 Oct;18(10):1119–33.

17. Young HS, Wood CL, Kilpatrick AM, Lafferty KD, Nunn CL, Vincent JR. Conservation, biodiversity and infectious disease: scientific evidence and policy implications. Phil Trans R Soc B. 2017 Jun 5;372(1722).

18. Cunningham AA, Scoones I, Wood JLN. One Health for a changing world: new perspectives from Africa. Phil Trans R Soc B. 2017 Jul 19;372(1725):20160162.

19. Daszak P. Emerging Infectious Diseases of Wildlife : Threats to Biodiversity and Human Health. Science. 2000 Jan 21;287(5452):443–9.

20. Taylor LH, Latham SM, woolhouse MEJ. Risk factors for human disease emergence. Woolhouse MEJ, Dye C, editors. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences. 2001 Jul 29;356(1411):983–9.

21. Petersen E, Petrosillo N, Koopmans M, Beeching N, Di Caro A, Gkrania-Klotsas E, et al. Emerging infections—an increasingly important topic: review by the Emerging Infections Task Force. Clinical Microbiology and Infection. 2018 Apr;24(4):369–75.

22. Portier J, Ryser-Degiorgis M-P, Hutchings MR, Monchâtre-Leroy E, Richomme C, Larrat S, et al. Multi-host disease management: the why and the how to include wildlife. BMC Vet Res. 2019 Dec;15(1):295.

23. Okello AL, Gibbs EPJ, Vandersmissen A, Welburn SC. One Health and the neglected zoonoses: turning rhetoric into reality. Veterinary Record. 2011 Sep 10;169(11):281–5.

24. Atlas RM. One Health: Its Origins and Future. Mackenzie JS, Jeggo M, Daszak P, Richt JA, editors. Current Topics in Microbiology and Immunology. 2012;365:1–13.

25. Gibbs EPJ. The evolution of One Health: a decade of progress and challenges for the future. Veterinary Record. 2014 Jan 25;174(4):85–91.

26. Cleaveland S, Laurenson MK, Taylor LH. Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences. 2001 Jul 29;356(1411):991–9.

27. Woolhouse MEJ. Population biology of emerging and re-emerging pathogens. Trends in Microbiology. 2002 Oct;10(10):s3–7.

28. Wiethoelter AK, Beltrán-Alcrudo D, Kock R, Mor SM. Global trends in infectious diseases at the wildlife–livestock interface. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2015 Aug 4;112(31):9662–7.

29. Hassell JM, Begon M, Ward MJ, Fèvre EM. Urbanization and Disease Emergence: Dynamics at the Wildlife–Livestock–Human Interface. Trends in Ecology & Evolution. 2017 Jan;32(1):55–67.

30. Gortázar C, Ferroglio E, Höfle U, Frölich K, Vicente J. Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. Eur J Wildl Res. 2007 Oct 22;53(4):241–56.

31. Gortázar C, Ruiz-Fons JF, Höfle U. Infections shared with wildlife: an updated perspective. Eur J Wildl Res. 2016 Oct;62(5):511–25.

32. Alexander DJ. An overview of the epidemiology of avian influenza. Vaccine. 2007 Jul;25(30):5637–44.

33. Capua I, Alexander DJ. Avian influenza: recent developments. Avian Pathology. 2004 Aug;33(4):393–404.

34. Alexander DJ. Newcastle disease and other avian paramyxoviruses. Revue Scientifique et Technique de l'OIE. 2008;19(2):443–62.

35. Causey D, Edwards SV. Ecology of Avian Influenza Virus in Birds. The Journal of Infectious Diseases. 2008 Feb 15;197(s1):S29–33.

36. Suarez DL. Avian influenza: our current understanding. Animal Health Research Reviews. 2010 Jun;11(01):19–33.

37. Munster VJ, Fouchier RAM. Avian influenza virus: Of virus and bird ecology. Vaccine. 2009 Oct;27(45):6340–4.

38. Olsen B, Munster VJ, Wallensten A, Waldenstrom J, Osterhaus ADME, Fouchier RAM. Global Patterns of Influenza A Virus in Wild Birds. Science. 2006 Apr 21;312(5772):384–8.

39. Gavier-Widén D, Duff P, Meredith A. Infectious diseases of wild mammals and birds in Europe. Chichester: Wiley; 2012. 554 p.

40. Aldous EW, Fuller CM, Mynn JK, Alexander DJ. A molecular epidemiological investigation of isolates of the variant avian paramyxovirus type 1 virus (PPMV-1) responsible for the 1978 to present panzootic in pigeons. Avian Pathology. 2004 Apr;33(2):258–69.

41. Haydon D, Cleaveland S, Taylor L, Laurenson K. Identifying Reservoirs of Infection: A Conceptual and Practical Challenge. Emerging Infectious Diseases. 2002 Dec;8(12):1468–73.

42. Viana M, Mancy R, Biek R, Cleaveland S, Cross PC, Lloyd-Smith JO, et al. Assembling evidence for identifying reservoirs of infection. Trends in Ecology & Evolution. 2014 May;29(5):270–9.

43. Caron A, Cappelle J, Cumming GS, de Garine-Wichatitsky M, Gaidet N. Bridge hosts, a missing link for disease ecology in multi-host systems. Veterinary Research. 2015 Dec;46(1).

44. Janet C. Lynn, Carol L. Chambers, Steven S. Rosenstock. Use of Wildlife Water Developments by Birds in Southwest Arizona during Migration. Wildlife Society Bulletin. 2006;34(3):592–601.

45. Otieno NE, Gichuki N, Farwig N, Kiboi S. The role of farm structure on bird assemblages around a Kenyan tropical rainforest: Habitat structure and farm bird assemblage. African Journal of Ecology. 2011 Dec;49(4):410–7.

46. Norfolk O, Power A, Eichhorn MP, Gilbert F. Migratory bird species benefit from traditional agricultural gardens in arid South Sinai. Journal of Arid Environments. 2015 Mar;114:110–5.

47. Rüdisser J, Walde J, Tasser E, Frühauf J, Teufelbauer N, Tappeiner U. Biodiversity in cultural landscapes: influence of land use intensity on bird assemblages. Landscape Ecology. 2015 Dec;30(10):1851–63.

48. Elsen PR, Kalyanaraman R, Ramesh K, Wilcove DS. The importance of agricultural lands for Himalayan birds in winter: Himalayan Birds on Agriculture Land. Conservation Biology. 2017 Apr;31(2):416–26.

49. Ormerod SJ, Watkinson AR. Editors' Introduction: Birds and Agriculture. Journal of Applied Ecology. 2000 Oct;37(5):699–705.

50. United States Department of Agriculture. Biosecurity Guide for Poultry and Bird Owners. 2014.

51. Department for Environment Food and Rural Affairs. Biosecurity and preventing welfare impacts in poultry and captive birds. 2017.

52. Veen J, Brouwer J, Atkinson P, Bilgin C, Blew J, Eksiog S, et al. Ornithological data relevant to the spread of Avian Influenza in Europe (phase 2): further identification and first field assessment of Higher Risk Species. Wetlands International. 2007;60.

53. Gaidet N, Caron A. Rôle des oiseaux sauvages dans la transmission et la dispersion des virus de l'influenza aviaire : apport de l'éco-épidémiologie dans les écosystèmes afro-tropicaux. Cahiers Agricultures. 2016 Sep;25(5):54001.

54. Caron A, Cappelle J, Gaidet N. Challenging the conceptual framework of maintenance hosts for influenza A viruses in wild birds. Journal of Applied Ecology. 2017 Jun;54(3):681–90.

55. Aamir UB, Wernery U, Ilyushina N, Webster RG. Characterization of avian H9N2 influenza viruses from United Arab Emirates 2000 to 2003. Virology. 2007 Apr;361(1):45–55.

56. Al Shekaili T, Clough H, Ganapathy K, Baylis M. Sero-surveillance and risk factors for avian influenza and Newcastle disease virus in backyard poultry in Oman. Preventive Veterinary Medicine. 2015 Nov;122(1–2):145–53.

57. Al-Azemi A, Bahl J, Al-Zenki S, Al-Shayji Y, Al-Amad S, Chen H, et al. Avian influenza A virus (H5N1) outbreaks, Kuwait, 2007. Emerging infectious diseases. 2008 Jun;14(6):958.

58. Alkhalaf AN. Field investigation on the prevalence of avian influenza virus infection in some localities in Saudi Arabia. Pakistan Veterinary Journal. 2010;30(3):139–142.

59. Alsahami AA, Ideris A, Omar A, Ramanoon SZ, Sadiq MB. Isolation, identification and molecular characterization of Newcastle disease viruses in vaccinated chickens from commercial farms in the Sultanate of Oman. International Journal of Veterinary Science and Medicine. 2018 Dec;6(2):248–52.

60. Alsahami A, Ideris A, Omar A, Ramanoon SZ, Sadiq MB. Seroprevalence of Newcastle disease virus in backyard chickens and herd-level risk factors of Newcastle disease in poultry farms in Oman. International Journal of Veterinary Science and Medicine. 2018 Dec;6(2):186–91.

61. Haroun M, Mohran KA, Hassan MM, Abdulla NM. Molecular pathotyping and phylogenesis of the first Newcastle disease virus strain isolated from backyard chickens in Qatar. Tropical Animal Health and Production. 2015 Jan;47(1):13–9.

62. Kent J, Bailey T, Silvanose C-D, McKeown S, Wernery U, Kinne J, et al. An Outbreak of Low Pathogenic Avian Influenza in a Mixed-Species Aviculture Unit in Dubai in 2005. Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice. 2006 Sep;9(3):523–31.

63. Khan OA, Shuaib MA, Abdel Rhman SS, Ismail MM, Hammad YA, Abdel Baky MH, et al. Isolation and identification of highly pathogenic avian influenza H5N1 virus from Houbara bustards (Chlamydotis undulata macqueenii) and contact falcons. Avian Pathology. 2009 Feb;38(1):35–9.

64. Mohran KA, Haroun M, Hassan M. Molecular Detection, Virus Isolation and Pathotyping of a Newcastle Diseaese Virus Field Strain from Backyard Chickens in Qatar. Research Journal of Poultry Sciences. 2011 Mar 1;4(3):28–32.

65. Nagy A, Mettenleiter TC, Abdelwhab EM. A brief summary of the epidemiology and genetic relatedness of avian influenza H9N2 virus in birds and mammals in the Middle East and North Africa. Epidemiology and Infection. 2017 Dec;145(16):3320–33.

66. Naldo JL, Samour JH. Causes of Morbidity and Mortality in Falcons in Saudi Arabia. Journal of Avian Medicine and Surgery. 2004 Dec;18(4):229–41.

67. Obon E, Bailey TA, Somma AD, Silvanose C, O'Donovan D, McKeown S, et al. Seroprevalence of H5 avian influenza virus in birds in the United Arab Emirates. Veterinary Record. 2009 Dec;165:752–4.

68. Wernery U, Shanmuganatham KK, Krylov PS, Joseph S, Friedman K, Krauss S, et al. H9N2 influenza viruses from birds used in falconry. Influenza and Other Respiratory Viruses. 2013 Nov;7(6):1241–5.

69. Lu H, Ismail MM, Khan OA, Al Hammad Y, Rhman SSA, Al-Blowi MH. Epidemic Outbreaks, Diagnostics, and Control Measures of the H5N1 Highly Pathogenic Avian Influenza in the Kingdom of Saudi Arabia, 2007–08. Avian Diseases. 2010 Mar;54(s1):350–6.

70. Khoury F, Al-Shamlih M. The impact of intensive agriculture on the bird community of a sand dune desert. Journal of Arid Environments. 2006 Feb;64(3):448–59.

71. Khoury F, Al-Shamlih M. How extensive is the effect of modern farming on bird communities in a sand dune desert? ZooKeys. 2009 Dec 28;31:211–9.

72. Bock CE, Jones ZF, Bock JH. The oasis effect: response of birds to exurban development in a southwestern savanna. Ecological Applications. 2008 Jul;18(5):1093–106.

73. Seifarth K, Tarraf R. United Arab Emirates Poultry and Products Annual 2018 UAE Chicken Market Report and Outlook. Global Agriculture Information Network; 2018 p. 8. Report No.: UAEPA-15.

74. Le Loc'h G, Paul MC, Camus-Bouclainville C, Bertagnoli S. Outbreaks of Pox Disease Due to Canarypox-Like and Fowlpox-Like Viruses in Large-Scale Houbara Bustard Captive-Breeding Programmes, in Morocco and the United Arab Emirates. Transboundary and Emerging Diseases. 2016 Dec;63(6):e187–96.

75. Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S, Bowie RCK, Braun EL, Braun MJ, et al. A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. Science. 2008 Jun 27;320(5884):1763–8.

76. Hirschinger J, Munoz MC, Hingrat Y, Vergne T, Guerin J-L, Le Loc'h G. Exposure to and Circulation of Avian Influenza and Newcastle Disease Viruses in Peridomestic Wild Birds in the United Arab Emirates. Journal of Wildlife Diseases. 2019 Oct 17;2019-06–164.

77. Vandegrift KJ, Sokolow SH, Daszak P, Kilpatrick AM. Ecology of avian influenza viruses in a changing world: Ecology of avian influenza viruses in a changing world. Annals of the New York Academy of Sciences. 2010 May;1195(1):113–28.

78. Kuiken T, Leighton FA, Fouchier RAM. Public Health: Pathogen Surveillance in Animals. Science. 2005 Sep 9;309(5741):1680–1.

79. Yasué M, Feare CJ, Bennun L, Fiedler W. The Epidemiology of H5N1 Avian Influenza in Wild Birds: Why We Need Better Ecological Data. BioScience. 2006;56(11):923.

80. OIE. Code sanitaire pour les animaux terrestres. 2018;562.

81. Arrêté du 29 juillet 2013 relatif à la définition des dangers sanitaires de première et deuxième catégorie pour les espèces animales Legifrance. 2020.

82. International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) [Internet]. Available from: https://talk.ictvonline.org/taxonomy/

83. Zhuang Q, Wang S, Liu S, Hou G, Li J, Jiang W, et al. Diversity and distribution of type A influenza viruses: an updated panorama analysis based on protein sequences. Virol J. 2019 Dec;16(1):85.

84. Munster VJ, Baas C, Lexmond P, Waldenström J, Wallensten A, Fransson T, et al. Spatial, Temporal, and Species Variation in Prevalence of Influenza A Viruses in Wild Migratory Birds. PLoS Pathogens. 2007;3(5):e61.

85. Bodewes R, Kuiken T. Changing Role of Wild Birds in the Epidemiology of Avian Influenza A Viruses. In: Advances in Virus Research. Elsevier; 2018. p. 279–307.

86. Le Gall-Reculé G, Briand F-X, Schmitz A, Guionie O, Massin P, Jestin V. Double introduction of highly pathogenic H5N1 avian influenza virus into France in early 2006. Avian Pathology. 2008 Feb;37(1):15–23.

87. Guinat C, Artois J, Bronner A, Guérin JL, Gilbert M, Paul MC. Duck production systems and highly pathogenic avian influenza H5N8 in France, 2016–2017. Sci Rep. 2019 Dec;9(1):6177.

88. Thomas NJ, editor. Infectious diseases of wild birds. Ames, Iowa: Blackwell Publ; 2007. 484 p.

89. Rejmanek D, Hosseini PR, Mazet JAK, Daszak P, Goldstein T. Evolutionary Dynamics and Global Diversity of Influenza A Virus. Lyles DS, editor. J Virol. 2015 Nov 1;89(21):10993–1001.

90. Munster VJ, Veen J, Olsen B, Vogel R, Osterhaus ADME, Fouchier RAM. Towards improved influenza A virus surveillance in migrating birds. Vaccine. 2006 Nov;24(44–46):6729–33.

91. Webster RG, Bean WJ, Gorman OT, Chambers TM, Kawaoka Y. Evolution and ecology of influenza A viruses. Microbiological Reviews. 1992;56(1):152–79.

92. Stallknecht DE, Goekjian VH, Wilcox BR, Poulson RL, Brown JD. Avian Influenza Virus in Aquatic Habitats: What Do We Need to Learn? Avian Diseases. 2010;54(1,):461–5.

93. Breban R, Drake JM, Stallknecht DE, Rohani P. The Role of Environmental Transmission in Recurrent Avian Influenza Epidemics. Fraser C, editor. PLoS Computational Biology. 2009 Apr 10;5(4):e1000346.

94. Fouchier R, Munster V. Epidemiology of low pathogenic avian influenza viruses in wild birds. Revue Scientifique et Technique de l'OIE. 2009 Apr 1;28(1):49–58.

95. Weber TP, Stilianakis NI. Ecologic Immunology of Avian Influenza (H5N1) in Migratory Birds. Emerging Infectious Diseases. 2007 Aug;13(8):1139–43.

96. Brugère-Picoux J, Vaillancourt JP, Shivaprasad HL, Venne D, Bouzouaia M. Manuel de Pathologie Aviaire [Internet]. AFAS. 2015 [cited 2019 Apr 3]. Available from: http://www.editionsduboisbaudry.com/

97. World Organisation for Animal Health. Manual of diagnostic tests and vaccines for terrestrial animals, 2014. Avian Influenza. Chapter 2.3.4. 2014.

98. FAO. Wild Birds and Avian Influenza: an introduction to applied field research and disease sampling techniques. Edited by D. Whitworth, S.H. Newman, T. Mundkur and P. Harris. FAO Animal Production and Health Manual, No. 5. Rome. 2007.

99. Cattoli G, Terregino C. New Perspectives in Avian Influenza Diagnosis: New Perspectives in AI Diagnosis. Zoonoses and Public Health. 2008 Jan 14;55(1):24–8.

100. Munster VJ, Baas C, Lexmond P, Bestebroer TM, Guldemeester J, Beyer WEP, et al. Practical Considerations for High-Throughput Influenza A Virus Surveillance Studies of Wild Birds by Use of Molecular Diagnostic Tests. Journal of Clinical Microbiology. 2009 Mar 1;47(3):666–73.

101. Hoye BJ, Munster VJ, Nishiura H, Klaassen M, Fouchier RAM. Surveillance of Wild Birds for Avian Influenza Virus. Emerging Infectious Diseases. 2010 Dec;16(12):1827–34.

102. EFSA Panel on Animal Health and Welfare (AHAW), More S, Bicout D, Bøtner A, Butterworth A, Calistri P, et al. Avian influenza. EFSA Journal. 2017 Oct;15(10).

103. Czeglédi A, Ujvári D, Somogyi E, Wehmann E, Werner O, Lomniczi B. Third genome size category of avian paramyxovirus serotype 1 (Newcastle disease virus) and evolutionary implications. Virus Research. 2006 Sep;120(1–2):36–48.

104. Diel DG, da Silva LHA, Liu H, Wang Z, Miller PJ, Afonso CL. Genetic diversity of avian paramyxovirus type 1: Proposal for a unified nomenclature and classification system of Newcastle disease virus genotypes. Infection, Genetics and Evolution. 2012 Dec;12(8):1770–9.

105. Dimitrov KM, Ramey AM, Qiu X, Bahl J, Afonso CL. Temporal, geographic, and host distribution of avian paramyxovirus 1 (Newcastle disease virus). Infection, Genetics and Evolution. 2016 Apr;39:22–34.

106. Dimitrov KM, Abolnik C, Afonso CL, Albina E, Bahl J, Berg M, et al. Updated unified phylogenetic classification system and revised nomenclature for Newcastle disease virus. Infection, Genetics and Evolution. 2019 Oct;74:103917.

107. World Organisation for Animal Health. Manual of diagnostic tests and vaccines for terrestrial animals, 2012. Newcastle Disease. Chapter 2.3.14. 2012.

108. Ganar K, Das M, Sinha S, Kumar S. Newcastle disease virus: Current status and our understanding. Virus Research. 2014 May;184:71–81.

109. Brown VR, Bevins SN. A review of virulent Newcastle disease viruses in the United States and the role of wild birds in viral persistence and spread. Veterinary Research. 2017 Dec;48(1).

110. Habib M, Yaqub T, Nazir J, Shehzad W, Aziz-ul-Rahman, Sohail T, et al. Genomic and biological characterization of Newcastle disease viruses isolated from migratory mallards (Anas platyrhynchos). Archives of Virology. 2018 Aug;163(8):2179–88.

111. Ayala AJ, Dimitrov KM, Becker CR, Goraichuk IV, Arns CW, Bolotin VI, et al. Presence of Vaccine-Derived Newcastle Disease Viruses in Wild Birds. PLOS ONE. 2016 Sep 14;11(9):e0162484.

112. Devlin JM, Vaz PK, Coppo MJ, Browning GF. Impacts of poultry vaccination on viruses of wild bird. Current Opinion in Virology. 2016 Aug;19:23–9.

113. Rohaim MA, El Naggar RF, Helal AM, Hussein HA, Munir M. Reverse spillover of avian viral vaccine strains from domesticated poultry to wild birds. Vaccine. 2017 Jun;35(28):3523–7.

114. BirdLife International (2014) Review of the global conservation status of the Asian Houbara Bustard Chlamydotis macqueenii. Report to the Convention on Migratory Species Office – Abu Dhabi. Cambridge, UK: BirdLife International.

115. Cramp S. Handbook Of the Birds Of Europe, the Middle East, and North Africa.

116. Hingrat Y. Sélection de l'habitat et structure sociale chez l'Outarde houbara. Apports à la conservation d'une population menacée au Maroc. [Thèse de doctorat d'université]. [Paris]: Muséum National d'Histoire Naturelle; 2005.

117. Combreau O, Riou S, Judas J, Lawrence M, Launay F. Migratory Pathways and Connectivity in Asian Houbara Bustards: Evidence from 15 Years of Satellite Tracking. Getz WM, editor. PLoS ONE. 2011 Jun 8;6(6):e20570.

118. Burnside RJ, Collar NJ, Dolman PM. Comparative migration strategies of wild and captive-bred Asian Houbara *Chlamydotis macqueenii*. Ibis. 2017 Apr;159(2):374–89.

119. Bourass K. Régime alimentaire de l'Outarde houbara nord africaine, Chlamydotis undulata undulata. 2012;

120. Nadeem MS, Ali F, Akhtar MS. Diet of Houbara Bustard Chlamydotis undulata in Punjab, Pakistan. 2004;3.

121. Tigar BJ, Osborne PE. Invertebrate diet of the Houbara Bustard Chlamydotis [undulata] macqueenii in Abu Dhabi from calibrated faecal analysis. Ibis. 2008 Jun 28;142(3):466–75.

122. BOURASS K, ZAIME A, QNINBA A, BENHOUSSA A, IDRISSI HR, HINGRAT Y. Evolution saisonnière du régime alimentaire de l'Outarde houbara nord-africaine, Chlamydotis undulata undulata. Bull Inst Sci Rabat. 2012;34:29–43.

123. Bourass K, Léger J-F, Zaime A, Qninba A, Rguibi H, El Agbani MA, et al. Observations on the diet of the North African houbara bustard during the non-breeding season. Journal of Arid Environments. 2012 Jul;82:53–9.

124. Aghainajafi-Zadeh S, Hemami MR, Karami M, Dolman PM. Wintering habitat use by houbara bustard (Chlamydotis macqueenii) in steppes of Harat, central Iran. Journal of Arid Environments. 2010 Aug;74(8):912–7.

125. Medina FM. Foraging use of cultivated fields by the Houbara Bustard Chlamydotis undulata fuertaventurae Rothschild and Hartert, 1894 on Fuerteventura (Canary Islands). Bird Conservation International. 1999 Dec;9(04):373–86.

126. Gaucher P. Breeding biology of the houbara bustard Chlamydotis undulata undulata in Algeria. Alauda. 1995;63(4):291–8.

127. Riou S, Combreau O. Male territories and the lek-like mating system of MacQueen's Bustard Chlamydotis macqueenii. Journal of Ornithology. 2014 Oct;155(4):959–67.

128. Combreau O, Qiao J, Lawrence M, Gao X, Yao J, Yang W, et al. Breeding success in a Houbara Bustard Chlamydotis [undulata] macqueenii population on the eastern fringe of the Jungar Basin, People's Republic of China: Breeding success in Houbara Bustard. Ibis. 2002 Apr 19;144(2):E45–56.

129. Osborne PE. Wintering habitat use by houbara bustards Chlamydotis undulata in abu dhabi and implications for management. Biological Conservation. 1997;81:51–6.

130. Le Cuziat J. Contraintes environnementales et anthropiques influençant la répartition spatiale de l'outarde houbara Chlamydotis u. undulata [Thèse de doctorat d'université]. [Aix-Marseille]: Université Paul Cézanne; 2005.

131. BirdLife International. 2016. Chlamydotis undulata. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22728245A90341807.

132. Bacon L. Etude des paramètres de reproduction et de la dynamique d'une population renforcée d'outardes Houbara nord-africaines (Chlamydotis undulata undulata) au Maroc. [Paris]: Muséum National d'Histoire Naturelle; 2017.

133. BirdLife International. Chlamydotis macqueenii. The IUCN Red List of Threatened Species; 2017.

134. Cuziat JL, Lacroix F, Roche P, Vidal E, Médail F, Orhant N, et al. Landscape and human influences on the distribution of the endangered North African houbara bustard (Chlamydotis undulata undulata) in Eastern Morocco. Animal Conservation forum. 2005 May;8(2):143–52.

135. Bailey TA, Samour JH, Bailey TC. Hunted by falcons, Protected by Falconry Can the Houbara bustard fly into the 21st century.pdf. Journal of Avian Medicine and Surgery. 1998;12(3):190–201.

136. Nabi G, Ullah R, Khan S, Nawsherwan, Amin M, Rauf N. The Asian Houbara Bustard (Chlamydotis macqueenii): on an accelerating path to extinction? Biodiversity and Conservation. 2019 Apr;28(5):1301–2.

137. Dolman PM, Collar NJ, Burnside RJ. Captive breeding cannot sustain migratory Asian houbara Chlamydotis macqueenii without hunting controls. Biological Conservation. 2018 Dec;228:357–66.

138. Combreau O, Launay F, Lawrence M. An assessment of annual mortality rates in adult-sized migrant houbara bustards (Chlamydotis [undulata] macqueenii). Animal Conservation. 2001;4:133–41.

139. Banos-González I, Terrer C, Martínez-Fernández J, Esteve-Selma MA, Carrascal LM. Dynamic modelling of the potential habitat loss of endangered species: the case of the Canarian houbara bustard (Chlamydotis undulata fuerteventurae). European Journal of Wildlife Research. 2016 Jun;62(3):263–75.

140. Lacroix F, Seabury J, Al Bowardi M, Renaud J. The Emirates Center for Wildlife Propagation: comprehensive strategy to secure self-sustaining wild populations of houbara bustard (Chlamydotis undulata undulata) in eastern morocco. Houbara news. 2003;5.

141. IUCN/SSC (2013). Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland: IUCN Species Survival Commission.

142. Lesobre L. Structure génétique des populations menacées d'outardes houbara (Chlamydotis undulata undulata) au Maroc. Implications à la gestion d'un élevage conservatoire et au renforcement des populations. [Thèse de doctorat d'université]. [Paris]: Muséum National d'Histoire Naturelle; 2008.

143. Saint Jalme M, Van Heezik Y, Paillat P, Eichaner X. Propagation of the houbara bustard [Internet]. 2011 [cited 2018 May 18]. Available from: http://site.ebrary.com/id/10877223

144. Ostrowski S, Ancrenaz M, Saint-Jalme M, Greth A. Concurrent avian pox and Newcastle disease infection in a Houbara bustard (Chlamydotts undulatd). Avian Pathology. 1995 Sep;24(3):573–7.

145. Bailey TA, Samour JH, Naldo J, Howlett JC, Tarik M. Causes of Morbidity in Bustards in the United Arab Emirates. Avian Diseases. 1996 Jan;40(1):121.

146. Bailey TA, Nicholls PK, Wernery U, Samour JH, Cooper JE, O'Leary M. Avian Paramyxovirus Type 1 Infection in Houbara Bustards (Chlamydotis undulata macqueenii): Clinical and Pathologic Findings. Journal of Zoo and Wildlife Medicine. 1997;28(3):325–30.

147. Stievenart C, Mohammed O. Current and emerging diseases in a captive flock of adult houbara bustards (Chlamydotis macqueenii). In Abu Dhabi; 2004.

148. Bailey TA, Wernery U, Gough RE, Manvell R, Samour JH. Serological survey for avian viruses in houbara bustards (Chlamydotis undulata macqueenii). Veterinary Record. 1996 Sep 7;139(10):238–9.

149. Greth A, Andral B, Gerbermann H, Vassart M, Gerlach H, Launay F. Chlamydiosis in a captive group of Houbara bustards. Avian Diseases. 1993;3:1117–20.

150. Kinne J, Oliveros S, Joseph S, Manvell R, Wernery U. Severe outbreak of pox in captive houbara bustards (Chlamydotis undulata undulata) in Morocco. Central Veterinary Research Laboratory, Dubaï; 2007.

151. Ostrowski S, Combreau O. A survey of causes of mortality in captive, captive-bred released and wild born houbara bustards in Saudi Arabia. In 1995.

152. Ostrowski S, Gerry MD, Ancrenaz M, Saint Jalme M. Debilitating Cutaneous Poxvirus Lesions on Two Captive Houbara Bustards (Chlamydotis undulata). Avian Diseases. 1995;39:907–11.

153. Le Loc'h G, Ducatez MF, Camus-Bouclainville C, Guerin J-L, Bertagnoli S. Diversity of avipoxviruses in captive-bred Houbara bustard. Veterinary Research. 2014;45:98.

154. OIE. Code sanitaire pour les animaux terrestres. Chapitre 6.5 Mesures de sécurité biologique applicables à la production de volailles. 2019.

155. FAO. Biosecurity for highly pathogenic avian influenza: issues and options. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2008. 73 p. (FAO animal production and health paper).

156. Baxter AT, Robinson AP. A comparison of scavenging bird deterrence techniques at UK landfill sites. International Journal of Pest Management. 2007 Oct;53(4):347–56.

157. Cook A, Rushton S, Allan J, Baxter A. An Evaluation of Techniques to Control Problem Bird Species on Landfill Sites. Environmental Management. 2008 Jun;41(6):834–43.

158. Vianna GR, Martins NRS, Nicolino RR, Andery DA, Vilela DAR, Haddad JPA. The efficiency of wire nets in enhancing the biosecurity of poultry in Brazil. Revue Scientifique et Technique de l'OIE. 2013 Jan 1;32(2):789–800.

159. Burns TE, Ribble C, Stephen C, Kelton D, Toews L, Osterhold J, et al. Use of observed wild bird activity on poultry farms and a literature review to target species as high priority for avian influenza testing in 2 regions of Canada. The Canadian Veterinary Journal. 2012;53(2):158.

160. Lubac S, Musseau R, Capparos O, Artois M, Bicout D. Interactions entre l'avifaune sauvage et les élevages de volailles quel risque épidémiologique vis à vis de l'Influenza aviaire. Innovations Agronomiques. 2012;25:299–312.

161. Valdez-Gómez HE, Navarro-López R, Vázquez-Mendoza LF, Zalapa-Hernández M, Guerrero-Hernández I, Fonseca-Delgado V. Risk factors for the transmission of infectious diseases agents at the wild birds -commercial birds interface. A pilot study in the region of the altos de Jalisco, Mexico. Bul de l'Ac Vét de France. 2017;(1):142.

162. Scott AB, Phalen D, Hernandez-Jover M, Singh M, Groves P, Toribio J-ALML. Wildlife Presence and Interactions with Chickens on Australian Commercial Chicken Farms Assessed by Camera Traps. Avian Diseases. 2018 Mar;62(1):65–72.

163. Elbers ARW, Gonzales JL. Quantification of visits of wild fauna to a commercial free-range layer farm in the Netherlands located in an avian influenza hot-spot area assessed by video-camera monitoring.pdf. Transboundary and Emerging Diseases. 2019;00:1–17.

164. Demongin L. Identification Guide to Birds in the Hand. 2017.

165. Porter R, Aspinall S. Birds of the Middle East [Internet]. 2010 [cited 2019 Oct 16]. Available from: https://www.nhbs.com/birds-of-the-middle-east-book

166. Choquet R, Nogue E. E-SURGE 1.8 user's manual. 2011.

167. Burnham KP, Anderson DR. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2. ed., [4. printing}. New York, NY: Springer; 2010. 488 p.

168. Coombs CFB, Isaacson AJ, Murton RK, Thearle RJP, Westwood NJ. Collared Doves (Streptopelia decaocto) in Urban Habitats. The Journal of Applied Ecology. 1981 Apr;18(1):41.

169. Baldaccini NE, Giunchi D, Mongini E, Ragionieri L. Foraging flights of wild rock doves (Columba l. livia) a spatio-temporal analysis. Italian Journal of Zoology. 2000;67(4):371–7.

170. Rose E, Nagel P, Haag-Wackernagel D. Spatio-temporal use of the urban habitat by feral pigeons (Columba livia ). Behavioral Ecology and Sociobiology. 2006 Jun;60(2):242–54.

171. Rose E, Haag-Wackernagel D, Nagel P. Practical use of GPS-localization of Feral Pigeons Columba livia in the urban environment: GPS-localization of Feral Pigeons. Ibis. 2006 Jan 18;148(2):231–9.

172. Vangestel C, Braeckman BP, Matheve H, Lens L. Constraints on home range behaviour affect nutritional condition in urban house sparrows (Passer domesticus). Biological Journal of the Linnean Society. 2010 Sep;101(1):41–50.

173. Carlson JC, Avenue L, Collins F, Carlson JC, Clark L, Collins F, et al. Rock pigeon use of livestock facilities in northern Colorado: implications for improving farm bio-security. Human-Wildlife Interactions. 2011;5(1):112–22.

174. Eraud C, Jacquet A, Legagneux P. Post-Fledging Movements, Home Range, and Survival of Juvenile Eurasian Collared-Doves in Western France. The Condor. 2011 Feb;113(1):150–8.

175. Shaw L, Chamberlain D, Conway G, Toms M. Spatial distribution and habitat preferences of the House Sparrow, Passer domesticus in urbanised landscapes. BTO Research Report. 2011;599.

176. Rappole J, Tipton A. New harness design for attachment of radio transmitters to small passerines. Journal of Field Ornithology. 1991;62(3):335–7.

177. Fournier J, Godet L, Grégoire E, Marquet M. Radiopistage sur la gorgebleue à miroir Luscinia svecica namnetum : une technique robuste et fiable pour la pose d'émetteurs. Alauda. 2013;81(2):5.

178. Marcon E. Mesures de la Biodiversité. Kourou; 2015.

179. Mills G, Dunning J, Bates J. The Relationship between Breeding Bird Density and Vegetation Volume. The Wilson Bulletin. 1991;103(3):468–79.

180. Prestes TV, Manica LT, Guaraldo A de C. Behavioral responses of urban birds to human disturbance in urban parks at Curitiba, Paraná (Brazil). Revista Brasileira de Ornitologia. 2018;5.

181. Funghi C, McCowan LSC, Schuett W, Griffith SC. High air temperatures induce temporal, spatial and social changes in the foraging behaviour of wild zebra finches. Animal Behaviour. 2019 Mar;149:33–43.

182. Pattinson NB, Smit B. Seasonal behavioral responses of an arid-zone passerine in a hot environment. Physiology & Behavior. 2017 Oct;179:268–75.

183. Biesinger Z, Bolker BM, Lindberg WJ. Predicting local population distributions around a central shelter based on a predation risk-growth trade-off. Ecological Modelling. 2011 Apr;222(8):1448–55.

184. Caron A, Grosbois V, Etter E, Gaidet N, de Garine-Wichatitsky M. Bridge hosts for avian influenza viruses at the wildlife/domestic interface: An eco-epidemiological framework implemented in southern Africa. Preventive Veterinary Medicine. 2014 Dec;117(3–4):590–600.

185. Caron A, de Garine-Wichatitsky M, Gaidet N, Chiweshe N, Cumming GS. Estimating Dynamic Risk Factors for Pathogen Transmission Using Community-Level Bird Census Data at the Wildlife/Domestic Interface. Ecology and Society. 2010;15(3).

186. Alexander DJ. A review of avian influenza in different bird species. Veterinary Microbiology. 2000;74:11.

187. Fouchier RAM, Munster VJ, Keawcharoen J, Osterhaus ADME, Kuiken T. Virology of avian influenza in relation to wild birds. Journal of Clinical Virology. 2006 Jan;36:S13.

188. Cappelle J, Caron A, Servan de Almeida R, Gil P, Pedrono M, Mundava J, et al. Empirical analysis suggests continuous and homogeneous circulation of Newcastle disease virus in a wide range of wild bird species in Africa. Epidemiology and Infection. 2015 Apr;143(06):1292–303.

189. Gilchrist P. Involvement of free-flying wild birds in the spread of the viruses of avian influenza, Newcastle disease and infectious bursal disease from poultry products to commercial poultry. World's Poultry Science Journal. 2005 Jun;61(02):198–214.

190. Perkins LEL, Swayne DE. Comparative Susceptibility of Selected Avian and Mammalian Species to a Hong Kong–Origin H5N1 High-Pathogenicity Avian Influenza Virus. Avian Diseases. 2003 Sep;47(s3):956–67.

191. Brown JD, Stallknecht DE, Berghaus RD, Swayne DE. Infectious and lethal doses of H5N1 highly pathogenic avian influenza virus for house sparrows (Passer domesticus) and rock pigeons (Columbia livia). Journal of veterinary diagnostic investigation. 2009;21(4):437–445.

192. Forrest HL, Kim J-K, Webster RG. Virus Shedding and Potential for Interspecies Waterborne Transmission of Highly Pathogenic H5N1 Influenza Virus in Sparrows and Chickens. Journal of Virology. 2010 Apr 1;84(7):3718–20.

193. Nemeth NM, Thomas NO, Orahood DS, Anderson TD, Oesterle PT. Shedding and serologic responses following primary and secondary inoculation of house sparrows (Passer domesticus) and European starlings (Sturnus vulgaris) with low-pathogenicity avian influenza virus. Avian Pathology. 2010 Oct;39(5):411–8.

194. Yamamoto Y, Nakamura K, Yamada M, Mase M. Pathogenesis in Eurasian Tree Sparrows Inoculated with H5N1 Highly Pathogenic Avian Influenza Virus and Experimental Virus Transmission from Tree Sparrows to Chickens. Avian Diseases. 2013 Jun;57(2):205–13.

195. Hiono T, Okamatsu M, Yamamoto N, Ogasawara K, Endo M, Kuribayashi S, et al. Experimental infection of highly and low pathogenic avian influenza viruses to chickens, ducks, tree sparrows, jungle crows, and black rats for the evaluation of their roles in virus transmission. Veterinary Microbiology. 2016 Jan;182:108–15.

196. Bosco-Lauth AM, Marlenee NL, Hartwig AE, Bowen RA, Root JJ. Shedding of clade 2.3.4.4 H5N8 and H5N2 highly pathogenic avian influenza viruses in peridomestic wild birds in the U.S. Transbound Emerg Dis. 2019 May;66(3):1301–5.

197. Han Y, Hou G, Jiang W, Han C, Liu S, Chen J, et al. A Survey of Avian Influenza in Tree Sparrows in China in 201. PLoS ONE. 2012;7(4):5.

198. Liu Q, Ma J, Kou Z, Pu J, Lei F, Li T, et al. Characterization of a highly pathogenic avian influenza H5N1 clade 2.3.4 virus isolated from a tree sparrow. Virus Research. 2010 Jan;147(1):25–9.

199. Gutiérrez RA, Sorn S, Nicholls JM, Buchy P. Eurasian Tree Sparrows, Risk for H5N1 Virus Spread and Human Contamination through Buddhist Ritual: An Experimental Approach. Sambhara S, editor. PLoS ONE. 2011 Dec 2;6(12).

200. Jones JC, Sonnberg S, Koçer ZA, Shanmuganatham K, Seiler P, Shu Y, et al. Possible Role of Songbirds and Parakeets in Transmission of Influenza A(H7N9) Virus to Humans. Emerg Infect Dis. 2014 Mar;20(3).

201. Fujimoto Y, Usui T, Ito H, Ono E, Ito T. Susceptibility of wild passerines to subtype H5N1 highly pathogenic avian influenza viruses. Avian Pathology. 2015 Jul 4;44(4):243–7.

202. Poetranto ED, Poetranto AL, Nastri AM, Candra AYR, Puruhito EF, Wulandari L, et al. Study of Tree-sparrow (Passer montanus) as Natural Spreader of H5N1 Virus. Procedia Chemistry. 2016;18:205–12.

203. Iqbal M, Yaqub T, Mukhtar N, Shabbir MZ, McCauley JW. Infectivity and transmissibility of H9N2 avian influenza virus in chickens and wild terrestrial birds. Veterinary Research. 2013;44(1):100.

204. Umar S, Rehman A, Asif S, Usman M, Atif M, Ali S, et al. Variation in Viral Shedding Patterns between Domestic and Wild Terrestrial Birds Infected Experimentally with Reassortant Avian Influenza Virus (H9N2). Avian Biology Research. 2016 Sep;9(3):200–6.

205. Boon AC, Sandbulte MR, Seiler P, Webby RJ, Songserm T, Guan Y, et al. Role of terrestrial wild birds in ecology of influenza A virus (H5N1). Emerging Infectious Diseases. 2007;13(11):1720.

206. Nemeth NM, Oesterle PT, Poulson RL, Jones CA, Tompkins SM, Brown JD, et al. Experimental Infection of European Starlings (Sturnus vulgaris) and House Sparrows (Passer domesticus) with Pandemic 2009 H1N1 and Swine H1N1 and H3N2 Triple Reassortant Influenza Viruses. Journal of Wildlife Diseases. 2013 Apr;49(2):437–40.

207. Ellis TM, Barry Bousfield R, Bissett LA, Dyrting KC, Luk GSM, Tsim ST, et al. Investigation of outbreaks of highly pathogenic H5N1 avian influenza in waterfowl and wild birds in Hong Kong in late 2002. Avian Pathology. 2004 Oct;33(5):492–505.

208. Kou Z, Lei FM, Yu J, Fan ZJ, Yin ZH, Jia CX, et al. New Genotype of Avian Influenza H5N1 Viruses Isolated from Tree Sparrows in China. Journal of Virology. 2005 Dec 15;79(24):15460–6.

209. Kou Z, Li Y, Yin Z, Guo S, Wang M, Gao X, et al. The Survey of H5N1 Flu Virus in Wild Birds in 14 Provinces of China from 2004 to 2007. Belshaw R, editor. PLoS ONE. 2009 Sep 9;4(9).

210. Urig HE, Nolting JM, Mathys DA, Mathys BA, S. Bowman A. Influenza A Virus Surveillance in Underrepresented Avian Species in Ohio, USA, in 2015. Journal of Wildlife Diseases. 2017 Apr;53(2):402–4.

211. Poetranto ED, Yamaoka M, Nastri AM, Krisna LAW, Rahman MH, Wulandari L, et al. An H5N1 highly pathogenic avian influenza virus isolated from a local tree sparrow in Indonesia: H5N1 virus isolated from a sparrow in Indonesia. Microbiology and Immunology. 2011 Sep;55(9):666–72.

212. Slusher MJ, Wilcox BR, Lutrell MP, Poulson RL, Brown JD, Yabsley MJ, et al. Are passerine birds reservoirs for Influenza A viruses ? Journal of Wildlife Diseases. 2014 Oct;50(4):792–809.

213. Thinh TV, Gilbert M, Bunpapong N, Amonsin A, Nguyen DT, Doherty PF, et al. Avian Influenza Viruses in Wild Land Birds in Northern Vietnam. Journal of Wildlife Diseases. 2012 Jan;48(1):195–200.

214. Rotinsulu DA, Setiyaningsih S, Siregar AA. Molecular detection of avian influenza virus from birds sold in a multi-species animal market at Jakarta-Indonesia. Bali Med J. 2017 Aug 4;6(3):75.

215. Poltep K, Ketchim N, Paungpin W, Prompiram P, Sedwisai P, Chamsai T, et al. A long-term serosurvey of avian influenza h5 among wild birds in Nakhon Sawan province, Thailand. Journal of Zoo and Wildlife Medicine. 2018 Jun;49(2):464–9.

216. De Marco MA, Foni E, Campitelli L, Raffini E, Delogu M, Donatelli I. Long-term Monitoring for Avian Influenza Viruses in Wild Bird Species in Italy. Vet Res Commun. 2003;27:107–14.

217. Dalessi S, Hoop R, Engels M. The 2005/2006 Avian Influenza Monitoring of Wild Birds and Commercial Poultry in Switzerland. Avian Diseases. 2007;51:355–8.

218. Peterson AT, Bush SE, Spackman E, Swayne DE, Ip HS. Influenza A Virus Infections in Land Birds, People's Republic of China. Emerg Infect Dis. 2008 Oct;14(10):1644–6.

219. Fujimoto Y, Ito H, Shinya K, Yamaguchi T, Usui T, Murase T, et al. Susceptibility of two species of wild terrestrial birds to infection with a highly pathogenic avian influenza virus of H5N1 subtype. Avian Pathology. 2010 Apr;39(2):95–8.

220. Pérez-Ramírez E, Gerrikagoitia X, Barral M, Höfle U. Detection of low pathogenic avian influenza viruses in wild birds in Castilla-La Mancha (south central Spain). Veterinary Microbiology. 2010 Dec;146(3–4):200–8.

221. Śmietanka K, Minta Z, Wyrostek K, Jóźwiak M, Olszewska M, Domańska-Blicharz K, et al. Susceptibility of Pigeons to Clade 1 and 2.2 High Pathogenicity Avian Influenza H5N1 Virus. Avian Diseases. 2011;55:106–12.

222. Leigh Perkins LE, Swayne DE. Pathogenicity of a Hong Kong–Origin H5N1 Highly Pathogenic Avian Influenza Virus for Emus, Geese, Ducks, and Pigeons. Avian Diseases. 2002 Jan;46(1):53–63.

223. Fang T-H, Lien Y-Y, Cheng M-C, Tsai H-J. Resistance of Immune-Suppressed Pigeons to Subtypes H5N2 and H6N1 Low Pathogenic Avian Influenza Virus. Avian Diseases. 2006 Jun;50(2):269–72.

224. Liu Y, Zhou J, Yang H, Yao W, Bu W, Yang B, et al. Susceptibility and transmissibility of pigeons to Asian lineage highly pathogenic avian influenza virus subtype H5N1. Avian Pathology. 2007 Dec;36(6):461–5.

225. Achenbach JE, Bowen RA. Transmission of avian influenza A viruses among species in an artificial barnyard. PLoS One. 2011;6(3).

226. Kwon J-H, Lee D-H, Jeong J-H, Yuk S-S, Erdene-Ochir T-O, Noh J-Y, et al. Isolation of an H5N8 Highly Pathogenic Avian Influenza Virus Strain from Wild Birds in Seoul, a Highly Urbanized Area in South Korea. Journal of Wildlife Diseases. 2017 Jul;53(3):630–5.

227. Xiang B, Han L, Gao P, You R, Wang F, Xiao J, et al. Spillover of Newcastle disease viruses from poultry to wild birds in Guangdong province, southern China. Infection, Genetics and Evolution. 2017 Nov;55:199–204.

228. Abolnik C, Stutchbury S, Hartman MJ. Experimental infection of racing pigeons (Columba livia domestica) with highly pathogenic Clade 2.3.4.4 sub-group B H5N8 avian influenza virus. Veterinary Microbiology. 2018 Dec;227:127–32.

229. Mansour SMG, ElBakrey RM, Ali H, Knudsen DEB, Eid AAM. Natural infection with highly pathogenic avian influenza virus H5N1 in domestic pigeons (Columba livia) in Egypt. Avian Pathology. 2014 Jul 4;43(4):319–24.

230. Hayashi T, Hiromoto Y, Chaichoune K, Patchimasiri T, Chakritbudsabong W, Prayoonwong N, et al. Host Cytokine Responses of Pigeons Infected with Highly Pathogenic Thai Avian Influenza Viruses of Subtype H5N1 Isolated from Wild Birds. Chakravortty D, editor. PLoS ONE. 2011 Aug 3;6(8):e23103.

231. Klopfleisch R, Werner O, Mundt E, Harder T, Teifke JP. Neurotropism of Highly Pathogenic Avian Influenza Virus A/Chicken/Indonesia/2003 (H5N1) in Experimentally Infected Pigeons (Columbia livia f. domestica). Vet Pathol. 2006 Jul;43(4):463–70.

232. Werner O, Starick E, Teifke J, Klopfleisch R, Prajitno TY, Beer M, et al. Minute excretion of highly pathogenic avian influenza virus A/chicken/Indonesia/2003 (H5N1) from experimentally infected domestic pigeons (Columbia livia) and lack of transmission to sentinel chickens. Journal of General Virology. 2007 Nov 1;88(11):3089–93.

233. Jia B, Shi J, Li Y, Shinya K, Muramoto Y, Zeng X, et al. Pathogenicity of Chinese H5N1 highly pathogenic avian influenza viruses in pigeons. Arch Virol. 2008 Oct;153(10):1821–6.

234. Uchida Y, Kanehira K, Takemae N, Hikono H, Saito T. Susceptibility of chickens, quail, and pigeons to an H7N9 human influenza virus and subsequent egg-passaged strains. Arch Virol. 2017 Jan;162(1):103–16.

235. Shriner SA, Root JJ, Mooers NL, Ellis JW, Stopak SR, Sullivan HJ, et al. Susceptibility of rock doves to low-pathogenic avian influenza A viruses. Archives of Virology. 2016 Mar;161(3):715–20.

236. Liu M, Guan Y, Peiris M, He S, Webby RJ, Perez D, et al. The Quest of Influenza A Viruses for New Hosts. Avian Diseases. 2003 Sep;47(s3):849–56.

237. Lillehaug A, Jonassen CM, Bergsjø B, Hofshagen M, Tharaldsen J, Nesse LL, et al. Screening of Feral Pigeon (Colomba livia), Mallard (Anas platyrhynchos) and Graylag Goose (Anser anser)

Populations for Campylobacter spp., Salmonella spp., Avian Influenza Virus and Avian Paramyxovirus. 2005;46(4):10.

238. Siengsanan-Lamont J, Robertson I, Blacksell SD, Ellis T, Fenwick S, Saengchoowong S, et al. Virological and molecular epidemiological investigations into the role of wild birds in the epidemiology of influenza A/H5N1 in central Thailand. Veterinary Microbiology. 2011 Mar 24;148(2–4):213–8.

239. El-Zoghby EF, Abdelwhab EM, Arafa A, Selim AA, Kholousy SG, Kilany WH, et al. Active surveillance of avian influenza virus in backyard birds in Egypt. The Journal of Applied Poultry Research. 2011 Dec 1;20(4):584–8.

240. Yao Y, Fu S, He B, Chen X, Shao Z, Yang W, et al. Complete Genome Sequences of an H5N1 Highly Pathogenic Avian Influenza Virus Isolated from Pigeon in China in 2012. Genome Announcements. 2015 Nov 12;3(6).

241. Abolnik C. A current review of avian influenza in pigeons and doves (Columbidae). Veterinary Microbiology. 2014 Jun;170(3–4):181–96.

242. Zhang T, Li R, Zhu G, Chang J, Xu B. First Detection of a Novel Reassortant Avian Influenza A(H5N6) Clade 2.3.2.1c Virus, Isolated from a Wild Bird in China. Roux S, editor. Microbiology Resource Announcements. 2019 Sep 5;8(36).

243. Van De Wiele A, Humeau A, Bronner A, Guillemain M, Bertault G, Guerin JL, et al. Épisode H5N8 d'influenza aviaire en France en 2016-2017 : quel rôle pour la faune sauvage ? Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation. 2017;79:5.

244. Khawaja JZ, Naeem K, Ahmad S. Surveillance of avian influenza viruses in wild birds in areas adjacent to epicenter of an out break in federal capital territory of Pakistan. International Journal of Poultry Science. 2005;4(1):39–43.

245. Li D, Li Z, Xie Z, Li M, Xie Z, Liu J, et al. Characterization of an Avian Influenza Virus H9N2 Strain Isolated from Dove in Southern China. Genome Announcements. 2018 May 3;6(18).

246. Jones JC, Sonnberg S, Webby RJ, Webster RG. Influenza A(H7N9) Virus Transmission between Finches and Poultry. Emerging Infectious Diseases. 2015 Apr;21(4):619–28.

247. Bertran K, Dolz R, Majó N. Pathobiology of avian influenza virus infection in minor gallinaceous species: a review. Avian Pathology. 2014 Jan 2;43(1):9–25.

248. Bertran K, Pérez-Ramírez E, Busquets N, Dolz R, Ramis A, Darji A, et al. Pathogenesis and transmissibility of highly (H7N1) and low (H7N9) pathogenic avian influenza virus infection in red-legged partridge (Alectoris rufa). Vet Res. 2011;42(1):24.

249. Bertran K, Dolz R, Busquets N, Gamino V, Vergara-Alert J, Chaves AJ, et al. Pathobiology and transmission of highly and low pathogenic avian influenza viruses in European quail (Coturnix c. coturnix). Vet Res. 2013;44(1):23.

250. Bertran K, Lee D-H, Pantin-Jackwood MJ, Spackman E, Balzli C, Suarez DL, et al. Pathobiology of Clade 2.3.4.4 H5Nx High-Pathogenicity Avian Influenza Virus Infections in Minor Gallinaceous Poultry Supports Early Backyard Flock Introductions in the Western United States in 2014-2015. J Virol. 2017 Nov 1;91(21).

251. Bonfante F, Patrono LV, Aiello R, Beato MS, Terregino C, Capua I. Susceptibility and intra-species transmission of the H9N2 G1 prototype lineage virus in Japanese quail and turkeys. Veterinary Microbiology. 2013 Jul;165(1–2):177–83.

252. Ebrahimi SM, Ziapour S, Tebianian M, Dabaghian M, Mohammadi M. Study of Infection with an Iranian Field-Isolated H9N2 Avian Influenza Virus in Vaccinated and Unvaccinated Japanese Quail. Avian Diseases. 2011;55:6.

253. Humberd J, Guan Y, Webster RG. Comparison of the Replication of Influenza A Viruses in Chinese Ring-Necked Pheasants and Chukar Partridges. Journal of Virology. 2006 Mar 1;80(5):2151–61.

254. Humberd J, Boyd K, Webster RG. Emergence of Influenza A Virus Variants after Prolonged Shedding from Pheasants. Journal of Virology. 2007 Apr 15;81(8):4044–51.

255. Isoda N, Sakoda Y, Kishida N, Bai G-R, Matsuda K, Umemura T, et al. Pathogenicity of a highly pathogenic avian influenza virus, A/chicken/Yamaguchi/7/04 (H5N1) in different species of birds and mammals. Arch Virol. 2006 Jul 3;151(7):1267–79.

256. Jeong O-M, Kim M-C, Kim M-J, Kang H-M, Kim H-R, Kim Y-J, et al. Experimental infection of chickens, ducks and quails with the highly pathogenic H5N1 avian influenza virus. J Vet Sci. 2009;10(1):53.

257. Lekdumrongsak T, Banlunara W, Tantilertcharoen R, Nonthabenjawan N, Pinpimai K, Sasipreeyajan J, et al. Pathogenicity and Transmission of Thai HPAI-H5N1 in Japanese Quails. Thai J Vet Med. 2013;43(4):10.

258. Makarova NV, Ozaki H, Kida H, Webster RG, Perez DR. Replication and transmission of influenza viruses in Japanese quail. Virology. 2003 May;310(1):8–15.

259. Nili H, Asasi K, Dadras H, Ebrahimi M. Pathobiology of H9N2 Avian Influenza Virus in Japanese Quail (Coturnix coturnix japonica). Avian Diseases. 2007;51:4.

260. Perez DR, Lim W, Seiler JP, Yi G, Peiris M, Shortridge KF, et al. Role of Quail in the Interspecies Transmission of H9 Influenza A Viruses: Molecular Changes on HA That Correspond to Adaptation from Ducks to Chickens. Journal of Virology. 2003 Mar 1;77(5):3148–56.

261. Saito T, Watanabe C, Takemae N, Chaisingh A, Uchida Y, Buranathai C, et al. Pathogenicity of highly pathogenic avian influenza viruses of H5N1 subtype isolated in Thailand for different poultry species. Veterinary Microbiology. 2009 Jan;133(1–2):65–74.

262. Sun H, Jiao P, Jia B, Xu C, Wei L, Shan F, et al. Pathogenicity in quails and mice of H5N1 highly pathogenic avian influenza viruses isolated from ducks. Veterinary Microbiology. 2011 Sep;152(3–4):258–65.

263. Thontiravong A, Wannaratana S, Tantilertcharoen R, Prakairungnamthip D, Tuanudom R, Sasipreeyajan J, et al. Comparative study of pandemic (H1N1) 2009, swine H1N1, and avian H3N2 influenza viral infections in quails. J Vet Sci. 2012;13(4):395.

264. Uno Y, Usui T, Soda K, Fujimoto Y, Takeuchi T, Ito H, et al. The Pathogenicity and Host Immune Response Associated with H5N1 Highly Pathogenic Avian Influenza Virus in Quail. J Vet Med Sci. 2013;75(4):451–7.

265. Yee KS, Cardona CJ, Carpenter TE. Transmission of low-pathogenicity avian influenza virus of subtype H6N2 from chickens to Pekin ducks and Japanese quail (Coturnix coturnix japonica). Avian Pathology. 2009 Feb;38(1):59–64.

266. Vidaña B, Dolz R, Busquets N, Ramis A, Sánchez R, Rivas R, et al. Transmission and immunopathology of the avian influenza virus A/Anhui/1/2013 (H7N9) human isolate in three commonly commercialized avian species. Zoonoses Public Health. 2018 May;65(3):312–21.

267. Ayala AJ, Hernandez SM, Olivier TL, Welch CN, Dimitrov KM, Goraichuk IV, et al. Experimental Infection and Transmission of Newcastle Disease Vaccine Virus in Four Wild Passerines. Avian Diseases. 2019 Apr 29;63(3):389.

268. Stanislawek W, Meers J, Wilks C, Horner G, Morgan C, Alexander D. A survey for paramyxoviruses in caged birds, wild birds, and poultry in New Zealand. New Zealand Veterinary Journal. 2001 Feb;49(1):18–23.

269. Ibu OJ, Okoye JOA, Adulugba EP, Chah KF, Shoyinka SVO, Salihu E, et al. Prevalence of Newcastle Disease Viruses in Wild and Captive Birds in Central Nigeria. International J of Poultry Science. 2009 Jun 1;8(6):574–8.

270. Munir T, Aslam A, Zahid B, Ahmed I. Potential of Commonly Resident Wild Birds towards Newcastle Disease Virus Transmission. Pakistan Veterinary Journal. 2015;35(1):106–7.

271. Zhu W, Dong J, Xie Z, Liu Q, Khan MI. Phylogenetic and pathogenic analysis of Newcastle disease virus isolated from house sparrow (Passer domesticus) living around poultry farm in southern China. Virus Genes. 2010 Apr;40(2):231–5.

272. Barbezange C, Jestin V. Monitoring of pigeon paramyxovirus type-1 in organs of pigeons naturally infected with *Salmonella* Typhimurium. Avian Pathology. 2003 Jun;32(3):277–83.

273. Kapczynski DR, Wise MG, King DJ. Susceptibility and Protection of Naïve and Vaccinated Racing Pigeons (Columbia livia) Against Exotic Newcastle Disease Virus from the California 2002–2003 Outbreak. Avian Diseases. 2006 Sep;50(3):336–41.

274. Guo H, Liu X, Han Z, Shao Y, Chen J, Zhao S, et al. Phylogenetic analysis and comparison of eight strains of pigeon paramyxovirus type 1 (PPMV-1) isolated in China between 2010 and 2012. Arch Virol. 2013 Jun;158(6):1121–31.

275. Śmietanka K, Olszewska M, Domańska-Blicharz K, Bocian Ł, Minta Z. Experimental Infection of Different Species of Birds with Pigeon Paramyxovirus Type 1 Virus—Evaluation of Clinical Outcomes, Viral Shedding, and Distribution in Tissues. Avian Diseases. 2014 Dec;58(4):523–30.

276. Ellakany HF, Elbestawy AR, Abd El-Hamid HS, Zedan RE, Gado AR, Taha AE, et al. Role of Pigeons in the Transmission of Avian Avulavirus (Newcastle Disease-Genotype VIId) to Chickens. Animals. 2019 Jun 10;9(6):338.

277. Aziz-ul-Rahman, Rohaim MA, El Naggar RF, Mustafa G, Chaudhry U, Shabbir MZ. Comparative clinico-pathological assessment of velogenic (sub-genotype VIIi) and mesogenic (sub-genotype VIm) *Avian avulavirus* 1 in chickens and pigeons. Avian Pathology. 2019 Nov 2;48(6):610–21.

278. Xiang B, You R, Kang Y, Xie P, Zhu W, Sun M, et al. Host immune responses of pigeons infected with Newcastle disease viruses isolated from pigeons. Microbial Pathogenesis. 2019 Feb;127:131–7.

279. Wakamatsu N, King DJ, Kapczynski DR, Seal BS, Brown CC. Experimental Pathogenesis for Chickens, Turkeys, and Pigeons of Exotic Newcastle Disease Virus from an Outbreak in California during 2002-2003. Vet Pathol. 2006 Nov;43(6):925–33.

280. Carrasco AOT, Seki MC, de Freitas Raso T, Paulillo AC, Pinto AA. Experimental infection of Newcastle disease virus in pigeons (Columba livia): Humoral antibody response, contact transmission and viral genome shedding. Veterinary Microbiology. 2008 May;129(1–2):89–96.

281. Carrasco AOT, Seki MC, Benevenute JL, Ikeda P, Pinto AA. Experimental infection with Brazilian Newcastle disease virus strain in pigeons and chickens. Brazilian Journal of Microbiology. 2016 Jan;47(1):231–42.

282. Dortmans JCFM, Koch G, Rottier PJM, Peeters BPH. A comparative infection study of pigeon and avian paramyxovirus type 1 viruses in pigeons: evaluation of clinical signs, virus shedding and seroconversion. Avian Pathology. 2011 Apr;40(2):125–30.

283. Carrasco AOT, Seki MC, de Sousa RLM, Raso TF, Pinto AA. Protection levels of vaccinated pigeons (Columba livia) against a highly pathogenic newcastle disease virus strain. Trop Anim Health Prod. 2009 Oct;41(7):1325–33.

284. Kang Y, Xiang B, Yuan R, Zhao X, Feng M, Gao P, et al. Phylogenetic and Pathotypic Characterization of Newcastle Disease Viruses Circulating in South China and Transmission in Different Birds. Front Microbiol. 2016 Feb 9;7.

285. Kinde H, Hullinger PJ, Charlton B, McFarland M, Hietala SK, Velez V, et al. The Isolation of Exotic Newcastle Disease (END) Virus from Nonpoultry Avian Species Associated with the Epidemic of END in Chickens in Southern California: 2002–2003. Avian Diseases. 2005 Jun;49(2):195–8.

286. Pedersen K, Marks DR, Afonso CL, Stopak SR, Williams-Coplin D, Dimitrov KM, et al. Identification of Avian Paramyxovirus Serotype-1 in Wild Birds in the USA. Journal of Wildlife Diseases. 2016 Jul;52(3):657–62.

287. Zanetti F, Mattiello R, Garbino C, Kaloghlian A, Terrera MV, Boviez J, et al. Biological and Molecular Characterization of a Pigeon Paramyxovirus Type-1 Isolate Found in Argentina. Avian Diseases. 2001 Jul;45(3):567.

288. Ujvari D. Phylogenetic analysis reveals extensive evolution of avian paramyxovirus type 1 strains of pigeons (Columba livia) and suggests multiple species transmission. Virus Research. 2003 Oct;96(1–2):63–73.

289. Kim LM, King DJ, Guzman H, Tesh RB, da Rosa APAT, Bueno R, et al. Biological and Phylogenetic Characterization of Pigeon Paramyxovirus Serotype 1 Circulating in Wild North American Pigeons and Doves. Journal of Clinical Microbiology. 2008 Oct 1;46(10):3303–10.

290. Śmietanka K, Minta Z. Isolation of an atypical pigeon paramyxovirus type 1 in Poland. Polish Journal of Veterinary Sciences. 2011 Dec 1;14(1):141–3.

291. Bogoyavlenskiy A, Berezin V, Prilipov A, Usachev E, Korotetskiy I, Zaitceva I, et al. Characterization of pigeon paramyxoviruses (Newcastle disease virus) isolated in Kazakhstan in 2005. Virol Sin. 2012 Apr;27(2):93–9.

292. Van Borm S, Obishakin E, Joannis T, Lambrecht B, van den Berg T. Further evidence for the widespread co-circulation of lineages 4b and 7 velogenic Newcastle disease viruses in rural Nigeria. Avian Pathology. 2012 Aug;41(4):377–82.

293. Snoeck CJ, Marinelli M, Charpentier E, Sausy A, Conzemius T, Losch S, et al. Characterization of Newcastle Disease Viruses in Wild and Domestic Birds in Luxembourg from 2006 to 2008. Applied and Environmental Microbiology. 2013 Jan 15;79(2):639–45.

294. Snoeck CJ, Adeyanju AT, Owoade AA, Couacy-Hymann E, Alkali BR, Ottosson U, et al. Genetic Diversity of Newcastle Disease Virus in Wild Birds and Pigeons in West Africa. Applied and Environmental Microbiology. 2013 Dec 15;79(24):7867–74.

295. Madadgar O, Karimi V, Nazaktabar A, Kazemimanesh M, Ghafari MM, Azimi Dezfouli SM, et al. A study of Newcastle disease virus obtained from exotic caged birds in Tehran between 2009 and 2010. Avian Pathology. 2013 Feb;42(1):27–31.

296. Pchelkina IP, Manin TB, Kolosov SN, Starov SK, Andriyasov AV, Chvala IA, et al. Characteristics of Pigeon Paramyxovirus Serotype-1 Isolates (PPMV-1) from the Russian Federation from 2001 to 2009. Avian Diseases. 2013 Mar;57(1):2–7.

297. Damena D, Fusaro A, Sombo M, Belaineh R, Heidari A, Kebede A, et al. Characterization of Newcastle disease virus isolates obtained from outbreak cases in commercial chickens and wild pigeons in Ethiopia. SpringerPlus. 2016 Dec;5(476):8.

298. Rezaei Far A, Peighambari SM, Pourbakhsh SA, Ashtari A, Soltani M. Co-circulation of genetically distinct groups of avian paramyxovirus type 1 in pigeon Newcastle disease in Iran. Avian Pathology. 2017 Jan 2;46(1):36–43.

299. Isidoro-Ayza M, Afonso CL, Stanton JB, Knowles S, Ip HS, White CL, et al. Natural Infections With Pigeon Paramyxovirus Serotype 1: Pathologic Changes in Eurasian Collared-Doves (Streptopelia decaocto) and Rock Pigeons (Columba livia) in the United States. Veterinary Pathology. 2017 Jul;54(4):695–703.

300. Terregino C, Cattoli G, Grossele B, Bertoli E, Tisato E, Capua I. Characterization of Newcastle disease virus isolates obtained from Eurasian collared doves (Streptopelia decaocto) in Italy. Avian Pathology. 2003 Feb;32(1):63–8.

301. Oladele S, Enam S, Okubanjo O. Pathogenic Haemoparasites and Antibody to Newcastle Disease Virus from Apparently Healthy Wild Birds in Zaria, Nigeria. Vet World. 2012;13.

302. Schuler KL, Green DE, Justice-Allen AE, Jaffe R, Cunningham M, Thomas NJ, et al. Expansion of an Exotic Species and Concomitant Disease Outbreaks: Pigeon Paramyxovirus in Free-Ranging Eurasian Collared Doves. EcoHealth. 2012 Jun;9(2):163–70.

303. Obanda V, Michuki G, Jowers MJ, Rumberia C, Mutinda M, Lwande OW, et al. Complete genomic sequence of virulent pigeon paramyxovirus in laughing doves (Streptopelia senegalensis) in Kenya. Journal of Wildlife Diseases. 2016 Jul;52(3):599–608.

304. Oluwayelu DO, Adebiyi AI, Olaniyan I, Ezewele P, Aina O. Occurrence of Newcastle Disease and Infectious Bursal Disease Virus Antibodies in Double-Spurred Francolins in Nigeria. Journal of Veterinary Medicine. 2014;2014:1–5.

305. Aldous EW, Alexander DJ. Newcastle disease in pheasants (Phasianus colchicus): A review. The Veterinary Journal. 2008 Feb;175(2):181–5.

306. Lima FS, Santin ES, Paulilo AC, Junior LD, Barbosa de Moraes VM, Schocken - Iturrino RPS-I. Japanese Quail (Coturnix coturnix japonica) as Newcastle Disease Virus Carrier. International J of Poultry Science. 2004 Jul 1;3(7):483–4.

307. Mohamed MA, Hafez MSA. The Susceptibility of Japanese Quails to the Infection with Chicken Originated Newcastle Disease Virus. Journal of Advanced Veterinary Research. 2016;6(1):7.

308. Susta L, Segovia D, Olivier TL, Dimitrov KM, Shittu I, Marcano V, et al. Newcastle Disease Virus Infection in Quail. Vet Pathol. 2018 Sep;55(5):682–92.

309. Mazlan LF, Bachek NF, Mahamud SNA, Idris LH, Wei TS, Omar AR, et al. The positive expression of genotype VII Newcastle disease virus (Malaysian isolate) in Japanese quails (Coturnix coturnix japonica). Vet World. 2017 May;10(5):542–8.

310. Naguib MM, Chen H, Wong P-C, Harder TC, Beer M, Wernery U, et al. Outbreaks of highly pathogenic avian influenza H5N1 clade 2.3.2.1c in hunting falcons and kept wild birds in Dubai implicate intercontinental virus spread. Journal of General Virology. 2015 Nov 1;96(11):3212–22.

311. Manvell RJ, McKinney P, Wernery U, Frost K. Isolation of a highly pathogenic influenza A virus of subtype H7N3 from a peregrine falcon (Falco peregrinus). Avian Pathology. 2000 Dec;29(6):635–7.

312. Wernery U, Remple JD, Neumann U, Alexander DJ, Manvell RJ, Kaaden O-R. Avian Paramyxovirus Serotype 1 (Newcastle Disease Virus) - Infections in Falcons. Journal of Veterinary Medicine, Series B. 1992 Jan 12;39(1–10):153–8.

313. Wernery U, Wernery R, Zachariah R, Kinne J. Salmonellosis in Relation to Chlamydiosis and Pox and Salmonella Infections in Captive Falcons in the United Arab Emirates. Journal of Veterinary Medicine, Series B. 1998 Jan 12;45(1–10):577–83.

314. Lau SKP, Wong EYM, Tsang C-C, Ahmed SS, Au-Yeung RKH, Yuen K-Y, et al. Discovery and Sequence Analysis of Four Deltacoronaviruses from Birds in the Middle East Reveal Interspecies Jumping with Recombination as a Potential Mechanism for Avian-to-Avian and Avian-to-Mammalian Transmission. J Virol. 2018 May 16;92(15).

315. Ledwoñ A, Bailey T, Lloyd C, Wiêckowski T, Kinne J, Silvanose C, et al. Prevalence of circovirus and adenovirus in pigeons in Dubai. 2011;6.

316. Münch S, Braun P, Wernery U, Kinne J, Pees M, Flieger A, et al. Prevalence, serovars, phage types, and antibiotic susceptibilities of Salmonella strains isolated from animals in the United Arab Emirates from 1996 to 2009. Trop Anim Health Prod. 2012 Oct;44(7):1725–38.

317. Schmidt V, Spergser J, Cramer K, Di Somma A, Krautwald-Junghanns M-E, Bailey T. Mycoplasmas Isolated from Stone Curlews (Burhinus oedicnemus) Used in Falconry in the United Arab Emirates. Journal of Zoo and Wildlife Medicine. 2009 Jun;40(2):316–20.

318. Bailey TA, Silvanose C, Manvell R, Gough RE, Kinne J, Combreau O, et al. Medical dilemmas associated with rehabilitating confiscated houbara bustards (Chlamydotis undulata macqueenii) after avian pox and paramyxovirus type 1 infection. Journal of wildlife diseases. 2002;38(3):518–532.

319. Bailey T, Silvanose C-D, Naldo J, Combreau O, Launay F, Wernery U, et al. Health considerations of the rehabilitation of illegally traded houbara bustards Chlamydotis undulata macqueenii in the Middle East. Oryx. 2000;34(4):325–334.

320. Lampen F, Bailey TA, Combreau O. Medical Rehabilitation and Quarantine of Illegally Traded Macqueen's Bustard (Chlamydotis macqueenii) in the United Arab Emirates. Journal of Avian Medicine and Surgery. 2005 Mar;19(1):35–45.

321. Schuster RK, Woo PCY, Poon RWS, Lau SKP, Sivakumar S, Kinne J. Chlamydotis macqueenii and C. undulata (Aves: Otididae) are new hosts for Caryospora megafalconis (Apicomplexa: Eimeriidae) and proposal of the genus Avispora gen. nov. Parasitology Research. 2016 Nov;115(11):4389–95.

322. Jones A, Bailey TA, Nicholls PK, Samour JH, Naldo J. Cestode and acanthocephalan infections in captive bustards: new host and location records, with data on pathology, control, and preventive medicine. Journal of Zoo and Wildlife Medicine. 1996;27(2):201–8.

323. Jones A, Bailey TA, Nothelfer HB, Gibbons LM, Samour JH, Al Bowardi M, et al. Parasites of wild houbara bustards in the United Arab Emirates. Journal of Helminthology. 1996;70:21–5.

324. Williams RA, Peterson AT. Ecology and geography of avian influenza (HPAI H5N1) transmission in the Middle East and northeastern Africa. International Journal of Health Geographics. 2009;8(1):47.

325. Body MH, Alrarawahi AH, Alhubsy SS, Saravanan N, Rajmony S, Mansoor MK. Characterization of Low Pathogenic Avian Influenza Virus Subtype H9N2 Isolated from Free-Living Mynah Birds (Acridotheres tristis) in the Sultanate of Oman. Avian Diseases. 2015 Jun;59(2):329–34.

326. Ababneh M, Ferreira HL, Khalifeh M, Suarez DL, Afonso CL. First Genome Sequence of Newcastle Disease Virus of Genotype VIIi from Jordan. Microbiology Resource Announcements. 2018 Dec 13;7(23).

327. Al-Natour MQ, Abo-Shehada MN. Sero-prevalence of avian influenza among broiler-breeder flocks in Jordan. Preventive Veterinary Medicine. 2005 Aug;70(1–2):45–50.

328. Fereidouni SR, Werner O, Starick E, Beer M, Harder TC, Aghakhan M, et al. Avian influenza virus monitoring in wintering waterbirds in Iran, 2003-2007. Virology Journal. 2010;7(1):43.

329. Saadat Y, Ghafouri SA, Tehrani F, Langeroudi AG. An active serological survey of antibodies to newcastle disease and avian influenza (H9N2) viruses in the unvaccinated backyard poultry in Bushehr province,Iran, 2012–2013. Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine. 2014 May;4:S213–6.

330. Fallah Mehrabadi MH, Bahonar AR, Vasfi Marandi M, Sadrzadeh A, Tehrani F, Salman MD. Sero-survey of Avian Influenza in backyard poultry and wild bird species in Iran—2014. Preventive Veterinary Medicine. 2016 Jun;128:1–5.

331. Wiseman A, Berman EM, Klement E. Risk factors for Newcastle disease in broiler farms in Israel. Preventive Veterinary Medicine. 2018 Jan;149:92–7.

332. Ibrahim E, Sirawan A, El-Bazzal B, El Hage J, Abi Said M, Zaraket H, et al. Complete Genome Sequence of the First H5N1 Avian Influenza Virus Isolated from Chickens in Lebanon in 2016. Genome Announc. 2016 Oct 27;4(5).

333. Abozaid KGA, Aly MM, Abdel-Moneim AS, El-Kady MF. Widespread of H5N1 infections in apparently healthy backyard poultry. Tropical Animal Health and Production. 2016 Aug;48(6):1221–6.

334. Fadel HM, Afifi R. Investigation of avian influenza infection in wild birds in Ismailia and Damietta cities, Egypt. Veterinary World. 2017 Jun;10(6):695–701.

335. Hassan KE, El-Kady MF, EL-Sawah AAA, Luttermann C, Parvin R, Shany S, et al. Respiratory disease due to mixed viral infections in poultry flocks in Egypt between 2017 and 2018: Upsurge of highly pathogenic avian influenza virus subtype H5N8 since 2018. Transbound Emerg Dis. 2019 Jul 11;tbed.13281.

336. Naguib MM, Verhagen JH, Samy A, Eriksson P, Fife M, Lundkvist Å, et al. Avian influenza viruses at the wild–domestic bird interface in Egypt. Infection Ecology & Epidemiology. 2019 Jan;9(1):1575687.

337. Shehata AA, Sedeik ME, Elbestawy AR, Zain El-Abideen MA, Ibrahim HH, Kilany WH, et al. Co-infections, genetic, and antigenic relatedness of avian influenza H5N8 and H5N1 viruses in domestic and wild birds in Egypt. Poultry Science. 2019 Jun 1;98(6):2371–9.

338. Kayed A, Kandeil A, Gomaa M, El-Shesheny R, Mahmoud S, Hegazi N, et al. Kayed et al, 2019, Surveillance for avian influenza viruses in wild birds at live bird markets, Egypt, 2014-2016.pdf. Influenza and Other Respiratory Viruses. 2019;13:407–14.

339. Gaidet N, Dodman T, Caron A, Balanca G, Goutard F, Cattoli G, et al. Influenza Surveillance in Wild Birds in Eastern Europe, the Middle East, and Africa: Preliminary Results from an Ongoing FAO-led Survey. Journal of Wildlife Diseases. 2007;43(3).

340. Cumming GS, Caron A, Abolnik C, Cattoli G, Bruinzeel LW, Burger CE, et al. The Ecology of Influenza A Viruses in Wild Birds in Southern Africa. EcoHealth. 2011 Mar;8(1):4–13.

341. Li M, Liu H, Bi Y, Sun J, Wong G, Liu D, et al. Highly Pathogenic Avian Influenza A(H5N8) Virus in Wild Migratory Birds, Qinghai Lake, China. Emerging Infectious Diseases. 2017 Apr;23(4):637–41.

342. Wajid A, Dimitrov KM, Wasim M, Rehmani SF, Basharat A, Bibi T, et al. Repeated isolation of virulent Newcastle disease viruses in poultry and captive non-poultry avian species in Pakistan from 2011 to 2016. Preventive Veterinary Medicine. 2017 Jul;142:1–6.

343. Wanyana A, Mugimba KK, Bosco OJ, Kirunda H, Nakavuma JL, Teillaud A, et al. Genotypic characterisation of Avian paramyxovirus type-1 viruses isolated from aquatic birds in Uganda. Onderstepoort Journal of Veterinary Research. 2018 Jun 25;85(1).

344. Gaidet N, Cappelle J, Takekawa JY, Prosser DJ, Iverson SA, Douglas DC, et al. Potential spread of highly pathogenic avian influenza H5N1 by wildfowl: dispersal ranges and rates determined

from large-scale satellite telemetry: Potential dispersal of H5N1 HPAI virus by wildfowl. Journal of Applied Ecology. 2010 Oct;47(5):1147–57.

345. de Araujo J, de Azevedo Júnior SM, Gaidet N, Hurtado RF, Walker D, Thomazelli LM, et al. Avian Influenza Virus (H11N9) in Migratory Shorebirds Wintering in the Amazon Region, Brazil. Samaan G, editor. PLoS ONE. 2014 Oct 16;9(10):e110141.

346. Verhagen JH, van Dijk JGB, Vuong O, Bestebroer T, Lexmond P, Klaassen M, et al. Migratory Birds Reinforce Local Circulation of Avian Influenza Viruses. Lierz M, editor. PLoS ONE. 2014 Nov 12;9(11):e112366.

347. Mase M, Kanehira K. Surveillance of avian paramyxovirus serotype-1 in migratory waterfowls in Japan between 2011 and 2013. The Journal of Veterinary Medical Science. 2015;77(3):381–5.

348. Wille M, Avril A, Tolf C, Schager A, Larsson S, Borg O, et al. Temporal dynamics, diversity, and interplay in three components of the virodiversity of a Mallard population: Influenza A virus, avian paramyxovirus and avian coronavirus. Infection, Genetics and Evolution. 2015 Jan;29:129–37.

349. Bevins SN, Dusek RJ, White CL, Gidlewski T, Bodenstein B, Mansfield KG, et al. Widespread detection of highly pathogenic H5 influenza viruses in wild birds from the Pacific Flyway of the United States. Scientific Reports. 2016 Sep;6(1).

350. Xu Y, Gong P, Wielstra B, Si Y. Southward autumn migration of waterfowl facilitates cross-continental transmission of the highly pathogenic avian influenza H5N1 virus. Scientific Reports. 2016 Sep;6(1).

351. The Global Consortium for H5N8 and Related Influenza Viruses. Role for migratory wild birds in the global spread of avian influenza H5N8. Science. 2016 Oct 14;354(6309):213–7.

352. Reeves AB, Hall JS, Poulson RL, Donnelly T, Stallknecht DE, Ramey AM. Influenza A virus recovery, diversity, and intercontinental exchange: A multi-year assessment of wild bird sampling at Izembek National Wildlife Refuge, Alaska. Melcher U, editor. PLOS ONE. 2018 Apr 5;13(4):e0195327.

353. Lisovski S, van Dijk JGB, Klinkenberg D, Nolet BA, Fouchier RAM, Klaassen M. The roles of migratory and resident birds in local avian influenza infection dynamics. Journal of Applied Ecology. 2018 Apr 19;0(0):1–13.

354. Fereidouni SR, Harder TC, Gaidet N, Ziller M, Hoffmann B, Hammoumi S, et al. Saving resources: Avian influenza surveillance using pooled swab samples and reduced reaction volumes in real-time RT-PCR. Journal of Virological Methods. 2012 Dec;186(1–2):119–25.

355. Fouchier RAM, Bestebroer TM, Herfst S. Detection of Influenza A Viruses from Different Species by PCR Amplification of Conserved Sequences in the Matrix Gene. Journal of Clinical Microbiology. 2000 Nov;38(11):4096–101.

356. Wise MG, Suarez DL, Seal BS, Pedersen JC, Senne DA, King DJ, et al. Development of a Real-Time Reverse-Transcription PCR for Detection of Newcastle Disease Virus RNA in Clinical Samples. Journal of Clinical Microbiology. 2004 Jan 1;42(1):329–38.

357. Phipps LP, Essen SC, Brown IH. Genetic subtyping of influenza A viruses using RT-PCR with a single set of primers based on conserved sequences within the HA2 coding region. Journal of Virological Methods. 2004 Dec;122(1):119–22.

358. Seal BS, King DJ, Bennett J. Characterization of Newcastle Disease Virus Isolates by Reverse Transcription PCR Coupled to Direct Nucleotide Sequencing and Development of Sequence Database for Pathotype Prediction and Molecular Epidemiological Analysis. Journal of Clinical Microbiology. 1995 Oct;33(10):2624–30.

359. Croville G, Foret C, Heuillard P, Senet A, Delpont M, Mouahid M, et al. Disclosing respiratory co-infections: a broad-range panel assay for avian respiratory pathogens on a nanofluidic PCR platform. Avian Pathology. 2018 May 4;47(3):253–60.

360. Clermont O, Bonacorsi S, Bingen E. Rapid and Simple Determination of the Escherichia coli Phylogenetic Group. Applied and Environmental Microbiology. 2000 Oct 1;66(10):4555–8.

361. Clermont O, Christenson JK, Denamur E, Gordon DM. The Clermont Escherichia coli phylo-typing method revisited: improvement of specificity and detection of new phylo-groups. Environmental Microbiology Reports. 2013 Feb;5(1):58–65.

362. Mahmoudian A, Kirkpatrick NC, Coppo M, Lee S-W, Devlin JM, Markham PF, et al. Development of a SYBR Green quantitative polymerase chain reaction assay for rapid detection and quantification of infectious laryngotracheitis virus. Avian Pathology. 2011 Jun;40(3):237–42.

363. Choquet R, Sanz-Aguilar A, Doligez B, Nogué E, Pradel R, Gustafsson L, et al. Estimating demographic parameters from capture-recapture data with dependence among individuals within clusters. Freckleton R, editor. Methods in Ecology and Evolution. 2013 May;4(5):474–82.

364. Conn PB, Cooch EG. Multistate capture-recapture analysis under imperfect state observation: an application to disease models. Journal of Applied Ecology. 2009 Apr;46(2):486–92.

365. Cooch EG, Conn PB, Ellner SP, Dobson AP, Pollock KH. Disease dynamics in wild populations: modeling and estimation: a review. Journal of Ornithology. 2012 Feb;152(S2):485–509.

366. Grear DA, Dusek RJ, Walsh DP, Hall JS. NO EVIDENCE OF INFECTION OR EXPOSURE TO HIGHLY PATHOGENIC AVIAN INFLUENZAS IN PERIDOMESTIC WILDLIFE ON AN AFFECTED POULTRY FACILITY. Journal of Wildlife Diseases. 2017 Jan;53(1):37–45.

367. Guimarães M, Hurtado R, Bello C, Vanstreels R, Ferreira A. SURVEILLANCE FOR NEWCASTLE DISEASE VIRUS, AVIAN INFLUENZA VIRUS AND MYCOPLASMA GALLISEPTICUM IN WILD BIRDS NEAR COMMERCIAL POULTRY FARMS SURROUNDED BY ATLANTIC RAINFOREST REMNANTS, SOUTHEASTERN BRAZIL. Revista Brasileira de Ciência Avícola. 2016 Sep;18(3):387–94.

368. Houston DD, Azeem S, Lundy CW, Sato Y, Guo B, Blanchong JA, et al. Evaluating the role of wild songbirds or rodents in spreading avian influenza virus across an agricultural landscape. PeerJ. 2017 Dec 13;5:e4060.

369. Shriner SA, Root JJ, Lutman MW, Kloft JM, VanDalen KK, Sullivan HJ, et al. Surveillance for highly pathogenic H5 avian influenza virus in synanthropic wildlife associated with poultry farms during an acute outbreak. Scientific Reports [Internet]. 2016 Dec [cited 2018 May 18];6(1). Available from: http://www.nature.com/articles/srep36237

370. Hassan MM, Hoque MdA, Debnath NC, Yamage M, Klaassen M. Are Poultry or Wild Birds the Main Reservoirs for Avian Influenza in Bangladesh? EcoHealth. 2017 Sep;14(3):490–500.

371. Swayne DE, editor. Animal influenza. Second edition. Ames, Iowa Chichester Oxford: Wiley Blackwell; 2017. 634 p.

372. Krauss S, Stallknecht DE, Slemons RD, Bowman AS, Poulson RL, Nolting JM, et al. The enigma of the apparent disappearance of Eurasian highly pathogenic H5 clade 2.3.4.4 influenza A viruses in North American waterfowl. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2016 Aug 9;113(32):9033–8.

373. Suarez DL. Newcastle Disease, Other Avian Paramyxoviruses, and Avian Metapneumovirus Infections. In: Diseases of Poultry. John Wiley & Sons, Ltd; 2017. p. 87–138.

374. Vrdoljak A, Halas M, Süli T. Vaccination of broilers against Newcastle disease in the presence of maternally derived antibodies. Tierarztl Prax Ausg G. 2017;45(03):151–8.

375. Jennelle CS, Cooch EG, Conroy MJ, Senar JC. State-specific detection probabilities and disease prevalence. Ecological Applications. 2007 Jan;17(1):154–67.

376. Buzdugan SN, Vergne T, Grosbois V, Delahay RJ, Drewe JA. Inference of the infection status of individuals using longitudinal testing data from cryptic populations: Towards a probabilistic approach to diagnosis. Scientific Reports. 2017 Dec;7(1).

377. Office international des épizooties. Handbook on import risk analysis for animals and animals products. Paris: OIE; 2005.

378. Office international des épizooties. Handbook on import risk analysis for animals and animals products. Paris: OIE; 2005.

379. Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments. Une méthode quantitative d'estimation du risque en santé animale. 2008.

380. Scott AB, Toribio J-A, Singh M, Groves P, Barnes B, Glass K, et al. Low Pathogenic Avian Influenza Exposure Risk Assessment in Australian Commercial Chicken Farms. Front Vet Sci. 2018 Apr 26;5:68.

381. Hernández-Jover M, Schemann K, East IJ, Toribio J-ALML. Evaluating the risk of avian influenza introduction and spread among poultry exhibition flocks in Australia. Preventive Veterinary Medicine. 2015 Jan;118(1):128–41.

382. Kwon J-H, Noh YK, Lee D-H, Yuk S-S, Erdene-Ochir T-O, Noh J-Y, et al. Experimental infection with highly pathogenic H5N8 avian influenza viruses in the Mandarin duck ( Aix galericulata ) and domestic pigeon ( Columba livia domestica ). Veterinary Microbiology. 2017 May;203:95–102.

383. Xiang B, Liang J, You R, Han L, Mei K, Chen L, et al. Pathogenicity and transmissibility of a highly pathogenic avian influenza virus H5N6 isolated from a domestic goose in Southern China. Veterinary Microbiology. 2017 Dec;212:16–21.

384. Yamamoto Y, Nakamura K, Yamada M, Mase M. Limited Susceptibility of Pigeons Experimentally Inoculated with H5N1 Highly Pathogenic Avian Influenza Viruses. J Vet Med Sci. 2012;74(2):205–8.

385. Guo H, Liu X, Xu Y, Han Z, Shao Y, Kong X, et al. A comparative study of pigeons and chickens experimentally infected with PPMV-1 to determine antigenic relationships between PPMV-1 and NDV strains. Veterinary Microbiology. 2014 Jan;168(1):88–97.

386. Gonzales JL, Stegeman JA, Koch G, de Wit SJ, Elbers ARW. Rate of introduction of a low pathogenic avian influenza virus infection in different poultry production sectors in the Netherlands: Rate of introduction of a LPAIv infection. Influenza and Other Respiratory Viruses. 2013 Jan;7(1):6–10.

387. Sims LD, Weaver J, Swayne DE. Epidemiology of avian influenza in agricultural and other man-made systems. In: Swayne DE, editor. Animal Influenza [Internet]. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.; 2016 [cited 2020 Apr 30]. p. 302–36. Available from: http://doi.wiley.com/10.1002/9781118924341.ch12

388. Stallknecht DE, Brown J. D. Tenacity of avian influenza viruses. Rev Sci Tech OIE. 2009 Apr 1;28(1):59–67.

389. Meister T, Lussy H, Bakonyi T, Šikutová S, Rudolf I, Vogl W, et al. Serological evidence of continuing high Usutu virus (Flaviviridae) activity and establishment of herd immunity in wild birds in Austria. Veterinary Microbiology. 2008 Mar 18;127(3–4):237–48.

390. Carter SP, Roy SS, Cowan DP, Massei G, Smith GC, Ji W, et al. Options for the Control of Disease 2: Targeting Hosts. In: Delahay RJ, Smith GC, Hutchings MR, editors. Management of Disease in Wild Mammals. Tokyo: Springer Japan; 2009. p. 121–46.

391. Beggs R, Tulloch AIT, Pierson J, Blanchard W, Crane M, Lindenmayer D. Patch-scale culls of an overabundant bird defeated by immediate recolonization. Ecol Appl. 2019 Apr;29(3):e01846.

392. Grarock K, Tidemann CR, Wood JT, Lindenmayer DB. Understanding basic species population dynamics for effective control: a case study on community-led culling of the common myna (Acridotheres tristis). Biol Invasions. 2014 Jul;16(7):1427–40.

393. Bosh M, Oro D, Cantos FJ, Zabala M. Bosh et al, 2000, Short-term effects of culling on the ecology and population dynamics of the yellow-legged gull.pdf. Journal of Applied Ecology. 2000;37:369–85.

394. Bestman M, de Jong W, Wagenaar J-P, Weerts T. Presence of avian influenza risk birds in and around poultry free-range areas in relation to range vegetation and openness of surrounding landscape. Agroforest Syst. 2018 Aug;92(4):1001–8.

395. Bishop J, McKay H, Parrott D, Allan J. Bird Scaring Techniques. 2003;53.

396. Racicot M, Vaillancourt JP. Biosecurity & poultry production. In: Manual of Poultry Diseases. 2015. p. 553–61.

397. Katsnelson E, Motro U, Feldman MW, Lotem A. Individual-learning ability predicts social-foraging strategy in house sparrows. Proc R Soc B. 2011 Feb 22;278(1705):582–9.

398. Arbilly M, Motro U, Feldman MW, Lotem A. Co-evolution of learning complexity and social foraging strategies. Journal of Theoretical Biology. 2010 Dec;267(4):573–81.

399. Del Hoyo J. Handbook of the Birds of the World, Volume 14: Bush-Shrikes to Old World Sparrows. 2009.

400. Moudrá L, Zasadil P, Moudrý V, Šálek M. What makes new housing development unsuitable for house sparrows (Passer domesticus)? Landscape and Urban Planning. 2018 Jan;169:124–30.

401. Summers-Smith JD. The decline of the House Sparrow: a review. British Birds. 2003;8.

402. Vincent KE. Investigating the causes of the decline of the urban House Sparrow Passer domesticus population in Britain. 2005;303.

403. BirdLife International. 2018. Passer domesticus (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T103818789A129643357.

404. Del Hoyo J. Handbook of the Birds of the World, Volume 10: Cuckoo-Shrikes to Thrushes. 2005.

405. BirdLife International. 2018. Pycnonotus leucotis. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22712687A132101885.

406. Del Hoyo J. Handbook of the Birds of the World, Volume 4: Sandgrouse to Cuckoos. 1997.

407. BirdLife International. 2018. Spilopelia senegalensis. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22690445A132060894.

408. Scheidt SN, Hurlbert AH. Range Expansion and Population Dynamics of an Invasive Species: The Eurasian Collared-Dove (Streptopelia decaocto). Moskát C, editor. PLoS ONE. 2014 Oct 29;9(10).

409. BirdLife International. 2018. Streptopelia decaocto. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22727811A132178595.

410. Marlier D, Vindevogel H. Viral infections in pigeons. The Veterinary Journal. 2006 Jul;172(1):40–51.

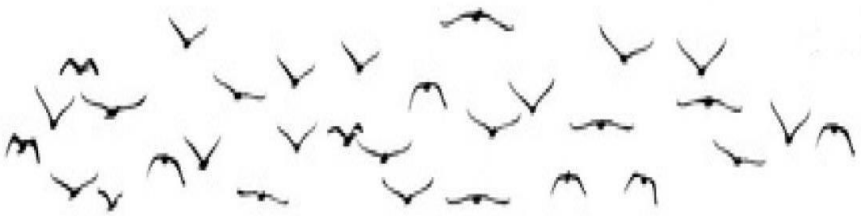
411. BirdLife International. 2016. Columba livia. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22690066A86070297.

412. Del Hoyo J. Handbook of the Birds of the World, Volume 2: New World Vultures to Guineafowl. 1994.

413. Khalil S, Anwar M, Hussain I. Breeding Biology of Grey Francolin (Francolinus pondicerianus) in Salt Range, Pakistan. Pakistan J Zool. 2016;48(1):115–23.

414. Khalil S, Anwar M. Habitat preference of grey francolin (Francolinus pondicerianus) in salt range, Punjab. J Anim Plant Sci. 2016;26(3):842–9.

415. BirdLife International. 2018. Francolinus pondicerianus. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22678728A131904182.



# Annexes

# I. Ecologie des espèces dominantes

## 1. Moineau domestique (*Passer domesticus*) (399)

Le Moineau domestique appartient à l'ordre des Passériformes et à la famille des Passéridés. On compte 32 espèces de moineaux. On connait 12 sous-espèces de moineaux domestiques dont la sous-espèce présente aux Emirats Arabes Unis *Passer domesticus huffufae*. C'est un petit oiseau trapu présentant un dimorphisme sexuel marqué. Le plumage est sobre, les femelles sont de couleur beige-chamois et les mâles arborent des couleurs plus contrastées, notamment du noir au niveau de la tête. Les juvéniles, non sexables, sont morphologiquement semblables aux femelles (164) (Figures 68, 69 et 70).



Figure 98. *Passer domesticus huffufae* mâle adulte. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.



Figure 99. *Passer domesticus huffufae* femelle adulte. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.



Figure 100. *Passer domesticus huffufae* juvénile. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.

L'espérance de vie moyenne est de 13 ans. Le Moineau domestique est un oiseau sédentaire, exception faite des sous-espèces *bactrianus* et *parkini*. Il ne se déplace que rarement sur plus de quelques kilomètres. C'est aussi un oiseau grégaire qui vit en colonies. Il recherche sa nourriture en compagnie d'autres individus de l'espèce ou d'autres espèces. Il passe la nuit dans des dortoirs pouvant rassembler plusieurs centaines d'individus. Le Moineau domestique est un oiseau omnivore. Même s'il se nourrit principalement de graines, il est parfaitement opportuniste et met à profit les ressources alimentaires disponibles. L'autre part importante de son régime alimentaire est constituée d'invertébrés. Sous nos latitudes, sa reproduction débute dès le mois de mars. Selon cette étude, la période de reproduction aux Emirats Arabes Unis semble identique (Figure 71).

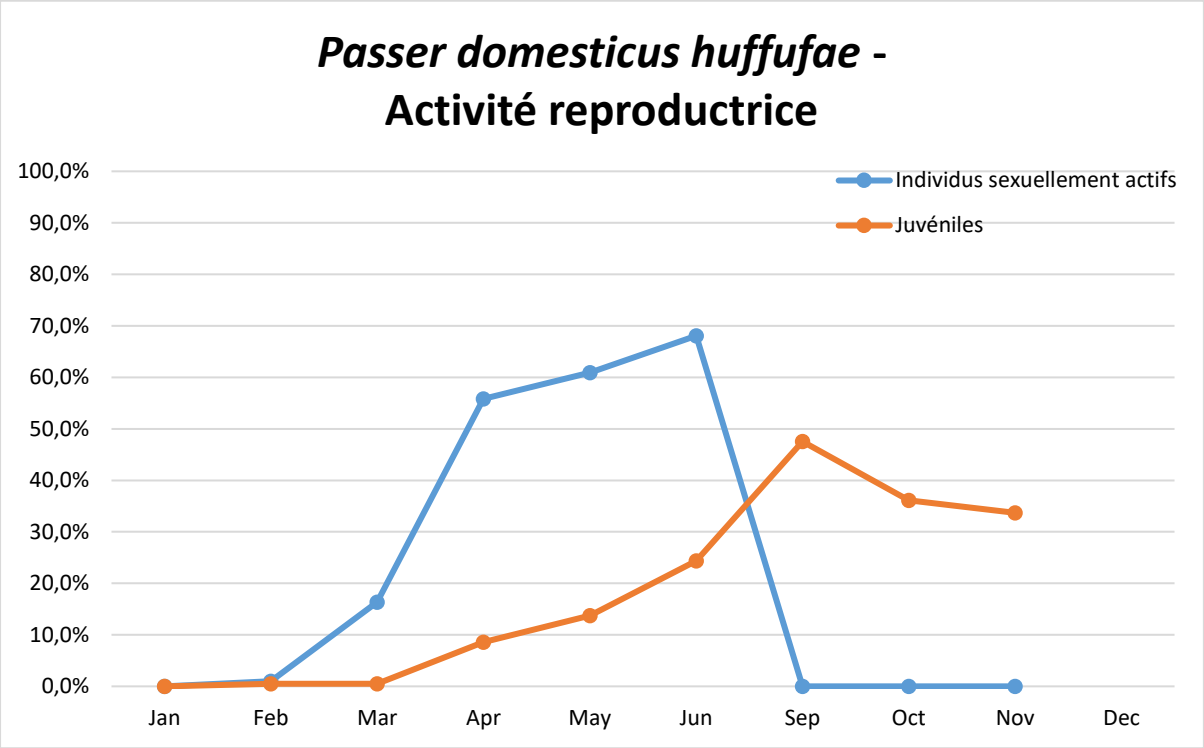



Figure 101. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de *Passer domesticus huffufae* capturés entre janvier 2016 et décembre 2017.

La construction du nid a lieu dans des anfractuosités naturelles ou non, plus rarement dans les arbres, ce qui est le cas de la sous-espèce *Passer domesticus huffufae* chez qui la nidification est majoritairement arboricole. Le nid est une boule assez lâche et volumineuse, constituée principalement d'éléments végétaux mêlés à d'autres éléments divers et variés (plumes, plastique, etc.). La femelle pond de deux à huit œufs que les deux parents couvent pendant une douzaine de jours. Les juvéniles sont ensuite nourris principalement avec des insectes jusqu'à leur envol une quinzaine de jours plus tard. Le couple peut ensuite entamer une nouvelle nichée. On compte trois à quatre couvées par an.

Le Moineau domestique est un oiseau ubiquiste. Originaire du Moyen-Orient, il s'est tout d'abord répandu en Europe, en Asie et en Afrique du Nord en suivant l'expansion de l'agriculture puis a été introduit, volontairement ou non, dans de nombreuses régions du monde telles que l'Amérique du Nord, l'Amérique centrale et l'Amérique du Sud, l'Afrique centrale et australe et l'Océanie. Aujourd'hui, il possède l'une des aires de répartition les plus importantes au monde (Figure 72).

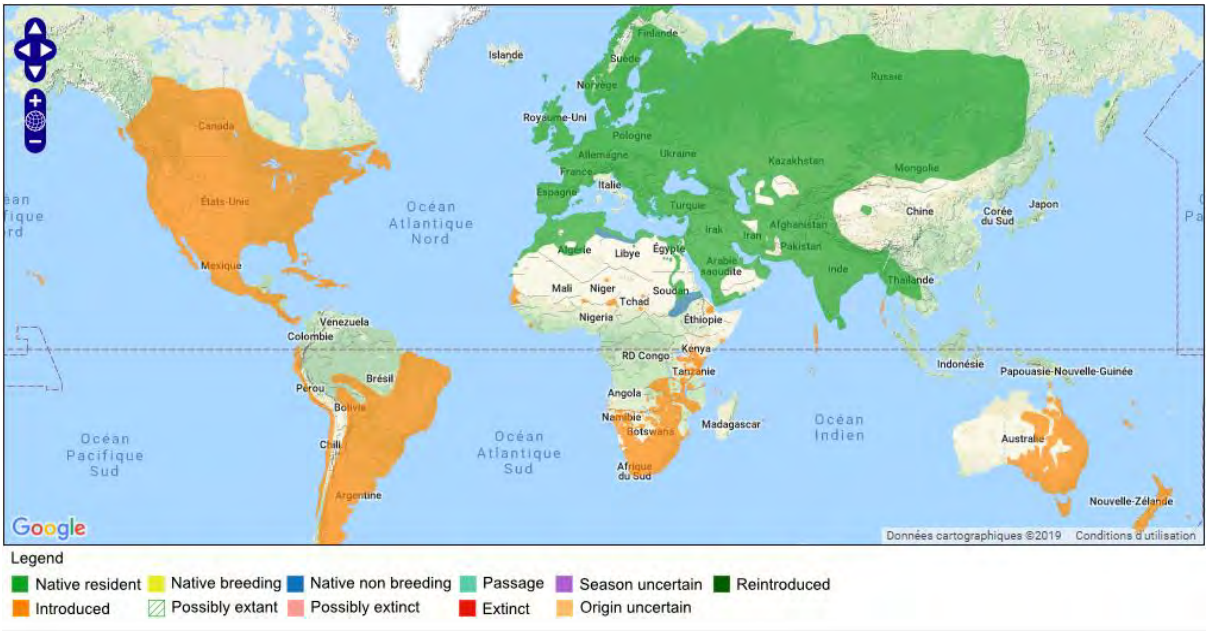



Figure 102. Aire de répartition de *Passer domesticus*. Source : BirdLife International (2019) Species factsheet: *Passer domesticus*.

C'est une espèce fortement synanthropique. Sa présence est étroitement liée à celle de l'Homme qui lui fournit habitat et ressources et est fortement associée aux zones urbaines et agricoles. Il est assez bien adapté aux zones arides et seules les forêts denses semblent ne pas lui convenir. Même s'il reste un oiseau commun largement répandu, le Moineau domestique fait néanmoins face à un déclin observé à la fois en zones agricoles, lié à l'intensification et à la modification des pratiques agricoles, et en zones urbaines, lié entre autres à l'urbanisation excessive de l'habitat et à une inadéquation des ressources alimentaires disponibles (400–402). Le Moineau domestique est actuellement catégorisé préoccupation mineure sur la Liste Rouge IUCN (403).

## 2. Bulbul à oreillons blancs (*Pycnonotus leucotis*) (404)

Le Bulbul à oreillons blancs appartient à l'ordre des Passériformes et à la famille des Pycnonotidés. On compte plus de 150 espèces de bulbuls. On connait deux sous-espèces de bulbuls à oreillons blancs, dont la sous-espèce présente aux EAU *Pycnonotus leucotis leucotis*. C'est un oiseau de taille moyenne facilement identifiable aux parotiques blanches caractéristiques qui ornent sa tête noire. Le dos et les ailes sont gris, la poitrine crème. La queue est grise à la base, fonçant ensuite jusqu'au noir et se terminant par du blanc. Le bas ventre est lui aussi caractéristique car coloré de jaune vif. Il n'existe pas de dimorphisme sexuel chez cette espèce. Les juvéniles ont un plumage moins contrasté avec des couleurs nettement plus pâles (164) (Figures 73 et 74).



Figure 103. *Pycnonotus leucotis leucotis* adulte. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.



Figure 104. *Pycnonotus leucotis leucotis* juvénile. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.

L'espérance de vie moyenne est d'une dizaine d'années. Le comportement migratoire du Bulbul à oreillons blancs est peu étudié. Il est majoritairement sédentaire mais certaines populations sont sujettes à des mouvements locaux voire à des migrations saisonnières. C'est un oiseau plutôt grégaire, qui évolue en bandes de 20 à 30 individus. Le Bulbul à oreillons blancs est omnivore. Il se nourrit principalement de fruits mais son régime alimentaire inclue aussi une part importante d'invertébrés. Sa reproduction s'étale de février à septembre, ce que confirment les résultats de cette étude (Figure 75).

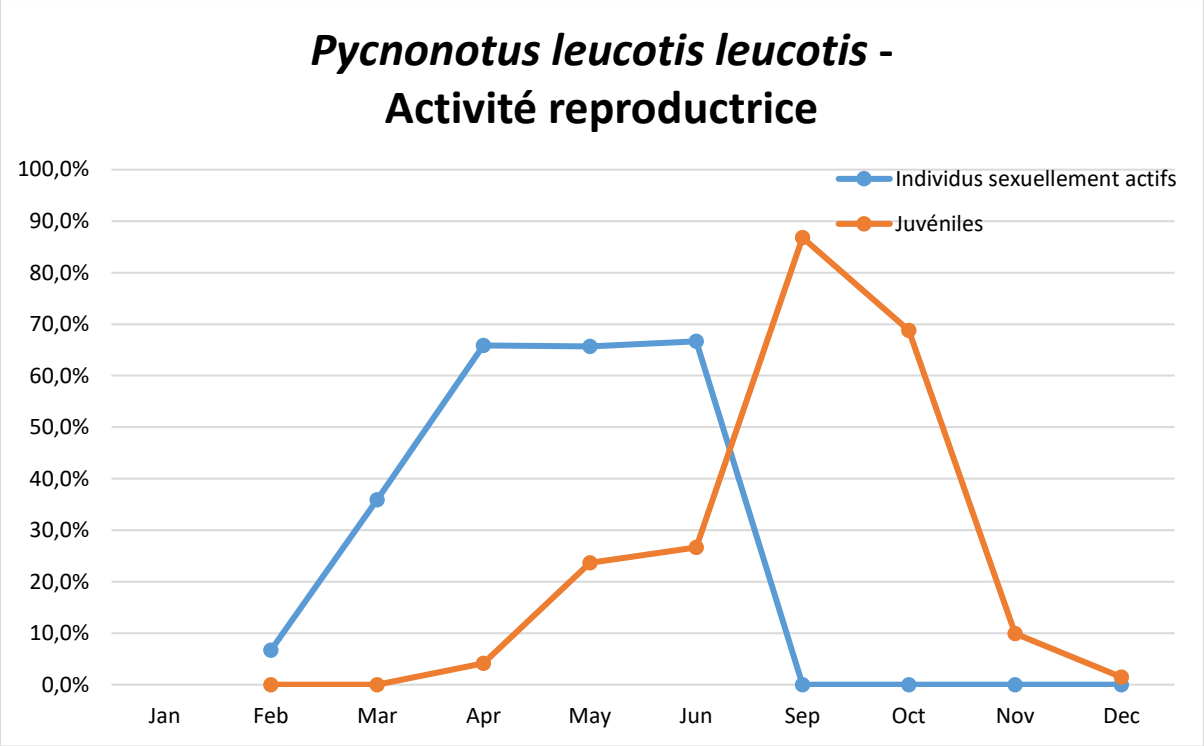



Figure 105. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de *Pycnonotus leucotis leucotis* capturés entre janvier 2016 et décembre 2017.

La construction du nid a lieu à mi-hauteur dans les arbres et buissons. Le nid, en forme de tasse, est constitué d'éléments végétaux. La femelle pond de deux à quatre œufs et les couve seule pendant dix à 14 jours. Les juvéniles sont ensuite nourris par le couple pendant une dizaine de jours avant leur envol. Il n'est pas rare d'observer des groupes de trois individus, ce qui laisse supposer un possible élevage à trois. La population de bulbuls à oreillons blancs est centrée sur l'Asie du Sud-Est et le Moyen Orient. La sous-espèce *leucotis* est originaire du nord-ouest de l'Afghanistan, du Pakistan et du nord-ouest de l'Inde. Elle est aussi présente au Moyen Orient, probablement suite à une introduction (Figure 76).




Figure 106. Aire de répartition de *Pycnonotus leucotis*. Source : BirdLife International (2019) Species factsheet: *Pycnonotus leucotis*.

Le Bulbul à oreillons blancs affectionne les zones arborées et buissonnantes. Il s'accommode très bien des zones semi-désertiques. La présence de l'Homme ne le dérange absolument pas et on le retrouve fréquemment en zones agricoles. C'est un oiseau très commun sur son aire de répartition. Il est même qualifié d'oiseau le plus commun du pays au Pakistan. Il ne souffre pour le moment d'aucune menace particulière et est catégorisé préoccupation mineure sur la Liste Rouge IUCN (405).

## 3. Tourterelle maillée (*Spilopelia senegalensis*) (406)

La Tourterelle maillée est un oiseau de l'ordre des Columbiformes et de la famille des Columbidés. On compte une trentaine d'espèces de tourterelles. On connait six sous-espèces de tourterelles maillées, dont la sous-espèce présente aux EAU *Spilopelia senegalensis cambayensis*. Elle a l'allure d'un pigeon, en plus petit et plus svelte, avec une longue queue. Elle est aisément distinguable des autres espèces de tourterelles, notamment la Tourterelle turque, par la large bande gris-bleuâtre présente sur l'aile et par le collier « maillé » de taches noires qui orne le cou. Le dos, les ailes et la queue sont brun-roux, la tête et les épaules rosâtres. Les deux sexes sont parfaitement identiques. Les juvéniles sont plus ternes que les adultes et ne présentent pas le collier caractéristique (164) (Figures 77 et 78).



Figure 107. *Spilopelia senegalensis cambayensis* adulte. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.



Figure 108. *Spilopelia senegalensis cambayensis* juvénile. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.

L'espérance de vie moyenne est d'une quinzaine d'année. La Tourterelle maillée est un oiseau sédentaire, sujet à des mouvements locaux. C'est aussi un oiseau solitaire et territorial, le plus souvent observé seul ou par paire. Les comportements agressifs envers les intrus sont fréquents. Néanmoins, elles peuvent former des groupes importants notamment à proximité de points d'eau ou d'alimentation. Son régime alimentaire est majoritairement granivore. Elle se nourrit principalement au sol, fouillant à la recherche de graines ou de plantules. A l'occasion, elle ne dédaigne pas le nectar de fleurs, les fruits mais aussi les petits invertébrés. La saison de reproduction varie fortement selon la zone géographique. En région tropicale, elle a lieu toute l'année. Plus au nord, elle a lieu de février à juin, ce qui semble être le cas aux Emirats Arabes Unis (Figure 79).

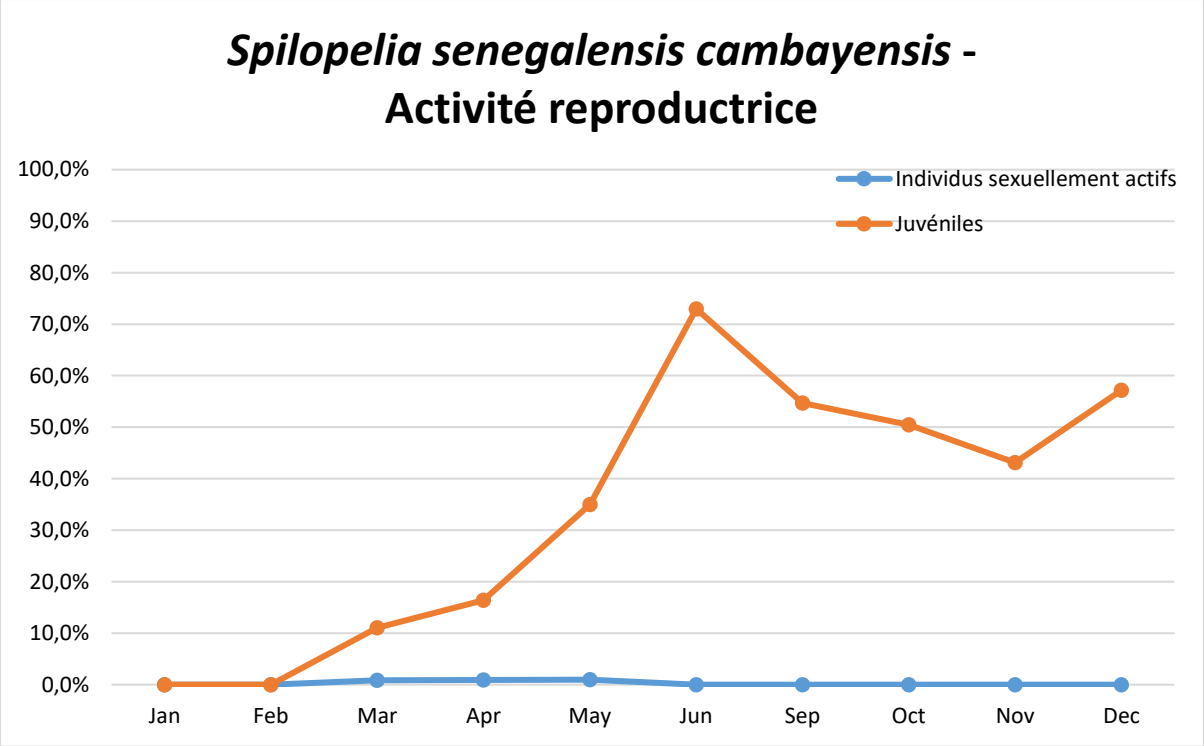



Figure 109. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de *Spilopelia senegalensis cambayensis* capturés entre janvier 2016 et décembre 2017.

Les caractères sexuels secondaires étant inobservables chez cette espèce, les seuls individus identifiés comme sexuellement actifs sont ceux pour lesquels la présence d'œufs était avérée.

La Tourterelle maillée est monogame. La construction du nid a lieu en hauteur dans les arbres. Le nid est une plateforme rudimentaire construite par la femelle à partir de d'éléments végétaux (tiges, brindilles) apportés par le mâle. La femelle pond généralement deux œufs qui sont couvés par les deux parents pendant 12 à 13 jours. Les jeunes sont nourris par le couple pendant 12 à 13 jours par régurgitation puis quittent le nid. Ils ne prennent leur envol qu'après 15 à 17 jours. Le nid peut être réutilisé pendant plusieurs couvées successives par le même couple ou un couple différent. La Tourterelle maillée est présente sur presque tout le continent africain, à l'exception du Sahara, et en Asie occidentale jusqu'en Inde. Elle s'est aussi établie en Australie après y avoir été introduite (Figure 80).

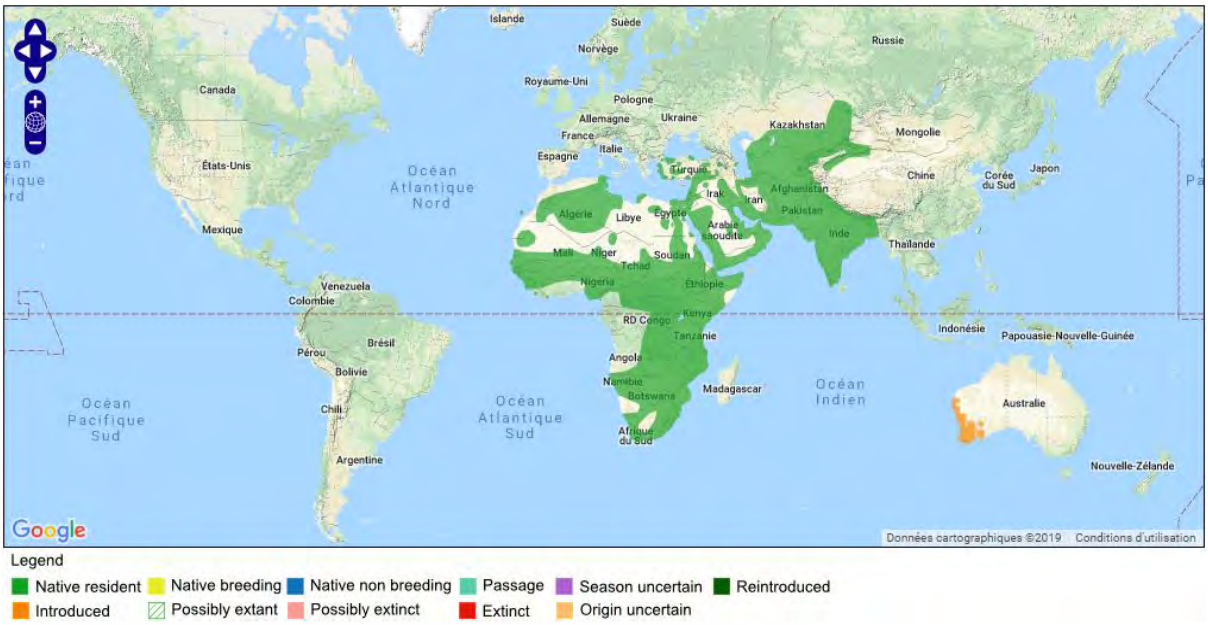



Figure 110. Aire de répartition de *Spilopelia senegalensis*. Source : BirdLife International (2019) Species factsheet: *Spilopelia senegalensis*.

La Tourterelle maillée n'est pas très exigeante en matière d'habitat. Elle privilégie néanmoins les milieux ouverts de zones arides. Elle affectionne les zones buissonnantes et boisées. On la retrouve aussi à proximité de l'Homme, en ville dans les parcs et jardins ou dans les zones agricoles. En raison notamment de sa très grande adaptabilité et de son succès reproductif, l'espèce est commune dans son aire de répartition et n'est pour le moment pas menacée. Elle est actuellement catégorisée comme préoccupation mineure selon la Liste Rouge IUCN (407).

## 4. Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) (406)

La Tourterelle turque appartient à l'ordre des Columbiformes et à la famille des Columbidés. On connait deux sous-espèces de tourterelles turques, dont la sous-espèce présente aux EAU *Streptopelia decaocto decaocto*. Elle est d'un gabarit plus imposant que sa cousine la Tourterelle maillée *Spilopelia senegalensis*. Elle est aisément reconnaissable au demi-collier noir qui orne sa nuque. Le reste du plumage est gris clair avec quelques nuances noires à l'extrémité des ailes et rosées au niveau de l'abdomen et de la poitrine. Les deux sexes sont parfaitement identiques. Les juvéniles se distinguent des adultes par l'absence de collier (164) (Figures 81 et 82).



Figure 111. *Streptopelia decaocto decaocto* adulte. Crédits : V. Motteau.



Figure 112. *Streptopelia decaocto decaocto* juvénile. Crédits : V. Motteau.

L'espérance de vie est d'une quinzaine d'années. La Tourterelle turque est un oiseau sédentaire. On note néanmoins quelques mouvements locaux. Elle est observée le plus souvent seule ou par paires mais se montre néanmoins assez grégaire à proximité des points d'eau et d'alimentation. Elle est essentiellement granivore. Elle se nourrit au sol, en groupe, à la recherche de graines. Occasionnellement, elle inclue à son régime alimentaire fleurs, bourgeons et invertébrés. Chez elle aussi, la saison de reproduction varie fortement selon la zone géographique. En région tropicale, elle a lieu toute l'année. En zone tempérée, elle a lieu de mars à octobre. Aux Emirats Arabes Unis, la situation est intermédiaire et la reproduction semble avoir lieu de février à novembre (Figure 83).

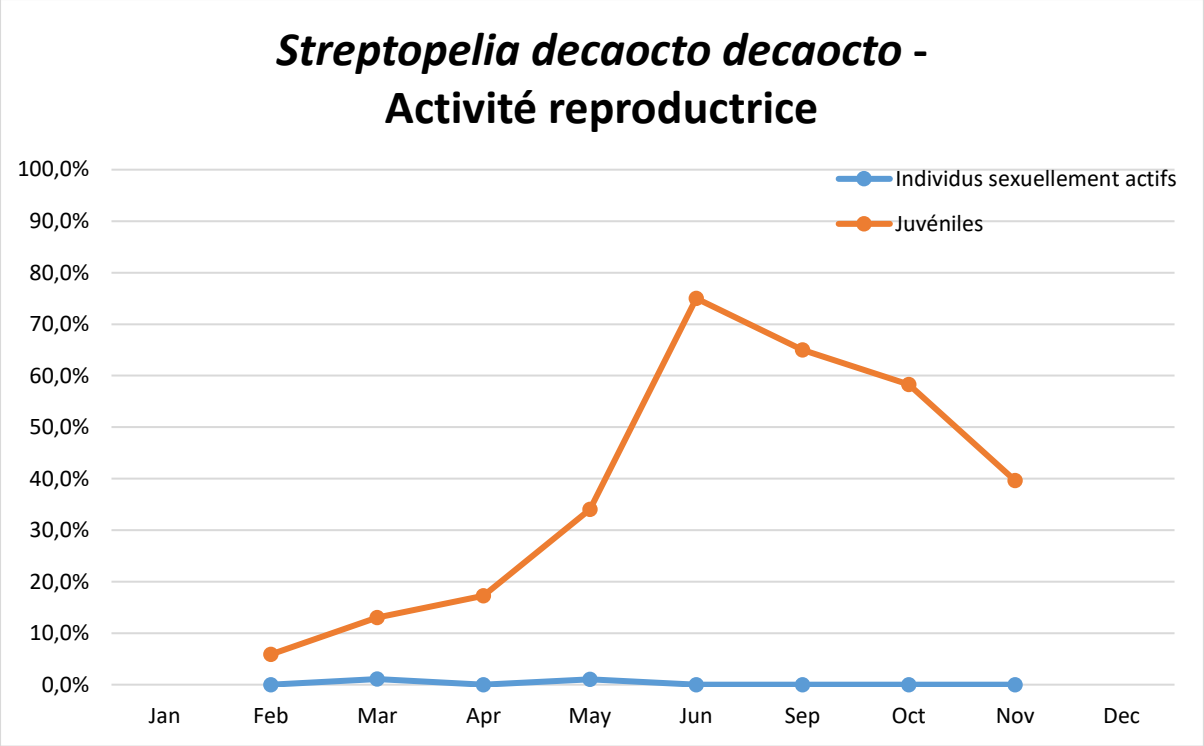



Figure 113. Variation mensuelle du taux d'individus adultes présentant des signes d'activité reproductrice et du taux de juvéniles chez les individus de *Streptopelia decaocto decaocto* capturés entre janvier 2016 et décembre 2017.

Comme pour la Tourterelle maillée *Spilopelia senegalensis*, les caractères sexuels secondaires sont inobservables chez cette espèce donc les seuls individus identifiés comme sexuellement actifs sont ceux pour lesquels la présence d'œufs était avérée.

La Tourterelle turque est monogame. La construction du nid s'effectue dans un arbre ou un buisson. Le nid est une plateforme très sommaire faite de brindilles dans laquelle la femelle dépose dexu œufs. Les œufs sont couvés pendant environ 14 jours par les deux parents. Les jeunes sont nourris par leurs parents par régurgitation pendant 18 à 19 jours puis quittent le nid. Ils ne prennent leur envol qu'après environ 21 jours. Le couple peut ensuite produire une nouvelle couvée. On compte deux à quatre couvées par an. La Tourterelle turque est originaire d'Inde. Elle a commencé à coloniser l'Europe au siècle dernier où son aire de répartition est en perpétuelle augmentation. Elle a aussi été introduite en Amérique du Nord dans les années 1970 et y étend son territoire depuis (408) (Figure 84).

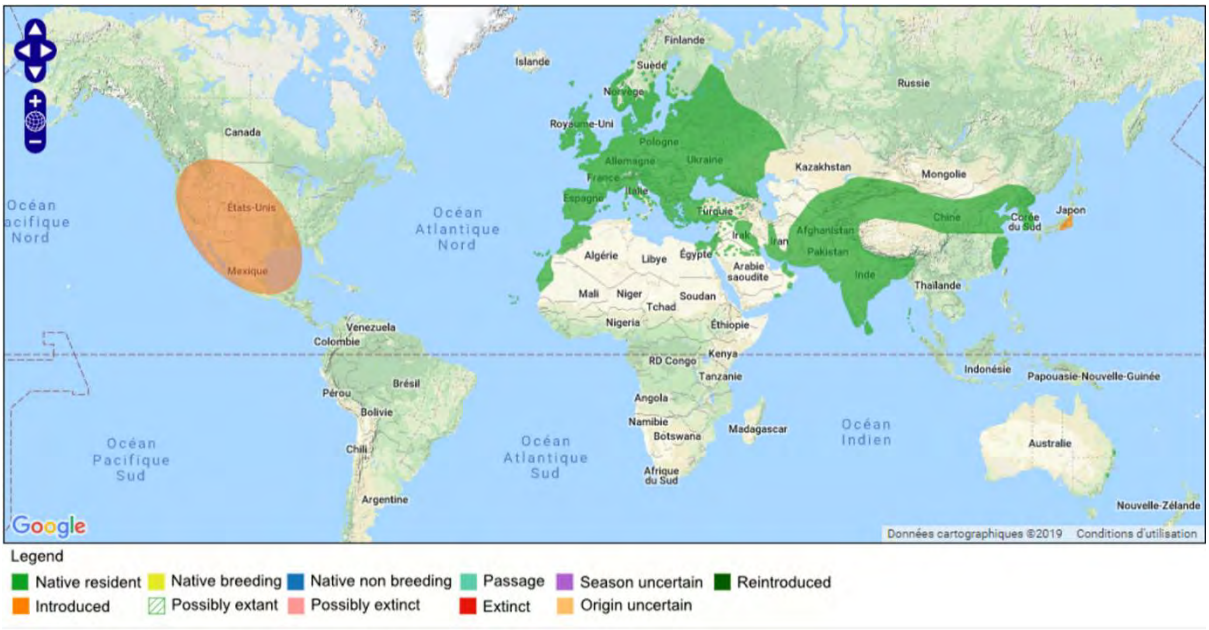



Figure 114. Aire de répartition de *Streptopelia decaocto*. Source : BirdLife International (2019) Species factsheet: *Streptopelia decaocto*, modifié.

La Tourterelle turque vit depuis longtemps à proximité de l'Homme, dans les zones rurales et urbaines. Elle affectionne particulièrement les zones cultivées, les parcs et les jardins. L'espèce, très commune dans son aire de répartition, est en perpétuelle expansion. Elle est actuellement catégorisée comme préoccupation mineure selon la Liste Rouge IUCN (409).

## 5. Pigeon biset (*Columba livia*) (406)

Le Pigeon biset est un oiseau de l'ordre des Columbiformes et de la famille des Columbidés. L'espèce est considérée comme l'ancêtre du pigeon domestique, lui-même ancêtre du pigeon féral, commensal de l'Homme. On connait neuf sous-espèces de pigeon biset. Les dénominations pigeon biset, pigeon domestique et pigeon féral font référence à la même espèce. Néanmoins, ces trois populations occupent des niches différentes et peuvent être phénologiquement très éloignées en raison d'hybridations multiples. Le Pigeon féral, cible de cette étude, est désigné sous le nom de *Columba livia domestica*. C'est un oiseau trapu et de taille moyenne. Les ailes sont étroites et la tête petite et ronde. En règle générale, le plumage est gris bleuté avec des reflets bleu-vert sur la gorge et une zone plus claire sur le dos. Les ailes sont ornées de deux bandes noires. Les deux sexes sont similaires. Les juvéniles sont plus ternes que les adultes (164) (Figure 85). Néanmoins, des phénotypes plus originaux sont visibles: coloris blancs, roux, bigarrés, pattes emplumées, crête etc.



Figure 115. Columba livia domestica adulte. Crédits : https://en.wikipedia.org/wiki/Feral_pigeon

L'espérance de vie moyenne est de six ans. Le Pigeon bisetl est un oiseau sédentaire qui peut néanmoins parcourir de longues distances à la recherche de nourriture (170,171). C'est un oiseau fortement grégaire qui se rassemble en bandes de 50 à 500 individus dont la taille est fonction de la ressource alimentaire. Il passe la nuit dans des dortoirs. Il se nourrit

principalement de graines, qu'il recherche au sol. Il est parfaitement opportuniste et n'hésite pas à se nourrir de rebuts d'origine humaine. La reproduction a lieu toute l'année, avec un pic au printemps, ce que confirment les observations faites sur le terrain dans le cadre de cette étude. En raison des techniques de capture utilisées (notamment capture des juvéniles au nid), le taux de juvéniles chez les individus capturés est biaisé et n'est donc pas présenté ici, de même que le taux d'individus présentant des signes d'activité reproductrice qui comme chez les deux autres espèces de colombidés de l'étude, n'a qu'un intérêt limité. Le Pigeon biset est le plus souvent monogame mais des accouplements extra-conjugaux sont observables. Contrairement à son ancêtre sauvage qui niche dans des anfractuosités naturelles à flanc de falaise, *Columba livia domestica* tire profit des constructions humaines. Le moindre recoin est propice à la construction du nid, assemblage rudimentaire de tiges, branches et brindilles (Figures 86, 87 et 88). La nidification a lieu elle aussi en groupe.



Figure 116. Nid de *Columba livia domestica* avec deux œufs. Crédits : J. Hirschinger



Figure 117. *Columba livia domestica* adulte au nid. Crédits : J. Delannoy

La femelle pond deux œufs qu'elle couve généralement seule pendant 17 à 19 jours. Les jeunes sont nourris par les deux parents par régurgitation pendant environ un mois jusqu'à ce qu'ils quittent le nid. Ils ne prennent leur envol qu'une semaine plus tard. Un même couple peut ainsi mener à terme six couvées par an.



Figure 118. Poussins de *Columba livia domestica* âgés de quelques jours. Crédits : J. Hirschinger

Le Pigeon biset était présent à l'origine en Europe, en Afrique du Nord et en Asie de l'Ouest. Le Pigeon féral lui est présent sur tous les continents, suite à des introductions répétées (Figure 89).

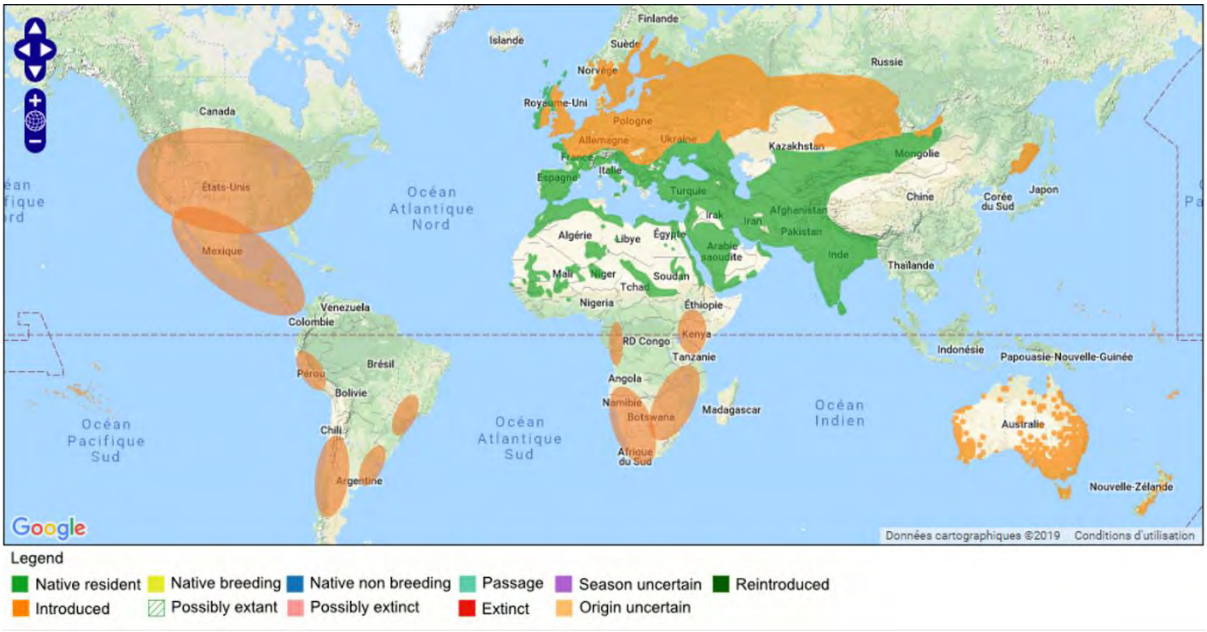



Figure 119. Aire de répartition de *Columba livia domestica*. Source : BirdLife International (2019) Species factsheet: *Columba livia*, modifié.

C'est une espèce synanthropique qui, de par sa domestication, partage une histoire commune avec l'Homme depuis des millénaires. On le retrouve en grand nombre dans les villes et villages tout autour du globe. Il s'adapte à tous les climats. En raison des nuisances qu'il occasionne, notamment dégradation des bâtiments par défécation, et du risque sanitaire qu'il représente (410), il fait souvent l'objet de mesures de contrôle afin de réguler ses populations. Il n'en reste pas moins un oiseau très commun, actuellement catégorisé préoccupation mineure sur la Liste Rouge IUCN (411).

## 6. Francolin gris (*Francolinus pondicerianus*) (412)

Le Francolin gris est un oiseau de l'ordre des Galliformes et de la famille des Phasianidés. Il existe plus de 40 espèces de francolins. On connait trois sous espèces de francolins gris, dont la sous espèce présente aux Emirats Arabes Unis *Francolinus pondicerianus pondicerianus*. Le Francolin gris est un oiseau de taille moyenne considéré comme gibier à plumes. Le plumage roux ou gris-brun est entièrement rayé de barres noires et blanches. Les deux sexes sont morphologiquement quasi-identiques mais le mâle possède un éperon sur les tarses qui est absent chez la femelle. Les juvéniles sont semblables aux adultes mais plus ternes (164) (Figures 90 et 91).



Figure 120. *Francolinus pondicerianus pondicerianus* femelle adulte. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.



Figure 121. Détails du tarse chez *Francolinus pondicerianus pondicerianus* mâle (à droite) et femelle (à gauche). Noter l'absence d'éperon sur la photo de gauche. Crédits : G. Monchaux, V. Motteau.

L'espérance de vie moyenne est de huit ans. Le Francolin gris est un oiseau sédentaire qui ne s'envole que rarement et ne le fait que pour fuir. Le décollage est alors brutal et bruyant, le vol est court avant que l'oiseau ne se repose et continue sa course vers le couvert le plus proche. C'est aussi un oiseau grégaire qui vit en groupes, souvent familiaux, appelés compagnies. A la moindre alerte, la compagnie se disperse en courant dans toutes les directions pour se mettre à couvert. Il se nourrit principalement d'insectes qu'il cherche en grattant le sol. Il est à ce titre considéré comme un allié par les agriculteurs. Il consomme aussi les graines et les fruits tombés au sol. La reproduction a lieu toute l'année mais est plus fréquente de mars à septembre. L'incertitude liés aux nombreux mois sans observations dans notre étude ne nous permet malheureusement pas de confirmer cette période au EAU.

Le Francolin gris est monogame. La construction du nid a lieu le plus souvent au niveau du sol, dans une légère dépression creusée par le couple sous un buisson et remplie avec des débris végétaux. La femelle pond de six à neuf œufs qu'elle couve seule pendant 15 à 20 jours. Pendant ce temps, le mâle défend ardemment le territoire. Après éclosion, les jeunes restent avec leurs parents jusqu'à l'automne (413). Le Francolin gris est originaire du subcontinent indien. On le trouve en Inde, au Pakistan, au Sri Lanka et en Iran. Il a été introduit à de nombreux endroits comme l'île de la Réunion et l'île Maurice, les Etats Unis, Hawaï et bien sûr, la péninsule arabique (EAU, Bahreïn, Qatar, Oman) (Figure 92).




Figure 122. Aire de répartition de *Francolinus pondicerianus*. Source : BirdLife International (2019) Species factsheet: *Francolinus pondicerianus*.

L'espèce affectionne particulièrement les environnement arides, plats ou légèrement accidentés, couverts de buissons épineux éparses. Elle est aussi présente dans les zones cultivées et aux abords des villages si le couvert végétal est présent (414). Le Francolin gris est une espèce commune et abondante mais peut aussi localement être menacée par la perte d'habitat ou la chasse intensive. Il est actuellement catégorisé comme préoccupation mineure selon la Liste Rouge IUCN (415).

# II. Facteurs de variation de la présence d'oiseaux sauvages en zone de volière

## 1. Script R utilisé pour l'analyse

Crédits : T. Corre

```
#format tableaux
bold.name <- function(x) {
paste('{\\textbf{',x,'}}', sep ='')
}
gray.name <- function(x) {
paste('{\\textcolor{gray}{',x,'}}', sep ='')
}
#affichage de la significativité dans les tableaux
sign.stars <- function(x) {
ifelse(x<0.001,"\\sym{***}",ifelse(x<0.01,"\\sym{**}",ifelse(x<0.05,"\\sym{*}",ifelse(x<0.1,"\\sym{.}","")))) 
}
#affichage des erreurs standars dans les tableaux
form.std <- function(x) {
  ifelse(is.na(x),"",paste0("(",x,")"))
}
#backward manuel pour QP basé sur ANOVA type II
QP_ANOVA = function(data,formula,response){
regressors <- names(data)[-which(names(data) == response)]
model <- glm(formula, family = quasipoisson, data = data)
nb_nonsign <- sum((Anova(model, type = "II")[[3]] > 0.05) == TRUE)
while(nb_nonsign > 0){
regressors <- regressors[-which(regressors == row.names(Anova(model, type = "II"))[Anova(model, type = "II")[[3]] == max(Anova(model, type = "II")[[3]])])]
```

```
data <- data[,c(response,regressors)]
if(length(regressors) > 0){
model <- glm(formula, family = quasipoisson, data = data)
nb_nonsign <- sum((Anova(model, type = "II")[[3]] > 0.05) == TRUE)
} else {
model <- glm(data~1, family = quasipoisson)
nb_nonsign <- 0
}
}
model
}
```

**#backward AIC manuel pour GP**

```
findminAIC_GP = function(data,regressors,formula){
vect_AIC <- NULL
for(var in regressors){
if(length(regressors) > 1){
vect_AIC <- c(vect_AIC,AIC(vglm(formula, genpoisson, data = data[,-which(names(data) == var)])))
} else{
data = data[,-which(names(data) == var)]
vect_AIC <- c(vect_AIC,AIC(vglm(data~1, genpoisson)))
}
}
list(AIC = min(vect_AIC), var = regressors[-which(vect_AIC == min(vect_AIC))])
}
GP_AIC = function(data,formula,response){
regressors <- names(data)[-which(names(data) == response)]
model <- vglm(formula, genpoisson, data = data)
mincrit <- AIC(model)
crit <- findminAIC_GP(data,regressors,formula)
while(mincrit >= crit$AIC & length(regressors) != length(crit$var)){
```

```
mincrit <- crit$AIC
regressors <- crit$var
data <- data[,c(response,regressors)]
if(length(regressors) > 0){
model <- vglm(formula, genpoisson, data = data)
crit <- findminAIC_GP(data,regressors,formula)
} else {
model <- vglm(data~1, genpoisson)
}
}
model
}
```

**#backward AIC manuel pour Hurdle**

```
findminAIC_H = function(data,regressorszero,regressorscount,distrib,zerodistrib){
regressorszero <- c(" ", regressorszero)
regressorscount <- c(" ", regressorscount)
mat_AIC <- as.data.frame(matrix(NA,length(regressorszero),length(regressorscount)))
for(varzero in 1:length(regressorszero)){
for(varcount in 1:length(regressorscount)){
mat_AIC[varzero,varcount] <-
AIC(hurdle(as.formula(paste("Number~",ifelse(length(regressorscount[-c(1,varcount)]) > 1,
paste(regressorscount[-c(1,varcount)], collapse = "+"), ifelse(length(regressorscount[-
c(1,varcount)]) == 1, regressorscount[-c(1,varcount)], "1")),"|", ifelse(length(regressorszero[-
c(1,varzero)]) > 1, paste(regressorszero[-c(1,varzero)], collapse =
"+"),ifelse(length(regressorszero[-c(1,varzero)]) == 1, regressorszero[-c(1,varzero)], "1")))),
dist = distrib, zero.dist = zerodistrib, data = data))
}
}
list(AIC = min(mat_AIC), varzero = regressorszero[-c(1,which(mat_AIC == min(mat_AIC),
arr.ind = TRUE)[1])],varcount = regressorscount[-c(1,which(mat_AIC == min(mat_AIC),
arr.ind = TRUE)[2])])
}
Hurdle_AIC = function(data,formula,response,distrib,zerodistrib){
```

```
regressorszero <- names(data)[-which(names(data) == "Number")]

regressorscount <- names(data)[-which(names(data) == "Number")]

model <- hurdle(formula, dist = distrib, zero.dist = zerodistrib, data = data)

mincrit <- AIC(model)

crit <- findminAIC_H(data,regressorszero,regressorscount,distrib,zerodistrib)

#tant que l'AIC diminue on fait la boucle, si AIC ne bouge plus et que le nombre de variables ne change plus on arrête

while(mincrit >= crit$AIC & (length(regressorszero) != length(crit$varzero) | length(regressorscount) != length(crit$varcount))){

mincrit <- crit$AIC

regressorszero <- crit$varzero

regressorscount <- crit$varcount

model <- hurdle(as.formula(paste("Number~",ifelse(length(regressorscount) > 1,paste(regressorscount, collapse = "+"),ifelse(length(regressorscount) == 1,regressorscount,"1")),"|",ifelse(length(regressorszero) > 1,paste(regressorszero, collapse = "+"),ifelse(length(regressorszero) == 1,regressorszero,"1")))), dist = distrib, zero.dist = zerodistrib, data = data)

crit <- findminAIC_H(data,regressorszero,regressorscount,distrib,zerodistrib)

}

model

}

#backward pour random forest

FindBestRF = function(data,formula,response){

regressors <- names(data)[-which(names(data) == response)]

varpred <- data[[response]]

assign(paste0("model_",length(regressors)), cforest(formula, data= data, control = cforest_unbiased(ntree = 1000)))

#liste des variables de la moins importante à la plus importante

regressors <- names(varimp(get(paste0("model_",length(regressors))))[order(varimp(get(paste0("model_",length(regressors)))))])

mat_RMSE <- c(rep(NA,length(regressors)))
```

```
mat_RMSE[length(regressors)] <-
sqrt(mean((predict(get(paste0("model_",length(regressors))),OOB=TRUE,newdata=data,
type="response")-varpred)^2))

for(i in 1:length(regressors)-1){

assign(paste0("model_",length(regressors)-i), cforest(formula, data= data[,-
which(names(data) %in% regressors[1:i])], control = cforest_unbiased(ntree = 1000)))

mat_RMSE[length(regressors)-i] <-
sqrt(mean((predict(get(paste0("model_",length(regressors)-i)),OOB=TRUE,newdata=data,
type="response")-varpred)^2))

}

regressors[(length(regressors)-which(mat_RMSE == min(mat_RMSE), arr.ind =
TRUE)+1):length(regressors)]

get(paste0("model_",which(mat_RMSE == min(mat_RMSE), arr.ind = TRUE)))

}
```

**#validation croisée des modèles : data séparée en v groupes, v = 10)**

**#chacun des v groupes est successivement considéré comme la base de test sur laquelle seront appliqués les modèles estimés sur les v-1 autres groupes**

**#v blocs de prédictions mis bout à bout = nrow(data)**

**#ajout d'une boucle pour faire nbboot fois la validation croisée à v groupes**

**#résultats = matrice(nbboot x 3*nb de modèles) contenant les MSE (mean square error), les RMSE (sqrt(MSE)) et les mean absolute errors**

```
cv.models = function(v,formula,data,response,nbboot){

mod.names <- c("P", "HP","NB", "HNB", "QP", "GP","RF")

res.MSE <- as.data.frame(matrix(NA,nbboot,length(mod.names), dimnames =
list(seq(1:nbboot),mod.names)))

res.RMSE <- as.data.frame(matrix(NA,nbboot,length(mod.names), dimnames =
list(seq(1:nbboot),mod.names)))

res.MAE <- as.data.frame(matrix(NA,nbboot,length(mod.names), dimnames =
list(seq(1:nbboot),mod.names)))

varpred <- data[[response]]

for (j in 1:nbboot) {

print(paste0("nbboot : ",j))
```

**#séparation des données en v groupes égaux, set.seed pour obtenir toujours les mêmes résultats**

```
set.seed(j)
```

```
grps = cut(1:nrow(data),v,labels=FALSE)[sample(1:nrow(data))]
#prédictions pour chaque groupe n'ayant pas contribué à estimer le modèle
#Poisson AIC backward
pred1 = unlist(lapply(1:v,function(i,formula,data){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
z1 = glm(formula, family = poisson, data = data[-omit,])
z = step(z1, direction="backward",trace=FALSE)
predict(z,newdata = data[omit,],type="response")
},formula,data))
#Hurdle Poisson AIC backward
pred2 = unlist(lapply(1:v,function(i,formula,data,response){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
H = Hurdle_AIC(data[-omit,],formula,response,"poisson","binomial")
predict(H,newdata = data[omit,],type="response")
},formula,data,response))
#Negative Binomial AIC backward
pred3 = unlist(lapply(1:v,function(i,formula,data){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
z1 = glm.nb(formula, data = data[-omit,])
z = step(z1, direction="backward",trace=FALSE)
predict(z,newdata = data[omit,],type="response")
},formula,data))
#Hurdle NB AIC backward
pred4 = unlist(lapply(1:v,function(i,formula,data,response){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
H = Hurdle_AIC(data[-omit,],formula,response,"negbin","binomial")
predict(H,newdata = data[omit,],type="response")
},formula,data,response))
#Quasi-Poisson ANOVA backward
pred5 = unlist(lapply(1:v,function(i,formula,data,response){
```

```
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
z1 = QP_ANOVA(data[-omit,],formula,response)
predict(z1,newdata = data[omit,],type="response")
},formula,data,response))
#Poisson généralisé AIC backward
pred6 = unlist(lapply(1:v,function(i,formula,data,response){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
z1 = GP_AIC(data[-omit,],formula,response)
predict(z1,newdata = data[omit,],type="response")
},formula,data,response))
#RF avec sélection de variables
pred7 = unlist(lapply(1:v,function(i,formula,data,response){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
rf = FindBestRF(data[-omit,],formula,response)
predict(rf,newdata = data[omit,],type="response") - varpred[grps == i]
},formula,data,response))
for (i in 1:(length(mod.names)-1) ){
#MSE
res.MSE[j,i] <- mean((get(paste0("pred",i))[order(as.numeric(names(get(paste0("pred",i)))))]
- varpred)^2)
#RMSE
res.RMSE[j,i] <-
sqrt(mean((get(paste0("pred",i))[order(as.numeric(names(get(paste0("pred",i)))))] -
varpred)^2))
#MAE
res.MAE[j,i] <-
mean(abs(get(paste0("pred",i))[order(as.numeric(names(get(paste0("pred",i)))))] - varpred))
}
#pour RF
#MSE
res.MSE[j,7] <- mean(pred7^2)
#RMSE
```

```
res.RMSE[j,7] <- sqrt(mean(pred7^2))
#MAE
res.MAE[j,7] <- mean(abs(pred7))
}
list(MSE = res.MSE, RMSE = res.RMSE,MAE = res.MAE)
}
#Validation croisée pour les prédictions de modèles avec toujours les mêmes variables
cv.pred = function(v,data,nbboot){
mod.names <- paste0("Pred",c(1:nbboot))
pred.P <- as.data.frame(matrix(NA,nrow(data),nbboot, dimnames =
list(seq(1:nrow(data)),mod.names)))
pred.HP <- as.data.frame(matrix(NA,nrow(data),nbboot, dimnames =
list(seq(1:nrow(data)),mod.names)))
pred.RF <- as.data.frame(matrix(NA,nrow(data),nbboot, dimnames =
list(seq(1:nrow(data)),mod.names)))
for (j in 1:nbboot) {
print(paste0("nbboot : ",j))
#séparation des données en v groupes égaux, set.seed pour obtenir toujours les mêmes
résultats
set.seed(j)
grps = cut(1:nrow(data),v,labels=FALSE)[sample(1:nrow(data))]
#prédictions pour chaque groupe n'ayant pas contribué à estimer le modèle
#Poisson
pred1 = unlist(lapply(1:v,function(i,data){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
z1 = glm(formula_P, family = poisson, data = data[-omit,])
predict(z1,newdata = data[omit,],type="response")
},data))
#Hurdle Poisson
pred2 = unlist(lapply(1:v,function(i,data){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
H = hurdle(formula_HP, dist = "poisson", zero.dist = "binomial", data = data[-omit,])
```

```
predict(H,newdata = data[omit,],type="response")
},data))
#RF
pred3 = unlist(lapply(1:v,function(i,data){
assign("omit",which(grps == i),envir=.GlobalEnv)
rf = cforest(formula_RF, data=data[-omit,], control = cforest_unbiased(ntree = 1000))
predict(rf,newdata = data[omit,],type="response")
},data))
#Poisson
pred.P[,j] <- pred1[order(as.numeric(names(pred1)))]
#HP
pred.HP[,j] <- pred2[order(as.numeric(names(pred2)))]
#RF : pas de names(pred3), on passe par les index de grps
pred.RF[,j] <-pred3[order(order(as.numeric(grps)))]
}
list(Pred_P = pred.P, Pred_HP = pred.HP,Pred_RF = pred.RF)
}
cforestImpPlot <- function(x) {
v <- varimp(x)
vect <- v[order(v)]
names(vect) <- gsub("_", "", names(vect))
vectnames <- names(vect)
vectnames <- factor(vectnames, levels = names(vect))
qplot(vect,vectnames, xlab = "Importance score", ylab ="") +
scale_x_continuous(limits =
c(min(vect),floor(max(vect)+0.5)+0.5),breaks=seq(0,floor(max(vect)+0.5)+0.5,0.5))
}
```

# 2. Résultats détaillés de l'analyse du jeu de données global

Tableau 34. Résumé du modèle de Poisson.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.6685 | 0.0972 | 27.45 | 0.0000 |
| Center_SKHBC | -1.1885 | 0.0774 | -15.36 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.4306 | 0.0612 | 7.03 | 0.0000 |
| Month_Nov | -0.3920 | 0.0722 | -5.43 | 0.0000 |
| Month_Dec | -0.3527 | 0.2002 | -1.76 | 0.0781 |
| Month_Feb | -0.2758 | 0.0971 | -2.84 | 0.0045 |
| Month_Mar | -0.3319 | 0.1452 | -2.29 | 0.0223 |
| Weather_Cloudy | -0.4198 | 0.1908 | -2.20 | 0.0278 |
| Weather_Foggy | -1.3372 | 0.5052 | -2.65 | 0.0081 |
| Weather_Windy | 0.1008 | 0.0773 | 1.30 | 0.1922 |
| Category_R | -0.1399 | 0.0835 | -1.68 | 0.0937 |
| Category_VC | -0.3739 | 0.0660 | -5.66 | 0.0000 |
| Category_VF | 0.0866 | 0.0583 | 1.49 | 0.1375 |
| Human.activity_Feeding | -0.1964 | 0.0915 | -2.15 | 0.0318 |
| Human.activity_Working | -0.6838 | 0.2040 | -3.35 | 0.0008 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.0256 | 0.1089 | 0.24 | 0.8139 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.1426 | 0.1992 | -0.72 | 0.4739 |
| Vegetation | -0.0017 | 0.0001 | -14.15 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.5391 | 0.0604 | -8.93 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.3341 | 0.0667 | -20.01 | 0.0000 |

Tableau 35. ANOVA du modèle de Poisson.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Center | 227.03 | 1 | 0.0000 |
| Month | 125.30 | 5 | 0.0000 |
| Weather | 20.32 | 3 | 0.0001 |
| Category | 49.89 | 3 | 0.0000 |
| Human.activity | 18.06 | 2 | 0.0001 |
| Occupancy.rate | 0.60 | 2 | 0.7391 |
| Vegetation | 211.76 | 1 | 0.0000 |
| Time.class | 443.43 | 2 | 0.0000 |

Tableau 36 Résumé du modèle de Poisson avec erreurs sandwich standards.

| | Estimate | Std.Error | Statistic | P.value |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.6685 | 0.2001 | 13.34 | 0.0000 |
| Center_SKHBC | -1.1885 | 0.1756 | -6.77 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.4306 | 0.1522 | 2.83 | 0.0047 |
| Month_Nov | -0.3920 | 0.1588 | -2.47 | 0.0136 |
| Month_Dec | -0.3527 | 0.6451 | -0.55 | 0.5845 |
| Month_Feb | -0.2758 | 0.2016 | -1.37 | 0.1714 |
| Month_Mar | -0.3319 | 0.1748 | -1.90 | 0.0576 |
| Weather_Cloudy | -0.4198 | 0.3613 | -1.16 | 0.2452 |
| Weather_Foggy | -1.3372 | 0.5622 | -2.38 | 0.0174 |
| Weather_Windy | 0.1008 | 0.1684 | 0.60 | 0.5494 |
| Category_R | -0.1399 | 0.1720 | -0.81 | 0.4159 |
| Category_VC | -0.3739 | 0.1552 | -2.41 | 0.0160 |
| Category_VF | 0.0866 | 0.1399 | 0.62 | 0.5361 |
| Human.activity_Feeding | -0.1964 | 0.2136 | -0.92 | 0.3580 |
| Human.activity_Working | -0.6838 | 0.3468 | -1.97 | 0.0486 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.0256 | 0.1780 | 0.14 | 0.8854 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.1426 | 0.3535 | -0.40 | 0.6865 |
| Vegetation | -0.0017 | 0.0002 | -6.96 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.5391 | 0.1356 | -3.98 | 0.0001 |
| Time.class_3. >10AM | -1.3341 | 0.1419 | -9.40 | 0.0000 |

Tableau 37. Résumé du modèle de Quasi-Poisson.

| | Estimate | Std. Error | t value | Pr(>\|t\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.6685 | 0.1993 | 13.39 | 0.0000 |
| Center_SKHBC | -1.1885 | 0.1587 | -7.49 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.4306 | 0.1256 | 3.43 | 0.0006 |
| Month_Nov | -0.3920 | 0.1481 | -2.65 | 0.0083 |
| Month_Dec | -0.3527 | 0.4105 | -0.86 | 0.3904 |
| Month_Feb | -0.2758 | 0.1991 | -1.39 | 0.1663 |
| Month_Mar | -0.3319 | 0.2978 | -1.11 | 0.2654 |
| Weather_Cloudy | -0.4198 | 0.3913 | -1.07 | 0.2836 |
| Weather_Foggy | -1.3372 | 1.0359 | -1.29 | 0.1970 |
| Weather_Windy | 0.1008 | 0.1585 | 0.64 | 0.5249 |
| Category_R | -0.1399 | 0.1711 | -0.82 | 0.4139 |
| Category_VC | -0.3739 | 0.1354 | -2.76 | 0.0059 |
| Category_VF | 0.0866 | 0.1196 | 0.72 | 0.4691 |
| Human.activity_Feeding | -0.1964 | 0.1876 | -1.05 | 0.2955 |
| Human.activity_Working | -0.6838 | 0.4183 | -1.63 | 0.1024 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.0256 | 0.2233 | 0.11 | 0.9086 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.1426 | 0.4084 | -0.35 | 0.7270 |
| Vegetation | -0.0017 | 0.0002 | -6.90 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.5391 | 0.1238 | -4.36 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.3341 | 0.1367 | -9.76 | 0.0000 |

Tableau 38. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Center | 53.99 | 1 | 0.0000 |
| Month | 29.80 | 5 | 0.0000 |
| Weather | 4.83 | 3 | 0.1845 |
| Category | 11.87 | 3 | 0.0079 |
| Human.activity | 4.30 | 2 | 0.1167 |
| Occupancy.rate | 0.14 | 2 | 0.9306 |
| Vegetation | 50.36 | 1 | 0.0000 |
| Time.class | 105.46 | 2 | 0.0000 |

Tableau 39. Résumé du modèle de Poisson généralisé.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept):1 | 1.2345 | 0.0607 | 20.33 | 0.0000 |
| (Intercept):2 | 1.7620 | 0.1745 | 10.10 | 0.0000 |
| Center_SKHBC | -1.2735 | 0.1361 | -9.36 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.3727 | 0.1132 | 3.29 | 0.0010 |
| Month_Nov | -0.4028 | 0.1188 | -3.39 | 0.0007 |
| Month_Dec | -0.6035 | 0.3670 | -1.64 | 0.1000 |
| Month_Feb | -0.2259 | 0.1690 | -1.34 | 0.1814 |
| Month_Mar | -0.0121 | 0.2250 | -0.05 | 0.9572 |
| Weather_Cloudy | -0.2773 | 0.3086 | -0.90 | 0.3688 |
| Weather_Foggy | -0.7808 | 0.6083 | -1.28 | 0.1993 |
| Weather_Windy | 0.1129 | 0.1329 | 0.85 | 0.3955 |
| Category_R | -0.0126 | 0.1396 | -0.09 | 0.9280 |
| Category_VC | -0.2918 | 0.1119 | -2.61 | 0.0091 |
| Category_VF | 0.1339 | 0.1039 | 1.29 | 0.1975 |
| Human.activity_Feeding | -0.1349 | 0.1586 | -0.85 | 0.3951 |
| Human.activity_Working | -0.3652 | 0.3075 | -1.19 | 0.2350 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.1444 | 0.1832 | 0.79 | 0.4306 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.1543 | 0.3312 | -0.47 | 0.6414 |
| Vegetation | -0.0018 | 0.0002 | -8.72 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.3725 | 0.1069 | -3.48 | 0.0005 |
| Time.class_3. >10AM | -0.9962 | 0.1089 | -9.14 | 0.0000 |

Tableau 40. Résumé du modèle binomial négatif.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.8006 | 0.2289 | 12.23 | 0.0000 |
| Center_SKHBC | -1.4823 | 0.1769 | -8.38 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.5218 | 0.1527 | 3.42 | 0.0006 |
| Month_Nov | -0.4799 | 0.1341 | -3.58 | 0.0003 |
| Month_Dec | -0.3107 | 0.3537 | -0.88 | 0.3797 |
| Month_Feb | -0.1470 | 0.2161 | -0.68 | 0.4964 |
| Month_Mar | -0.4216 | 0.3113 | -1.35 | 0.1756 |
| Weather_Cloudy | -0.3486 | 0.3683 | -0.95 | 0.3440 |
| Weather_Foggy | -1.1649 | 0.6620 | -1.76 | 0.0785 |
| Weather_Windy | -0.0435 | 0.1655 | -0.26 | 0.7927 |
| Category_R | -0.0841 | 0.1698 | -0.49 | 0.6206 |
| Category_VC | -0.3626 | 0.1323 | -2.74 | 0.0061 |
| Category_VF | 0.0967 | 0.1312 | 0.74 | 0.4614 |
| Human.activity_Feeding | -0.0223 | 0.2000 | -0.11 | 0.9114 |
| Human.activity_Working | -0.4122 | 0.3467 | -1.19 | 0.2345 |
| Occupancy.rate_1/2 full | -0.1072 | 0.2384 | -0.45 | 0.6528 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.1303 | 0.3597 | -0.36 | 0.7172 |
| Vegetation | -0.0018 | 0.0002 | -7.19 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.5628 | 0.1379 | -4.08 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.2622 | 0.1299 | -9.71 | 0.0000 |

Tableau 41. ANOVA du modèle binomial négatif.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Center | 68.20 | 1 | 0.0000 |
| Month | 36.30 | 5 | 0.0000 |
| Weather | 3.83 | 3 | 0.2800 |
| Category | 10.65 | 3 | 0.0138 |
| Human.activity | 1.28 | 2 | 0.5279 |
| Occupancy.rate | 0.33 | 2 | 0.8495 |
| Vegetation | 47.72 | 1 | 0.0000 |
| Time.class | 99.49 | 2 | 0.0000 |

# 3. Résultats détaillés de l'analyse du jeu de données NARC

Tableau 42. Résumé du modèle de Poisson.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.9937 | 0.1749 | 17.11 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.0440 | 0.0862 | 0.51 | 0.6094 |
| Month_Nov | -0.1722 | 0.0826 | -2.09 | 0.0370 |
| Month_Feb | -0.3401 | 0.0989 | -3.44 | 0.0006 |
| Month_Mar | -0.2910 | 0.1479 | -1.97 | 0.0491 |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.1310 | 0.0809 | 1.62 | 0.1057 |
| Category_R | -0.2448 | 0.1110 | -2.21 | 0.0274 |
| Category_VC | -0.3703 | 0.0862 | -4.30 | 0.0000 |
| Category_VF | 0.2934 | 0.0689 | 4.26 | 0.0000 |
| Human.activity_Activity | -0.1979 | 0.1111 | -1.78 | 0.0749 |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | 0.0342 | 0.1164 | 0.29 | 0.7686 |
| Vegetation | -0.0027 | 0.0003 | -8.61 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.3287 | 0.0758 | -4.34 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.2274 | 0.0818 | -15.00 | 0.0000 |
| PRT_2 | 0.8076 | 0.1428 | 5.66 | 0.0000 |
| PRT_3 | 0.8745 | 0.2585 | 3.38 | 0.0007 |
| Zone_H | 0.0406 | 0.0846 | 0.48 | 0.6310 |
| PRT_2:Zone_H | -0.2860 | 0.1259 | -2.27 | 0.0231 |
| PRT_3:Zone_H | -0.5645 | 0.1982 | -2.85 | 0.0044 |

Tableau 43. ANOVA du modèle de Poisson.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Month | 19.34 | 4 | 0.0007 |
| Weather | 2.58 | 1 | 0.1081 |
| Category | 65.50 | 3 | 0.0000 |
| Human.activity | 3.32 | 1 | 0.0683 |
| Occupancy.rate | 0.09 | 1 | 0.7695 |
| Vegetation | 75.97 | 1 | 0.0000 |
| Time.class | 245.74 | 2 | 0.0000 |
| PRT | 33.47 | 2 | 0.0000 |
| Zone | 0.23 | 1 | 0.6310 |
| PRT:Zone | 10.52 | 2 | 0.0052 |

Tableau 44. Résumé du modèle de Poisson avec erreurs sandwich standards.

| | Estimate | Std.Error | Statistic | P.value |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.9937 | 0.3491 | 8.58 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.0440 | 0.1740 | 0.25 | 0.8003 |
| Month_Nov | -0.1722 | 0.1825 | -0.94 | 0.3452 |
| Month_Feb | -0.3401 | 0.1966 | -1.73 | 0.0836 |
| Month_Mar | -0.2910 | 0.1836 | -1.58 | 0.1131 |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.1310 | 0.1621 | 0.81 | 0.4192 |
| Category_R | -0.2448 | 0.1994 | -1.23 | 0.2195 |
| Category_VC | -0.3703 | 0.1941 | -1.91 | 0.0564 |
| Category_VF | 0.2934 | 0.1485 | 1.97 | 0.0483 |
| Human.activity_Activity | -0.1979 | 0.2568 | -0.77 | 0.4409 |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | 0.0342 | 0.1868 | 0.18 | 0.8546 |
| Vegetation | -0.0027 | 0.0006 | -4.44 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.3287 | 0.1614 | -2.04 | 0.0417 |
| Time.class_3. >10AM | -1.2274 | 0.1698 | -7.23 | 0.0000 |
| PRT_2 | 0.8076 | 0.2778 | 2.91 | 0.0036 |
| PRT_3 | 0.8745 | 0.5066 | 1.73 | 0.0843 |
| Zone_H | 0.0406 | 0.1556 | 0.26 | 0.7940 |
| PRT_2:Zone_H | -0.2860 | 0.2640 | -1.08 | 0.2788 |
| PRT_3:Zone_H | -0.5645 | 0.4398 | -1.28 | 0.1993 |

Tableau 45. Résumé du modèle de Quasi-Poisson.

| | Estimate | Std. Error | t value | Pr(>\|t\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.9937 | 0.3717 | 8.06 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.0440 | 0.1830 | 0.24 | 0.8101 |
| Month_Nov | -0.1722 | 0.1754 | -0.98 | 0.3267 |
| Month_Feb | -0.3401 | 0.2102 | -1.62 | 0.1062 |
| Month_Mar | -0.2910 | 0.3141 | -0.93 | 0.3547 |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.1310 | 0.1719 | 0.76 | 0.4466 |
| Category_R | -0.2448 | 0.2357 | -1.04 | 0.2996 |
| Category_VC | -0.3703 | 0.1830 | -2.02 | 0.0435 |
| Category_VF | 0.2934 | 0.1463 | 2.00 | 0.0455 |
| Human.activity_Activity | -0.1979 | 0.2361 | -0.84 | 0.4021 |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | 0.0342 | 0.2473 | 0.14 | 0.8899 |
| Vegetation | -0.0027 | 0.0007 | -4.05 | 0.0001 |
| Time.class_1. <9AM | -0.3287 | 0.1610 | -2.04 | 0.0417 |
| Time.class_3. >10AM | -1.2274 | 0.1738 | -7.06 | 0.0000 |
| PRT_2 | 0.8076 | 0.3033 | 2.66 | 0.0080 |
| PRT_3 | 0.8745 | 0.5492 | 1.59 | 0.1119 |
| Zone_H | 0.0406 | 0.1797 | 0.23 | 0.8212 |
| PRT_2:Zone_H | -0.2860 | 0.2675 | -1.07 | 0.2855 |
| PRT_3:Zone_H | -0.5645 | 0.4211 | -1.34 | 0.1807 |

Tableau 46. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Month | 4.28 | 4 | 0.3688 |
| Weather | 0.57 | 1 | 0.4494 |
| Category | 14.51 | 3 | 0.0023 |
| Human.activity | 0.74 | 1 | 0.3909 |
| Occupancy.rate | 0.02 | 1 | 0.8903 |
| Vegetation | 16.83 | 1 | 0.0000 |
| Time.class | 54.45 | 2 | 0.0000 |
| PRT | 7.42 | 2 | 0.0245 |
| Zone | 0.05 | 1 | 0.8211 |
| PRT:Zone | 2.33 | 2 | 0.3119 |

Tableau 47. Résumé du modèle de Poisson généralisé.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept):1 | 1.1736 | 0.0744 | 15.77 | 0.0000 |
| (Intercept):2 | 1.9884 | 0.3089 | 6.44 | 0.0000 |
| Month_Sep | 0.0392 | 0.1525 | 0.26 | 0.7974 |
| Month_Nov | -0.2687 | 0.1409 | -1.91 | 0.0566 |
| Month_Feb | -0.3095 | 0.1745 | -1.77 | 0.0762 |
| Month_Mar | -0.0625 | 0.2281 | -0.27 | 0.7842 |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.1143 | 0.1403 | 0.81 | 0.4154 |
| Category_R | -0.1083 | 0.1784 | -0.61 | 0.5438 |
| Category_VC | -0.4009 | 0.1483 | -2.70 | 0.0069 |
| Category_VF | 0.3149 | 0.1207 | 2.61 | 0.0091 |
| Human.activity_Activity | -0.1976 | 0.1958 | -1.01 | 0.3128 |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | 0.1131 | 0.1949 | 0.58 | 0.5617 |
| Vegetation | -0.0024 | 0.0005 | -4.40 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.3209 | 0.1345 | -2.39 | 0.0171 |
| Time.class_3. >10AM | -1.0510 | 0.1342 | -7.83 | 0.0000 |
| PRT_2 | 0.6704 | 0.2480 | 2.70 | 0.0069 |
| PRT_3 | 0.7470 | 0.4341 | 1.72 | 0.0853 |
| Zone_H | 0.1762 | 0.1461 | 1.21 | 0.2279 |
| PRT_2:Zone_H | -0.3709 | 0.2192 | -1.69 | 0.0906 |
| PRT_3:Zone_H | -0.8677 | 0.3265 | -2.66 | 0.0079 |

Tableau 48. Résumé du modèle binomial négatif.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 3.0877 | 0.3921 | 7.88 | 0.0000 |
| Month_Sep | -0.0421 | 0.1989 | -0.21 | 0.8322 |
| Month_Nov | -0.2891 | 0.1616 | -1.79 | 0.0736 |
| Month_Feb | -0.2273 | 0.2212 | -1.03 | 0.3041 |
| Month_Mar | -0.3633 | 0.2956 | -1.23 | 0.2190 |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.1180 | 0.1716 | 0.69 | 0.4917 |
| Category_R | -0.2675 | 0.2089 | -1.28 | 0.2004 |
| Category_VC | -0.4220 | 0.1694 | -2.49 | 0.0127 |
| Category_VF | 0.3167 | 0.1536 | 2.06 | 0.0393 |
| Human.activity_Activity | 0.0195 | 0.2375 | 0.08 | 0.9347 |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | -0.0640 | 0.2449 | -0.26 | 0.7939 |
| Vegetation | -0.0029 | 0.0007 | -4.34 | 0.0000 |
| Time.class_1. <9AM | -0.4011 | 0.1714 | -2.34 | 0.0193 |
| Time.class_3. >10AM | -1.1265 | 0.1593 | -7.07 | 0.0000 |
| PRT_2 | 0.9280 | 0.3066 | 3.03 | 0.0025 |
| PRT_3 | 0.9472 | 0.5148 | 1.84 | 0.0658 |
| Zone_H | 0.0484 | 0.1949 | 0.25 | 0.8039 |
| PRT_2:Zone_H | -0.3896 | 0.2789 | -1.40 | 0.1625 |
| PRT_3:Zone_H | -0.3275 | 0.3406 | -0.96 | 0.3362 |

Tableau 49. ANOVA du modèle binomial négatif.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Month | 4.50 | 4 | 0.3421 |
| Weather | 0.47 | 1 | 0.4922 |
| Category | 17.26 | 3 | 0.0006 |
| Human.activity | 0.01 | 1 | 0.9362 |
| Occupancy.rate | 0.07 | 1 | 0.7935 |
| Vegetation | 17.97 | 1 | 0.0000 |
| Time.class | 50.72 | 2 | 0.0000 |
| PRT | 9.37 | 2 | 0.0092 |
| Zone | 0.06 | 1 | 0.8070 |
| PRT:Zone | 2.09 | 2 | 0.3522 |

Tableau 50. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante nulle).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 3.23 | 0.66 | 4.89 | 0.00 |
| Month_Sep | -0.02 | 0.32 | -0.08 | 0.94 |
| Month_Nov | -0.41 | 0.24 | -1.73 | 0.08 |
| Month_Feb | -0.04 | 0.37 | -0.10 | 0.92 |
| Month_Mar | 0.09 | 0.44 | 0.20 | 0.85 |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.05 | 0.26 | 0.18 | 0.85 |
| Category_R | -0.10 | 0.30 | -0.32 | 0.75 |
| Category_VC | -0.62 | 0.25 | -2.48 | 0.01 |
| Category_VF | 0.39 | 0.25 | 1.60 | 0.11 |
| Human.activity_Activity | 0.03 | 0.39 | 0.09 | 0.93 |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | -0.01 | 0.37 | -0.01 | 0.99 |
| Vegetation | -0.00 | 0.00 | -3.24 | 0.00 |
| Time.class_1. <9AM | -0.65 | 0.28 | -2.30 | 0.02 |
| Time.class_3. >10AM | -1.19 | 0.26 | -4.66 | 0.00 |
| PRT_2 | 1.02 | 0.48 | 2.13 | 0.03 |
| PRT_3 | 1.36 | 0.78 | 1.75 | 0.08 |
| Zone_H | 0.65 | 0.33 | 1.96 | 0.05 |
| PRT_2:Zone_H | -0.78 | 0.45 | -1.75 | 0.08 |
| PRT_3:Zone_H | -1.50 | 0.51 | -2.96 | 0.00 |

Tableau 51. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante de comptage).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 2.64 | 0.20 | 13.22 | 0.00 |
| Month_Sep | 0.04 | 0.09 | 0.44 | 0.66 |
| Month_Nov | -0.09 | 0.09 | -1.00 | 0.32 |
| Month_Feb | -0.35 | 0.10 | -3.46 | 0.00 |
| Month_Mar | -0.34 | 0.16 | -2.04 | 0.04 |
| Weather_Cloudy or Windy | 0.14 | 0.08 | 1.70 | 0.09 |
| Category_R | -0.23 | 0.12 | -1.88 | 0.06 |
| Category_VC | -0.09 | 0.10 | -0.91 | 0.36 |
| Category_VF | 0.15 | 0.07 | 2.12 | 0.03 |
| Human.activity_Activity | -0.14 | 0.12 | -1.15 | 0.25 |
| Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full | -0.03 | 0.12 | -0.21 | 0.83 |
| Vegetation | -0.00 | 0.00 | -4.36 | 0.00 |
| Time.class_1. <9AM | -0.19 | 0.08 | -2.30 | 0.02 |
| Time.class_3. >10AM | -0.91 | 0.09 | -9.83 | 0.00 |
| PRT_2 | 0.56 | 0.17 | 3.20 | 0.00 |
| PRT_3 | 0.44 | 0.35 | 1.25 | 0.21 |
| Zone_H | -0.12 | 0.09 | -1.37 | 0.17 |
| PRT_2:Zone_H | -0.15 | 0.13 | -1.14 | 0.25 |
| PRT_3:Zone_H | 0.16 | 0.22 | 0.70 | 0.49 |

Tableau 52. ANOVA du modèle Hurdle Poisson.

| | Df | Chisq | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Month** | 4 | 17.56 | 0.0015 |
| **Weather** | 1 | 2.89 | 0.0893 |
| **Category** | 3 | 13.22 | 0.0042 |
| **Human.activity** | 1 | 1.33 | 0.2486 |
| **Occupancy.rate** | 1 | 0.04 | 0.8323 |
| **Vegetation** | 1 | 18.98 | 0.0000 |
| **Time.class** | 2 | 96.64 | 0.0000 |
| **PRT** | 2 | 15.40 | 0.0005 |
| **Zone** | 1 | 1.87 | 0.1712 |
| **PRT:Zone** | 2 | 2.32 | 0.3141 |

Tableau 53. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante nulle).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 3.23 | 0.66 | 4.89 | 0.00 |
| **Month_Sep** | -0.02 | 0.32 | -0.08 | 0.94 |
| **Month_Nov** | -0.41 | 0.24 | -1.73 | 0.08 |
| **Month_Feb** | -0.04 | 0.37 | -0.10 | 0.92 |
| **Month_Mar** | 0.09 | 0.44 | 0.20 | 0.85 |
| **Weather_Cloudy or Windy** | 0.05 | 0.26 | 0.18 | 0.85 |
| **Category_R** | -0.10 | 0.30 | -0.32 | 0.75 |
| **Category_VC** | -0.62 | 0.25 | -2.48 | 0.01 |
| **Category_VF** | 0.39 | 0.25 | 1.60 | 0.11 |
| **Human.activity_Activity** | 0.03 | 0.39 | 0.09 | 0.93 |
| **Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full** | -0.01 | 0.37 | -0.01 | 0.99 |
| **Vegetation** | -0.00 | 0.00 | -3.24 | 0.00 |
| **Time.class_1. <9AM** | -0.65 | 0.28 | -2.30 | 0.02 |
| **Time.class_3. >10AM** | -1.19 | 0.26 | -4.66 | 0.00 |
| **PRT_2** | 1.02 | 0.48 | 2.13 | 0.03 |
| **PRT_3** | 1.36 | 0.78 | 1.75 | 0.08 |
| **Zone_H** | 0.65 | 0.33 | 1.96 | 0.05 |
| **PRT_2:Zone_H** | -0.78 | 0.45 | -1.75 | 0.08 |
| **PRT_3:Zone_H** | -1.50 | 0.51 | -2.96 | 0.00 |

Tableau 54. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante de comptage).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 2.73 | 0.50 | 5.41 | 0.00 |
| **Month_Sep** | -0.11 | 0.22 | -0.48 | 0.63 |
| **Month_Nov** | -0.17 | 0.19 | -0.93 | 0.35 |
| **Month_Feb** | -0.40 | 0.24 | -1.70 | 0.09 |
| **Month_Mar** | -0.54 | 0.34 | -1.60 | 0.11 |
| **Weather_Cloudy or Windy** | 0.11 | 0.20 | 0.54 | 0.59 |
| **Category_R** | -0.37 | 0.25 | -1.51 | 0.13 |
| **Category_VC** | -0.20 | 0.22 | -0.92 | 0.36 |
| **Category_VF** | 0.15 | 0.17 | 0.89 | 0.37 |
| **Human.activity_Activity** | -0.09 | 0.26 | -0.33 | 0.74 |
| **Occupancy.rate_1/2 or 3/4 full** | -0.08 | 0.28 | -0.29 | 0.78 |
| **Vegetation** | -0.00 | 0.00 | -2.24 | 0.03 |
| **Time.class_1. <9AM** | -0.30 | 0.20 | -1.48 | 0.14 |
| **Time.class_3. >10AM** | -1.14 | 0.19 | -5.95 | 0.00 |
| **PRT_2** | 0.71 | 0.38 | 1.85 | 0.06 |
| **PRT_3** | 0.55 | 0.64 | 0.85 | 0.39 |
| **Zone_H** | -0.16 | 0.21 | -0.76 | 0.45 |
| **PRT_2:Zone_H** | -0.23 | 0.31 | -0.73 | 0.47 |
| **PRT_3:Zone_H** | 0.49 | 0.45 | 1.09 | 0.28 |
| **Log(theta)** | 0.03 | 0.24 | 0.12 | 0.91 |

Tableau 55. ANOVA du modèle Hurdle binomial négatif.

| | Df | Chisq | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Month** | 4 | 4.95 | 0.2924 |
| **Weather** | 1 | 0.29 | 0.5923 |
| **Category** | 3 | 5.35 | 0.1479 |
| **Human.activity** | 1 | 0.11 | 0.7402 |
| **Occupancy.rate** | 1 | 0.08 | 0.7750 |
| **Vegetation** | 1 | 5.00 | 0.0254 |
| **Time.class** | 2 | 36.05 | 0.0000 |
| **PRT** | 2 | 4.48 | 0.1065 |
| **Zone** | 1 | 0.58 | 0.4451 |
| **PRT:Zone** | 2 | 2.39 | 0.3025 |

# 4. Résultats détaillés de l'analyse du jeu de données SKHBC-AD

Tableau 56. Résumé du modèle de Poisson.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 1.7273 | 0.1712 | 10.09 | 0.0000 |
| **Month_Sep** | 1.2569 | 0.1008 | 12.47 | 0.0000 |
| **Month_Nov** | -0.6293 | 0.1559 | -4.04 | 0.0001 |
| **Month_Dec** | -0.5034 | 0.2086 | -2.41 | 0.0158 |
| **Month_Feb** | 1.6375 | 0.7704 | 2.13 | 0.0335 |
| **Weather_Cloudy** | -2.0773 | 0.7804 | -2.66 | 0.0078 |
| **Weather_Foggy** | 0.9493 | 0.5393 | 1.76 | 0.0784 |
| **Weather_Windy** | -1.7405 | 0.7205 | -2.42 | 0.0157 |
| **Category_R** | -0.1155 | 0.1342 | -0.86 | 0.3893 |
| **Category_VC** | -0.4838 | 0.1165 | -4.15 | 0.0000 |
| **Category_VF** | -0.2706 | 0.1201 | -2.25 | 0.0242 |
| **Human.activity_Feeding** | -0.3443 | 0.1812 | -1.90 | 0.0574 |
| **Human.activity_Working** | -0.1953 | 0.2185 | -0.89 | 0.3714 |
| **Occupancy.rate_1/2 full** | 0.1063 | 0.2670 | 0.40 | 0.6905 |
| **Occupancy.rate_3/4 full** | -0.1211 | 0.3053 | -0.40 | 0.6918 |
| **Vegetation** | -0.0000 | 0.0007 | -0.05 | 0.9585 |
| **Time.class_1. <9AM** | -1.3969 | 0.1149 | -12.16 | 0.0000 |
| **Time.class_3. >10AM** | -1.4424 | 0.1266 | -11.39 | 0.0000 |
| **PRT_2** | -1.3938 | 0.2140 | -6.51 | 0.0000 |
| **PRT_3** | 0.4955 | 0.2515 | 1.97 | 0.0488 |
| **PRT1.Zone_2** | -0.1456 | 0.1172 | -1.24 | 0.2142 |
| **PRT2.Zone_2** | -0.5835 | 0.2856 | -2.04 | 0.0410 |
| **PRT3.Zone_2** | -0.9398 | 0.2656 | -3.54 | 0.0004 |
| **PRT3.Zone_3** | -1.3098 | 0.2838 | -4.62 | 0.0000 |
| **PRT3.Zone_4** | -2.3610 | 0.3487 | -6.77 | 0.0000 |

Tableau 57. ANOVA du modèle de Poisson.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Month** | 263.22 | 4 | 0.0000 |
| **Weather** | 13.92 | 3 | 0.0030 |
| **Category** | 18.93 | 3 | 0.0003 |
| **Human.activity** | 4.50 | 2 | 0.1055 |
| **Occupancy.rate** | 0.37 | 2 | 0.8321 |
| **Vegetation** | 0.00 | 1 | 0.9585 |
| **Time.class** | 230.12 | 2 | 0.0000 |
| **PRT** | 56.81 | 2 | 0.0000 |
| **PRT1.Zone** | 1.56 | 1 | 0.2116 |
| **PRT2.Zone** | 4.21 | 1 | 0.0401 |
| **PRT3.Zone** | 51.16 | 3 | 0.0000 |

Tableau 58. Résumé du modèle de Poisson avec erreurs sandwich standards.

| | Estimate | Std.Error | Statistic | P.value |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 1.7273 | 0.3784 | 4.57 | 0.0000 |
| Month_Sep | 1.2569 | 0.2039 | 6.16 | 0.0000 |
| Month_Nov | -0.6293 | 0.2412 | -2.61 | 0.0091 |
| Month_Dec | -0.5034 | 0.6304 | -0.80 | 0.4246 |
| Month_Feb | 1.6375 | 0.8020 | 2.04 | 0.0412 |
| Weather_Cloudy | -2.0773 | 0.8320 | -2.50 | 0.0125 |
| Weather_Foggy | 0.9493 | 0.6400 | 1.48 | 0.1380 |
| Weather_Windy | -1.7405 | 0.7137 | -2.44 | 0.0147 |
| Category_R | -0.1155 | 0.2491 | -0.46 | 0.6428 |
| Category_VC | -0.4838 | 0.2276 | -2.13 | 0.0335 |
| Category_VF | -0.2706 | 0.2197 | -1.23 | 0.2181 |
| Human.activity_Feeding | -0.3443 | 0.2983 | -1.15 | 0.2484 |
| Human.activity_Working | -0.1953 | 0.3087 | -0.63 | 0.5270 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.1063 | 0.3795 | 0.28 | 0.7794 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.1211 | 0.4546 | -0.27 | 0.7900 |
| Vegetation | -0.0000 | 0.0012 | -0.03 | 0.9780 |
| Time.class_1. <9AM | -1.3969 | 0.1866 | -7.49 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.4424 | 0.2180 | -6.62 | 0.0000 |
| PRT_2 | -1.3938 | 0.5577 | -2.50 | 0.0124 |
| PRT_3 | 0.4955 | 0.3426 | 1.45 | 0.1480 |
| PRT1.Zone_2 | -0.1456 | 0.2339 | -0.62 | 0.5335 |
| PRT2.Zone_2 | -0.5835 | 0.5981 | -0.98 | 0.3292 |
| PRT3.Zone_2 | -0.9398 | 0.4146 | -2.27 | 0.0234 |
| PRT3.Zone_3 | -1.3098 | 0.3938 | -3.33 | 0.0009 |
| PRT3.Zone_4 | -2.3610 | 0.4751 | -4.97 | 0.0000 |

Tableau 59. Résumé du modèle de Quasi-Poisson.

| | Estimate | Std. Error | t value | Pr(>\|t\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 1.7273 | 0.2858 | 6.04 | 0.0000 |
| Month_Sep | 1.2569 | 0.1683 | 7.47 | 0.0000 |
| Month_Nov | -0.6293 | 0.2602 | -2.42 | 0.0160 |
| Month_Dec | -0.5034 | 0.3481 | -1.45 | 0.1488 |
| Month_Feb | 1.6375 | 1.2858 | 1.27 | 0.2035 |
| Weather_Cloudy | -2.0773 | 1.3024 | -1.59 | 0.1115 |
| Weather_Foggy | 0.9493 | 0.9000 | 1.05 | 0.2921 |
| Weather_Windy | -1.7405 | 1.2025 | -1.45 | 0.1485 |
| Category_R | -0.1155 | 0.2240 | -0.52 | 0.6062 |
| Category_VC | -0.4838 | 0.1945 | -2.49 | 0.0132 |
| Category_VF | -0.2706 | 0.2004 | -1.35 | 0.1776 |
| Human.activity_Feeding | -0.3443 | 0.3024 | -1.14 | 0.2555 |
| Human.activity_Working | -0.1953 | 0.3646 | -0.54 | 0.5926 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.1063 | 0.4455 | 0.24 | 0.8115 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.1211 | 0.5096 | -0.24 | 0.8123 |
| Vegetation | -0.0000 | 0.0011 | -0.03 | 0.9752 |
| Time.class_1. <9AM | -1.3969 | 0.1917 | -7.29 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.4424 | 0.2113 | -6.83 | 0.0000 |
| PRT_2 | -1.3938 | 0.3572 | -3.90 | 0.0001 |
| PRT_3 | 0.4955 | 0.4198 | 1.18 | 0.2384 |
| PRT1.Zone_2 | -0.1456 | 0.1956 | -0.74 | 0.4571 |
| PRT2.Zone_2 | -0.5835 | 0.4766 | -1.22 | 0.2215 |
| PRT3.Zone_2 | -0.9398 | 0.4432 | -2.12 | 0.0345 |
| PRT3.Zone_3 | -1.3098 | 0.4736 | -2.77 | 0.0059 |
| PRT3.Zone_4 | -2.3610 | 0.5820 | -4.06 | 0.0001 |

Tableau 60. ANOVA du modèle de Quasi-Poisson.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Month | 94.50 | 4 | 0.0000 |
| Weather | 5.00 | 3 | 0.1719 |
| Category | 6.80 | 3 | 0.0787 |
| Human.activity | 1.61 | 2 | 0.4460 |
| Occupancy.rate | 0.13 | 2 | 0.9361 |
| Vegetation | 0.00 | 1 | 0.9751 |
| Time.class | 82.62 | 2 | 0.0000 |
| PRT | 20.40 | 2 | 0.0000 |
| PRT1.Zone | 0.56 | 1 | 0.4542 |
| PRT2.Zone | 1.51 | 1 | 0.2188 |
| PRT3.Zone | 18.37 | 3 | 0.0004 |

Tableau 61. Résumé du modèle de Poisson généralisé.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept):1 | 0.9564 | 0.0927 | 10.31 | 0.0000 |
| (Intercept):2 | 0.7523 | 0.2718 | 2.77 | 0.0056 |
| Month_Sep | 1.3130 | 0.1620 | 8.10 | 0.0000 |
| Month_Nov | -0.4978 | 0.2148 | -2.32 | 0.0205 |
| Month_Dec | -0.7574 | 0.3689 | -2.05 | 0.0401 |
| Month_Feb | 1.3350 | 0.8406 | 1.59 | 0.1123 |
| Weather_Cloudy | -1.7173 | 0.8590 | -2.00 | 0.0456 |
| Weather_Foggy | 1.0284 | 0.6613 | 1.55 | 0.1199 |
| Weather_Windy | -1.3897 | 0.7435 | -1.87 | 0.0616 |
| Category_R | -0.0167 | 0.2077 | -0.08 | 0.9360 |
| Category_VC | -0.2555 | 0.1757 | -1.45 | 0.1459 |
| Category_VF | -0.2196 | 0.1896 | -1.16 | 0.2468 |
| Human.activity_Feeding | -0.2620 | 0.2649 | -0.99 | 0.3227 |
| Human.activity_Working | 0.1146 | 0.3120 | 0.37 | 0.7135 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.3362 | 0.3908 | 0.86 | 0.3896 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.2213 | 0.4643 | -0.48 | 0.6336 |
| Vegetation | 0.0003 | 0.0010 | 0.27 | 0.7857 |
| Time.class_1. <9AM | -1.1284 | 0.1760 | -6.41 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.1022 | 0.1857 | -5.93 | 0.0000 |
| PRT_2 | -1.4886 | 0.3434 | -4.34 | 0.0000 |
| PRT_3 | 0.4244 | 0.3714 | 1.14 | 0.2531 |
| PRT1.Zone_2 | -0.1678 | 0.1874 | -0.90 | 0.3706 |
| PRT2.Zone_2 | -0.2281 | 0.4254 | -0.54 | 0.5918 |
| PRT3.Zone_2 | -0.9133 | 0.3901 | -2.34 | 0.0192 |
| PRT3.Zone_3 | -0.9222 | 0.4080 | -2.26 | 0.0238 |
| PRT3.Zone_4 | -1.9930 | 0.4972 | -4.01 | 0.0001 |

Tableau 62. Résumé du modèle binomial négatif.

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 1.6157 | 0.3362 | 4.81 | 0.0000 |
| Month_Sep | 1.2183 | 0.2159 | 5.64 | 0.0000 |
| Month_Nov | -0.6634 | 0.2201 | -3.01 | 0.0026 |
| Month_Dec | -0.3815 | 0.3524 | -1.08 | 0.2789 |
| Month_Feb | 1.6836 | 0.8787 | 1.92 | 0.0554 |
| Weather_Cloudy | -1.9888 | 0.8981 | -2.21 | 0.0268 |
| Weather_Foggy | 0.7895 | 0.6897 | 1.14 | 0.2524 |
| Weather_Windy | -1.7333 | 0.7643 | -2.27 | 0.0233 |
| Category_R | 0.0234 | 0.2512 | 0.09 | 0.9257 |
| Category_VC | -0.4288 | 0.2090 | -2.05 | 0.0402 |
| Category_VF | -0.1475 | 0.2271 | -0.65 | 0.5160 |
| Human.activity_Feeding | -0.2139 | 0.3082 | -0.69 | 0.4877 |
| Human.activity_Working | -0.1038 | 0.3770 | -0.28 | 0.7831 |
| Occupancy.rate_1/2 full | -0.2483 | 0.4565 | -0.54 | 0.5864 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.3633 | 0.4737 | -0.77 | 0.4431 |
| Vegetation | -0.0010 | 0.0012 | -0.85 | 0.3952 |
| Time.class_1. <9AM | -1.1841 | 0.2247 | -5.27 | 0.0000 |
| Time.class_3. >10AM | -1.3654 | 0.2099 | -6.50 | 0.0000 |
| PRT_2 | -0.8548 | 0.3677 | -2.32 | 0.0201 |
| PRT_3 | 0.8304 | 0.4530 | 1.83 | 0.0668 |
| PRT1.Zone_2 | 0.0431 | 0.2362 | 0.18 | 0.8552 |
| PRT2.Zone_2 | -0.9427 | 0.4466 | -2.11 | 0.0348 |
| PRT3.Zone_2 | -1.0248 | 0.4541 | -2.26 | 0.0240 |
| PRT3.Zone_3 | -1.2522 | 0.4856 | -2.58 | 0.0099 |
| PRT3.Zone_4 | -2.5085 | 0.5901 | -4.25 | 0.0000 |

Tableau 63. ANOVA du modèle binomial négatif.

| | LR Chisq | Df | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Month | 68.71 | 4 | 0.0000 |
| Weather | 8.68 | 3 | 0.0339 |
| Category | 4.81 | 3 | 0.1860 |
| Human.activity | 0.52 | 2 | 0.7721 |
| Occupancy.rate | 0.81 | 2 | 0.6671 |
| Vegetation | 0.71 | 1 | 0.3997 |
| Time.class | 55.31 | 2 | 0.0000 |
| PRT | 10.24 | 2 | 0.0060 |
| PRT1.Zone | 0.03 | 1 | 0.8541 |
| PRT2.Zone | 4.40 | 1 | 0.0360 |
| PRT3.Zone | 19.08 | 3 | 0.0003 |

Tableau 64. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante nulle).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 0.85 | 0.50 | 1.69 | 0.09 |
| **Month_Sep** | 1.77 | 0.40 | 4.39 | 0.00 |
| **Month_Nov** | -0.72 | 0.28 | -2.53 | 0.01 |
| **Month_Dec** | -0.72 | 0.49 | -1.48 | 0.14 |
| **Month_Feb** | 1.32 | 0.99 | 1.34 | 0.18 |
| **Weather_Cloudy** | -1.67 | 1.01 | -1.65 | 0.10 |
| **Weather_Foggy** | 0.63 | 0.83 | 0.75 | 0.45 |
| **Weather_Windy** | -1.54 | 0.78 | -1.98 | 0.05 |
| **Category_R** | 0.06 | 0.37 | 0.16 | 0.87 |
| **Category_VC** | -0.21 | 0.29 | -0.72 | 0.47 |
| **Category_VF** | -0.35 | 0.33 | -1.06 | 0.29 |
| **Human.activity_Feeding** | -0.25 | 0.43 | -0.59 | 0.56 |
| **Human.activity_Working** | 0.37 | 0.53 | 0.69 | 0.49 |
| **Occupancy.rate_1/2 full** | 0.10 | 0.63 | 0.16 | 0.87 |
| **Occupancy.rate_3/4 full** | -0.63 | 0.64 | -0.97 | 0.33 |
| **Vegetation** | -0.00 | 0.00 | -0.58 | 0.56 |
| **Time.class_1. <9AM** | -0.62 | 0.35 | -1.75 | 0.08 |
| **Time.class_3. >10AM** | -0.89 | 0.31 | -2.91 | 0.00 |
| **PRT_2** | -0.82 | 0.53 | -1.54 | 0.12 |
| **PRT_3** | 1.07 | 0.70 | 1.54 | 0.12 |
| **PRT1.Zone_2** | 0.14 | 0.35 | 0.41 | 0.68 |
| **PRT2.Zone_2** | -0.62 | 0.60 | -1.04 | 0.30 |
| **PRT3.Zone_2** | -1.27 | 0.69 | -1.85 | 0.06 |
| **PRT3.Zone_3** | -0.66 | 0.72 | -0.91 | 0.36 |
| **PRT3.Zone_4** | -2.18 | 0.84 | -2.59 | 0.01 |

Tableau 65. Résumé du modèle Hurdle Poisson (Composante de comptage).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| **(Intercept)** | 2.14 | 0.19 | 11.05 | 0.00 |
| **Month_Sep** | 0.99 | 0.12 | 8.54 | 0.00 |
| **Month_Nov** | -0.21 | 0.21 | -0.99 | 0.32 |
| **Month_Dec** | 0.46 | 0.25 | 1.86 | 0.06 |
| **Month_Feb** | 17.31 | 5237.81 | 0.00 | 1.00 |
| **Weather_Cloudy** | -17.30 | 5237.81 | -0.00 | 1.00 |
| **Weather_Foggy** | 0.85 | 0.99 | 0.85 | 0.39 |
| **Weather_Windy** | -17.01 | 5237.81 | -0.00 | 1.00 |
| **Category_R** | -0.06 | 0.15 | -0.40 | 0.69 |
| **Category_VC** | -0.53 | 0.14 | -3.85 | 0.00 |
| **Category_VF** | -0.17 | 0.13 | -1.26 | 0.21 |
| **Human.activity_Feeding** | -0.34 | 0.22 | -1.58 | 0.11 |
| **Human.activity_Working** | -0.48 | 0.26 | -1.84 | 0.07 |
| **Occupancy.rate_1/2 full** | -0.34 | 0.32 | -1.06 | 0.29 |
| **Occupancy.rate_3/4 full** | 0.13 | 0.36 | 0.35 | 0.73 |
| **Vegetation** | -0.00 | 0.00 | -0.62 | 0.53 |
| **Time.class_1. <9AM** | -1.24 | 0.13 | -9.23 | 0.00 |
| **Time.class_3. >10AM** | -1.27 | 0.16 | -7.93 | 0.00 |
| **PRT_2** | -0.83 | 0.24 | -3.43 | 0.00 |
| **PRT_3** | 0.31 | 0.29 | 1.08 | 0.28 |
| **PRT1.Zone_2** | -0.29 | 0.14 | -2.12 | 0.03 |
| **PRT2.Zone_2** | -1.06 | 0.34 | -3.10 | 0.00 |
| **PRT3.Zone_2** | -0.74 | 0.31 | -2.38 | 0.02 |
| **PRT3.Zone_3** | -1.49 | 0.34 | -4.32 | 0.00 |
| **PRT3.Zone_4** | -2.02 | 0.43 | -4.75 | 0.00 |

Tableau 66. ANOVA du modèle Hurdle Poisson.

| | Df | Chisq | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| **Month** | 4 | 86.65 | 0.0000 |
| **Weather** | 3 | 1.37 | 0.7122 |
| **Category** | 3 | 15.12 | 0.0017 |
| **Human.activity** | 2 | 5.69 | 0.0581 |
| **Occupancy.rate** | 2 | 1.34 | 0.5119 |
| **Vegetation** | 1 | 0.39 | 0.5347 |
| **Time.class** | 2 | 121.79 | 0.0000 |
| **PRT** | 2 | 13.70 | 0.0011 |
| **PRT1.Zone** | 1 | 4.51 | 0.0336 |
| **PRT2.Zone** | 1 | 9.58 | 0.0020 |
| **PRT3.Zone** | 3 | 30.67 | 0.0000 |

Tableau 67. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante nulle).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 0.85 | 0.50 | 1.69 | 0.09 |
| Month_Sep | 1.77 | 0.40 | 4.39 | 0.00 |
| Month_Nov | -0.72 | 0.28 | -2.53 | 0.01 |
| Month_Dec | -0.72 | 0.49 | -1.48 | 0.14 |
| Month_Feb | 1.32 | 0.99 | 1.34 | 0.18 |
| Weather_Cloudy | -1.67 | 1.01 | -1.65 | 0.10 |
| Weather_Foggy | 0.63 | 0.83 | 0.75 | 0.45 |
| Weather_Windy | -1.54 | 0.78 | -1.98 | 0.05 |
| Category_R | 0.06 | 0.37 | 0.16 | 0.87 |
| Category_VC | -0.21 | 0.29 | -0.72 | 0.47 |
| Category_VF | -0.35 | 0.33 | -1.06 | 0.29 |
| Human.activity_Feeding | -0.25 | 0.43 | -0.59 | 0.56 |
| Human.activity_Working | 0.37 | 0.53 | 0.69 | 0.49 |
| Occupancy.rate_1/2 full | 0.10 | 0.63 | 0.16 | 0.87 |
| Occupancy.rate_3/4 full | -0.63 | 0.64 | -0.97 | 0.33 |
| Vegetation | -0.00 | 0.00 | -0.58 | 0.56 |
| Time.class_1. <9AM | -0.62 | 0.35 | -1.75 | 0.08 |
| Time.class_3. >10AM | -0.89 | 0.31 | -2.91 | 0.00 |
| PRT_2 | -0.82 | 0.53 | -1.54 | 0.12 |
| PRT_3 | 1.07 | 0.70 | 1.54 | 0.12 |
| PRT1.Zone_2 | 0.14 | 0.35 | 0.41 | 0.68 |
| PRT2.Zone_2 | -0.62 | 0.60 | -1.04 | 0.30 |
| PRT3.Zone_2 | -1.27 | 0.69 | -1.85 | 0.06 |
| PRT3.Zone_3 | -0.66 | 0.72 | -0.91 | 0.36 |
| PRT3.Zone_4 | -2.18 | 0.84 | -2.59 | 0.01 |

Tableau 68. Résumé du modèle Hurdle binomial négatif (Composante de comptage).

| | Estimate | Std. Error | z value | Pr(>\|z\|) |
|---|---|---|---|---|
| (Intercept) | 1.84 | 0.39 | 4.71 | 0.00 |
| Month_Sep | 1.00 | 0.25 | 4.05 | 0.00 |
| Month_Nov | -0.34 | 0.31 | -1.09 | 0.28 |
| Month_Dec | 0.14 | 0.49 | 0.29 | 0.77 |
| Month_Feb | 17.54 | 5473.47 | 0.00 | 1.00 |
| Weather_Cloudy | -17.62 | 5473.47 | -0.00 | 1.00 |
| Weather_Foggy | 0.79 | 1.24 | 0.63 | 0.53 |
| Weather_Windy | -17.19 | 5473.47 | -0.00 | 1.00 |
| Category_R | 0.02 | 0.29 | 0.08 | 0.93 |
| Category_VC | -0.50 | 0.26 | -1.94 | 0.05 |
| Category_VF | 0.17 | 0.28 | 0.60 | 0.55 |
| Human.activity_Feeding | -0.08 | 0.39 | -0.22 | 0.83 |
| Human.activity_Working | -0.44 | 0.45 | -0.99 | 0.32 |
| Occupancy.rate_1/2 full | -0.61 | 0.58 | -1.05 | 0.29 |
| Occupancy.rate_3/4 full | 0.11 | 0.67 | 0.17 | 0.87 |
| Vegetation | -0.00 | 0.00 | -0.30 | 0.76 |
| Time.class_1. <9AM | -1.37 | 0.27 | -5.13 | 0.00 |
| Time.class_3. >10AM | -1.44 | 0.26 | -5.46 | 0.00 |
| PRT_2 | -0.79 | 0.44 | -1.77 | 0.08 |
| PRT_3 | 0.47 | 0.55 | 0.86 | 0.39 |
| PRT1.Zone_2 | -0.06 | 0.27 | -0.21 | 0.83 |
| PRT2.Zone_2 | -1.05 | 0.61 | -1.72 | 0.09 |
| PRT3.Zone_2 | -0.69 | 0.54 | -1.27 | 0.20 |
| PRT3.Zone_3 | -1.67 | 0.60 | -2.78 | 0.01 |
| PRT3.Zone_4 | -2.44 | 0.76 | -3.21 | 0.00 |
| Log(theta) | 0.38 | 0.35 | 1.08 | 0.28 |

Tableau 69. ANOVA du modèle Hurdle binomial négatif.

| | Df | Chisq | Pr(>Chisq) |
|---|---|---|---|
| Month | 4 | 22.66 | 0.0001 |
| Weather | 3 | 0.94 | 0.8146 |
| Category | 3 | 5.50 | 0.1387 |
| Human.activity | 2 | 1.00 | 0.6050 |
| Occupancy.rate | 2 | 1.19 | 0.5505 |
| Vegetation | 1 | 0.09 | 0.7614 |
| Time.class | 2 | 41.81 | 0.0000 |
| PRT | 2 | 4.30 | 0.1163 |
| PRT1.Zone | 1 | 0.05 | 0.8317 |
| PRT2.Zone | 1 | 2.94 | 0.0862 |
| PRT3.Zone | 3 | 14.43 | 0.0024 |

# III. Analyse du risque d'exposition des outardes en captivité aux virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle par l'avifaune sauvage

## 1. Script R utilisé pour l'analyse

Crédits : T.Corre

```
#Loop on species
for(species in names(Data)[4:length(names(Data))]){
Data_extract <- Data[,c(names(Data)[1:3],species)]
#constant values by species : p8 to p27
j = 8
for(prob in unique(Data$Probabilite)[9:n_prob]){
assign(paste0("p",j), Data_extract[Data_extract$Probabilite == prob,c(species)])
#range "-"
if(str_detect(get(paste0("p",j)), "-") & !str_detect(get(paste0("p",j)), "E") ){
first_value <- as.numeric(sapply(strsplit(as.character(get(paste0("p",j))), "-"), "[[", 1))
second_value <- as.numeric(sapply(strsplit(as.character(get(paste0("p",j))), "-"), "[[", 2))
assign(paste0("p",j), runif(1000,first_value,second_value))
}
assign(paste0("p",j), as.numeric(get(paste0("p",j))))
j <- j + 1
}
#loop on sites
for(site in unique(Data$Site[!is.na(Data$Site)])){
#value for p2 and p3
k = 2
for(prob in unique(Data$Probabilite)[3:4]){
assign(paste0("p",k), Data_extract[Data_extract$Probabilite == prob & Data_extract$Site ==
site,c(species)])
```

```
assign(paste0("p",k), as.numeric(get(paste0("p",k))))

k <- k + 1

}

N_temp <- Data_extract[Data_extract$Probabilite == "N" & Data_extract$Site ==
site,c(species)]

N_temp <- strsplit(as.character(N_temp), ";")

#loop on site scenario

for(scenar_site in 1:3){

#get the value of scenario number

N <- sapply(N_temp, "[[", scenar_site)

N <- strsplit(as.character(N), " : ")

N <- as.numeric(sapply(N, "[[", 2))

#loop on virus

for(virus in unique(Data$Virus[!is.na(Data$Virus)])){

#value for p4 to p7

l = 4

for(prob in unique(Data$Probabilite)[5:8]){

assign(paste0("p",l), Data_extract[Data_extract$Probabilite == prob & Data_extract$Virus
== virus,c(species)])

assign(paste0("p",l), as.numeric(get(paste0("p",l))))

l <- l + 1

}

p1_temp <- Data_extract[Data_extract$Probabilite == "p.infect" & Data_extract$Virus ==
virus,c(species)]

p1_temp <- strsplit(as.character(p1_temp), ";")

#loop on virus scenario

for(scenar_virus in 1:3){

p1 <- sapply(p1_temp, "[[", scenar_virus)

p1 <- strsplit(as.character(p1), " : ")

p1 <- as.numeric(sapply(p1, "[[", 2))

#all p are now affected
```

**#Compute prob**

```
feces.perch <- p4*p8*(1-(1-p14*p25)*(1-p15*p26)*(1-p16*p27))

feces.in <- p4*p9*(1-(1-p17*p25)*(1-p18*p26)*(1-p19*p27))

feathers.perch <- p5*p10*p23

feathers.in <- p5*p11*p23

aerosols <- p7*p13*(1-(1-p20*p25)*(1-p21*p26)*(1-p22))

carcass <- p6*p12*p24

perched <- 1-(1-feces.perch)*(1-feathers.perch)

inside <- 1-(1-feces.in)*(1-aerosols)*(1-feathers.in)*(1-carcass)

ptot <- p1*((p2*perched)+(p3*inside))

P <- 1-(1-ptot)^N
```

**#store results in the matrix**

```
mat_result <- rbind(mat_result,
cbind(species,site,scenar_site,virus,scenar_virus,feces.perch,feces.in,feathers.perch,feathers.i
n,aerosols,carcass,perched,inside,ptot,P))

}

}

}

}

}
```

## 2. Probabilités, signification, méthodes d'estimation et valeurs associées

Tableau 70. Valeurs des différentes probabilités associées au différentes étapes du diagramme d'évènements. Sc = scénario.

| | | | *Passer domesticus* |
|---|---|---|---|
| **Probabilité** | **Site** | **Virus** | **Valeur** |
| ni | NARC | | Sc1 : 40-76 ; Sc2 : 199-379 ; Sc3 : 398-758 |
| | SKHBC-AD | | Sc1 : 3-32 ; Sc2 : 14-162 ; Sc3 : 27-324 |
| p.infect | NARC | AIV | 0-0.005 |
| | SKHBC-AD | | 0-0.009 |
| | NARC | NDV | 0.0007-0.011 |
| | SKHBC-AD | | 0.0001-0.014 |
| p.perch | NARC | / | 0.263-0.335 |
| | SKHBC-AD | / | 0.348-0.488 |
| p.int | NARC | / | 0.082-0.130 |
| | SKHBC-AD | / | 0-0.034 |
| p.fecalexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.featherexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.organexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.respiexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.defecate.perch | / | / | 0.5-1 |
| p.defecate.int | / | / | 0.5-1 |
| p.drop.perch | / | / | 0.05-0.5 |
| p.drop.int | / | / | 0.5-1 |
| p.death | / | / | 0.05-0.5 |
| p.expectorate | / | / | 0.05-0.8 |
| p.waterfeces.perch | / | / | 0.0008 |
| p.foodfeces.perch | / | / | 0.0015 |
| p.fecesground.perch | / | / | 0.9977 |
| p.waterfeces.int | / | / | 0.2-0.5 |
| p.foodfeces.int | / | / | 0.2-0.8 |
| p.fecesground.int | / | / | 0.5-1 |
| p.wateraerosols | / | / | 0.05-0.5 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| p.foodaerosols | / | / | 0.05-0.2 |
| p.direct | / | / | 0-0.5 |
| p.feather | / | / | 0.05-0.2 |
| p.carcassfeed | / | / | 0-0.05 |
| p.water | / | / | 0.5-1 |
| p.food | / | / | 0.2-0.8 |
| p.feces | / | / | 0-0.2 |
| | | | ***Pycnonotus leucotis*** |
| **Probabilité** | **Site** | **Virus** | **Valeur** |
| ni | NARC | | Sc1 : 14-17 ; Sc2 : 69-83 ; Sc3 : 137-166 |
| | SKHBC-AD | | Sc1 : 7-38 ; Sc2 : 33-189 ; Sc3 : 67-377 |
| p.infect | NARC | AIV | 0-0.008 |
| | SKHBC-AD | | 0-0.004 |
| | NARC | NDV | 0.0002-0.017 |
| | SKHBC-AD | | 0.0009-0.014 |
| p.perch | NARC | / | 0.545-0.694 |
| | SKHBC-AD | / | 0.519-0.644 |
| p.int | NARC | / | 0.012-0.074 |
| | SKHBC-AD | / | 0.019-0.073 |
| p.fecalexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.featherexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.organexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.respiexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.defecate.perch | / | / | 0.5-1 |
| p.defecate.int | / | / | 0.5-1 |
| p.drop.perch | / | / | 0.05-0.5 |
| p.drop.int | / | / | 0.5-1 |
| p.death | / | / | 0.05-0.5 |
| p.expectorate | / | / | 0.05-0.8 |
| p.waterfeces.perch | / | / | 0.0008 |
| p.foodfeces.perch | / | / | 0.0015 |
| p.fecesground.perch | / | / | 0.9977 |
| p.waterfeces.int | / | / | 0.2-0.5 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| p.foodfeces.int | / | / | 0.2-0.8 |
| p.fecesground.int | / | / | 0.5-1 |
| p.wateraerosols | / | / | 0.05-0.5 |
| p.foodaerosols | / | / | 0.05-0.2 |
| p.direct | / | / | 0-0.5 |
| p.feather | / | / | 0.05-0.2 |
| p.carcassfeed | / | / | 0-0.05 |
| p.water | / | / | 0.5-1 |
| p.food | / | / | 0.2-0.8 |
| p.feces | / | / | 0-0.2 |
| | | | ***Spilopelia senegalensis*** |
| **Probabilité** | **Site** | **Virus** | **Valeur** |
| ni | NARC | | Sc1 : 4-49 ; Sc2 : 20-246 ; Sc3 : 41-493 |
| | SKHBC-AD | | Sc1 : 5-13 ; Sc2 : 23-66 ; Sc3 : 45-131 |
| p.infect | NARC | AIV | 0-0.009 |
| | SKHBC-AD | | 0-0.006 |
| | NARC | NDV | 0.0003-0.019 |
| | SKHBC-AD | | 0.0059-0.028 |
| p.perch | NARC | / | 0.300-0.411 |
| | SKHBC-AD | / | 0.102-0.256 |
| p.int | NARC | / | 0-0.01 |
| | SKHBC-AD | / | 0.111-0.268 |
| p.fecalexcretion | / | AIV | 0-0.6 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.featherexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.organexcretion | / | AIV | 0-0.83 |
| | / | NDV | 0.3-1 |
| p.respiexcretion | / | AIV | 0-0.81 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.defecate.perch | / | / | 0.5-1 |
| p.defecate.int | / | / | 0.5-1 |
| p.drop.perch | / | / | 0.05-0.5 |
| p.drop.int | / | / | 0.5-1 |
| p.death | / | / | 0.05-0.5 |
| p.expectorate | / | / | 0.05-0.8 |
| p.waterfeces.perch | / | / | 0.0008 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| p.foodfeces.perch | / | / | 0.0015 |
| p.fecesground.perch | / | / | 0.9977 |
| p.waterfeces.int | / | / | 0.2-0.5 |
| p.foodfeces.int | / | / | 0.2-0.8 |
| p.fecesground.int | / | / | 0.5-1 |
| p.wateraerosols | / | / | 0.05-0.5 |
| p.foodaerosols | / | / | 0.05-0.2 |
| p.direct | / | / | 0-0.5 |
| p.feather | / | / | 0.05-0.2 |
| p.carcassfeed | / | / | 0-0.05 |
| p.water | / | / | 0.5-1 |
| p.food | / | / | 0.2-0.8 |
| p.feces | / | / | 0-0.2 |
| | | | ***Streptopelia decaocto*** |
| **Probabilité** | **Site** | **Virus** | **Valeur** |
| ni | NARC | | Sc1 : 1-5 ; Sc2 : 4-25 ; Sc3 : 9-50 |
| | SKHBC-AD | | Sc1 : 2-7 ; Sc2 : 10-36 ; Sc3 : 20-71 |
| p.infect | NARC | AIV | 0-0.017 |
| | SKHBC-AD | | 0-0.009 |
| | NARC | NDV | 0.0021-0.047 |
| | SKHBC-AD | | 0.0013-0.027 |
| p.perch | NARC | / | 0.207-0.543 |
| | SKHBC-AD | / | 0.091-0.317 |
| p.int | NARC | / | 0-0 |
| | SKHBC-AD | / | 0-0 |
| p.fecalexcretion | / | AIV | 0-0.6 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.featherexcretion | / | AIV | 0-1 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.organexcretion | / | AIV | 0-0.83 |
| | / | NDV | 0.3-1 |
| p.respiexcretion | / | AIV | 0-0.81 |
| | / | NDV | 0-1 |
| p.defecate.perch | / | / | 0.5-1 |
| p.defecate.int | / | / | 0.5-1 |
| p.drop.perch | / | / | 0.05-0.5 |
| p.drop.int | / | / | 0.5-1 |

| | | | |
|---|---|---|---|
| p.death | / | / | 0.05-0.5 |
| p.expectorate | / | / | 0.05-0.8 |
| p.waterfeces.perch | / | / | 0.0008 |
| p.foodfeces.perch | / | / | 0.0015 |
| p.fecesground.perch | / | / | 0.9977 |
| p.waterfeces.int | / | / | 0.2-0.5 |
| p.foodfeces.int | / | / | 0.2-0.8 |
| p.fecesground.int | / | / | 0.5-1 |
| p.wateraerosols | / | / | 0.05-0.5 |
| p.foodaerosols | / | / | 0.05-0.2 |
| p.direct | / | / | 0-0.5 |
| p.feather | / | / | 0.05-0.2 |
| p.carcassfeed | / | / | 0-0.05 |
| p.water | / | / | 0.5-1 |
| p.food | / | / | 0.2-0.8 |
| p.feces | / | / | 0-0.2 |

## 3. Significativité associée aux différences de probabilités observées

Tableau 71. p-values associées aux différences inter-espèces et inter-sites de probabilité quotidienne qu'au moins un oiseau de l'espèce i expose au moins une outarde captive aux virus de l'influenza aviaire ou de la maladie de Newcastle dans le pire des scénarios. ns = p > 0.05, * = p <= 0.05, ** = p <= 0.01, *** = p <= 0.001, **** = p <= 0.0001.

| AIV | | NARC | SKHBC-AD |
|---|---|---|---|
| **Group 1** | **Group 2** | **Significance** | **Significance** |
| *Passer domesticus* | *Pycnonotus leucotis* | **** | **** |
| *Passer domesticus* | *Spilopelia senegalensis* | **** | **** |
| *Passer domesticus* | *Streptopelia decaocto* | **** | **** |
| *Pycnonotus leucotis* | *Spilopelia senegalensis* | **** | **** |
| *Pycnonotus leucotis* | *Streptopelia decaocto* | **** | **** |
| *Spilopelia senegalensis* | *Streptopelia decaocto* | **** | **** |
| **NDV** | | **NARC** | **SKHBC-AD** |
| **Group 1** | **Group 2** | **Significance** | **Significance** |
| *Passer domesticus* | *Pycnonotus leucotis* | **** | **** |
| *Passer domesticus* | *Spilopelia senegalensis* | **** | **** |

| | | | |
|---|---|---|---|
| *Passer domesticus* | *Streptopelia decaocto* | **** | **** |
| *Pycnonotus leucotis* | *Spilopelia senegalensis* | **** | **** |
| *Pycnonotus leucotis* | *Streptopelia decaocto* | **** | **** |
| *Spilopelia senegalensis* | *Streptopelia decaocto* | **** | **** |
| | | **AIV** | **NDV** |
| **Group 1** | **Group 2** | **Significance** | **Significance** |
| *Passer domesticus*_NARC | *Passer domesticus*_SKHBC-AD | **** | **** |
| *Pycnonotus leucotis*_NARC | *Pycnonotus leucotis*_SKHBC-AD | **** | **** |
| *Spilopelia senegalensis*_NARC | *Spilopelia senegalensis*_SKHBC-AD | **** | **** |
| *Streptopelia decaocto*_NARC | *Streptopelia decaocto*_SKHBC-AD | **** | **** |

Tableau 72. p-values associées aux différences de probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce *Passer domesticus* expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle entre les différentes voies d'exposition dans le pire des scénarios. ns = p > 0.05, * = p <= 0.05, ** = p <= 0.01, *** = p <= 0.001, **** = p <= 0.0001.

| ***Passer domesticus*, NDV, NARC, numbers 10%** | | |
|---|---|---|
| **Group 1** | **Group 2** | **Significance** |
| aerosols | carcass | **** |
| aerosols | feathers.in | **** |
| aerosols | feathers.perch | **** |
| aerosols | feces.in | **** |
| aerosols | feces.perch | **** |
| carcass | feathers.in | **** |
| carcass | feathers.perch | **** |
| carcass | feces.in | **** |
| carcass | feces.perch | **** |
| feathers.in | feathers.perch | **** |
| feathers.in | feces.in | **** |
| feathers.in | feces.perch | **** |
| feathers.perch | feces.in | **** |
| feathers.perch | feces.perch | **** |
| feces.in | feces.perch | **** |
| food.feces.in | ground.feces.in | **** |
| food.feces.in | water.feces.in | **** |
| ground.feces.in | water.feces.in | **** |

Tableau 73. p-values associées aux différences de probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce *Passer domesticus* expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire entre les différentes voies d'exposition dans le pire des scénarios. ns = p > 0.05, * = p <= 0.05, ** = p <= 0.01, *** = p <= 0.001, **** = p <= 0.0001.

| ***Passer domesticus*, AIV, NARC, numbers 10%** | | |
|---|---|---|
| **Group 1** | **Group 2** | **Significance** |
| aerosols | carcass | **** |
| aerosols | feathers.in | **** |
| aerosols | feathers.perch | **** |
| aerosols | feces.in | **** |
| aerosols | feces.perch | **** |
| carcass | feathers.in | **** |
| carcass | feathers.perch | **** |
| carcass | feces.in | **** |
| carcass | feces.perch | **** |
| feathers.in | feathers.perch | **** |
| feathers.in | feces.in | **** |
| feathers.in | feces.perch | **** |
| feathers.perch | feces.in | **** |
| feathers.perch | feces.perch | **** |
| feces.in | feces.perch | **** |
| food.feces.in | ground.feces.in | **** |
| food.feces.in | water.feces.in | **** |
| ground.feces.in | water.feces.in | **** |

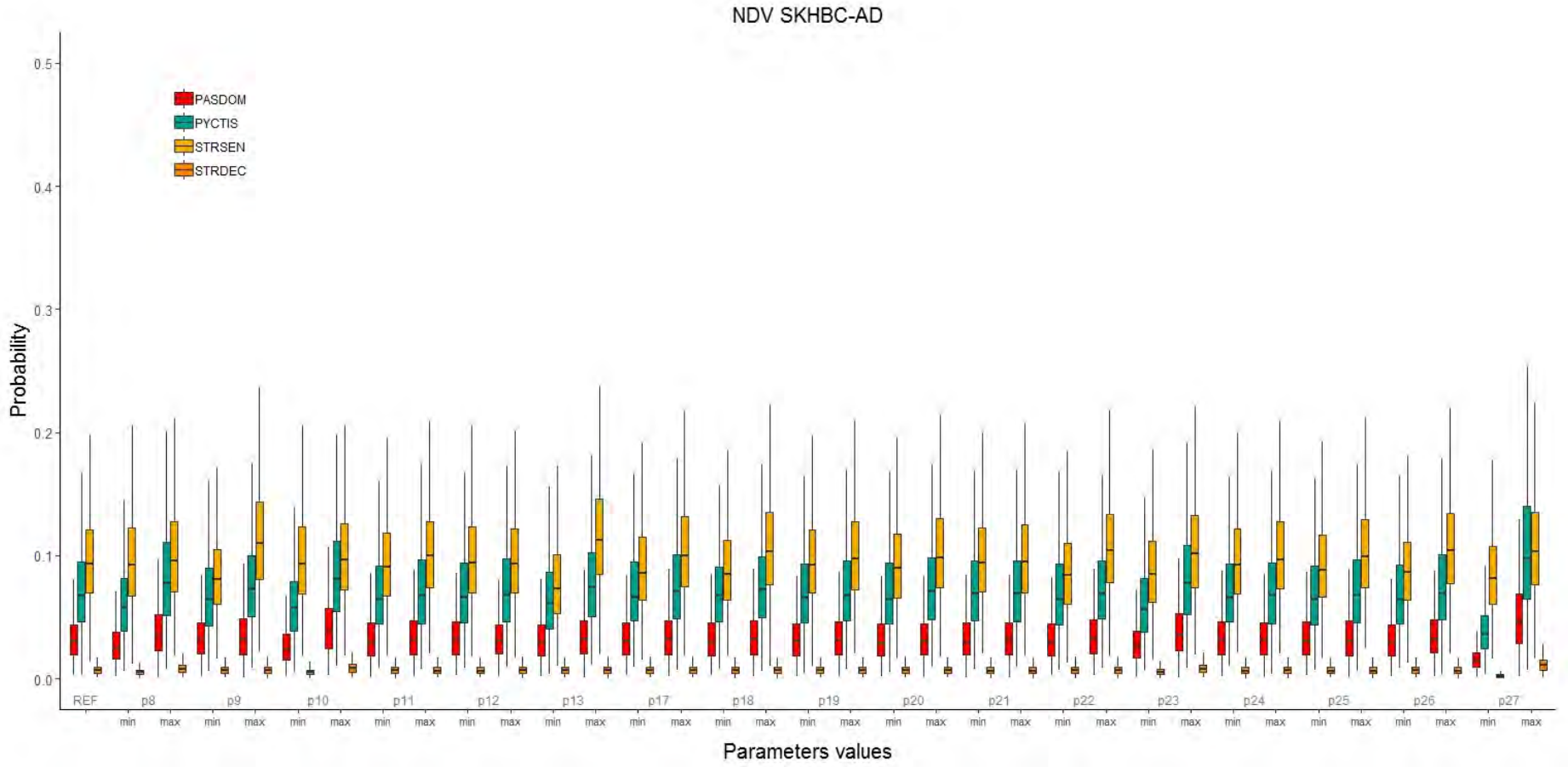



Figure 123. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du SKHBC-AD avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. PASDOM = Passer domesticus, PYCTIS = Pycnonotus leucotis, STRSEN = Spilopelia senegalensis, STRDEC = Streptopelia decaocto, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à

l’intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p18 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p19 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p21 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p22 = probabilité qu’au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière, p23 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu’au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’eau, p26 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’aliment, p27 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

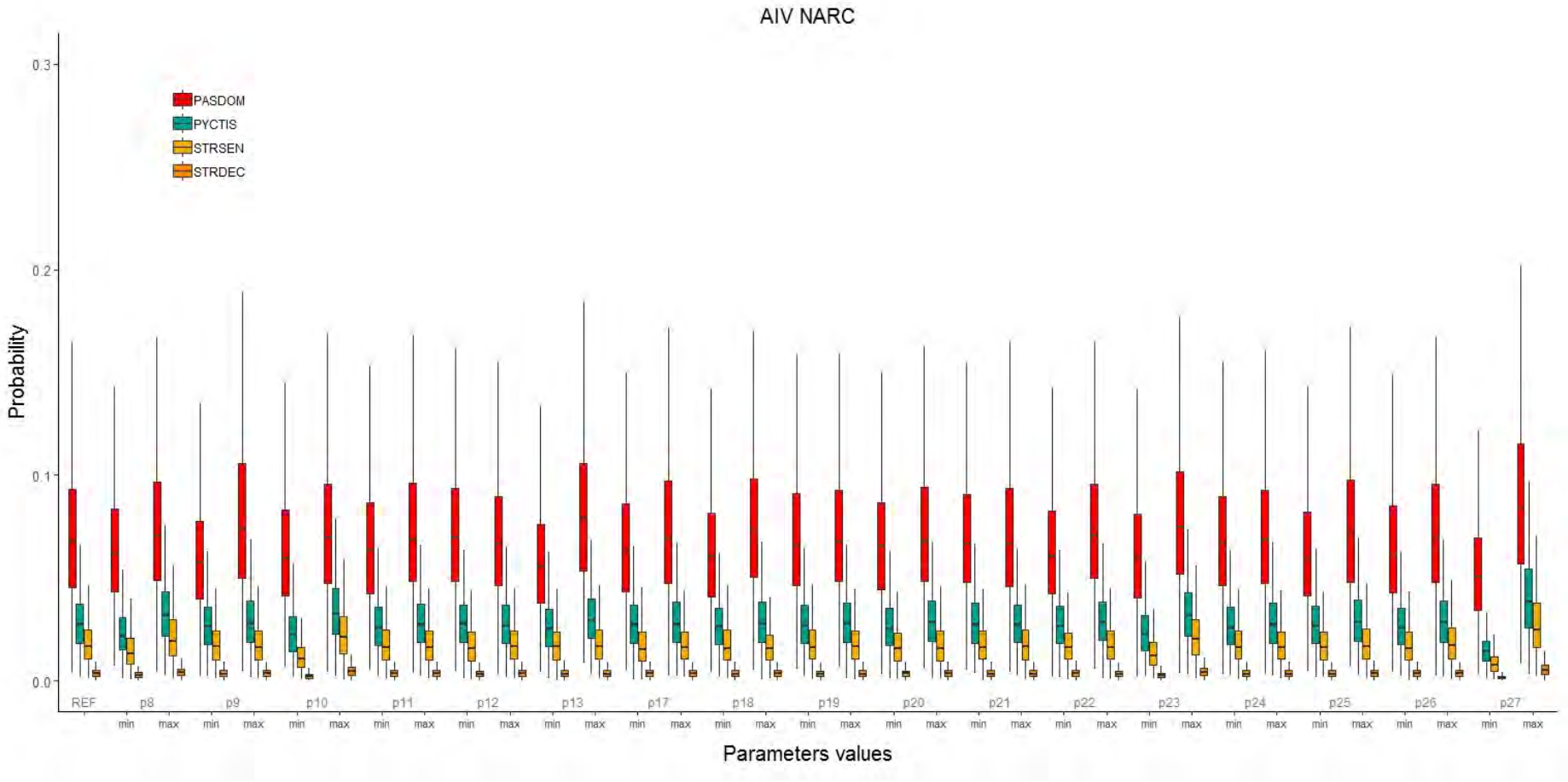



Figure 124. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du NARC avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. PASDOM = Passer domesticus, PYCTIS = Pycnonotus leucotis, STRSEN = Spilopelia senegalensis, STRDEC = Streptopelia decaocto, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p18 = probabilité que les

fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p19 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p21 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p22 = probabilité qu’au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière, p23 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu’au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’eau, p26 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’aliment, p27 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

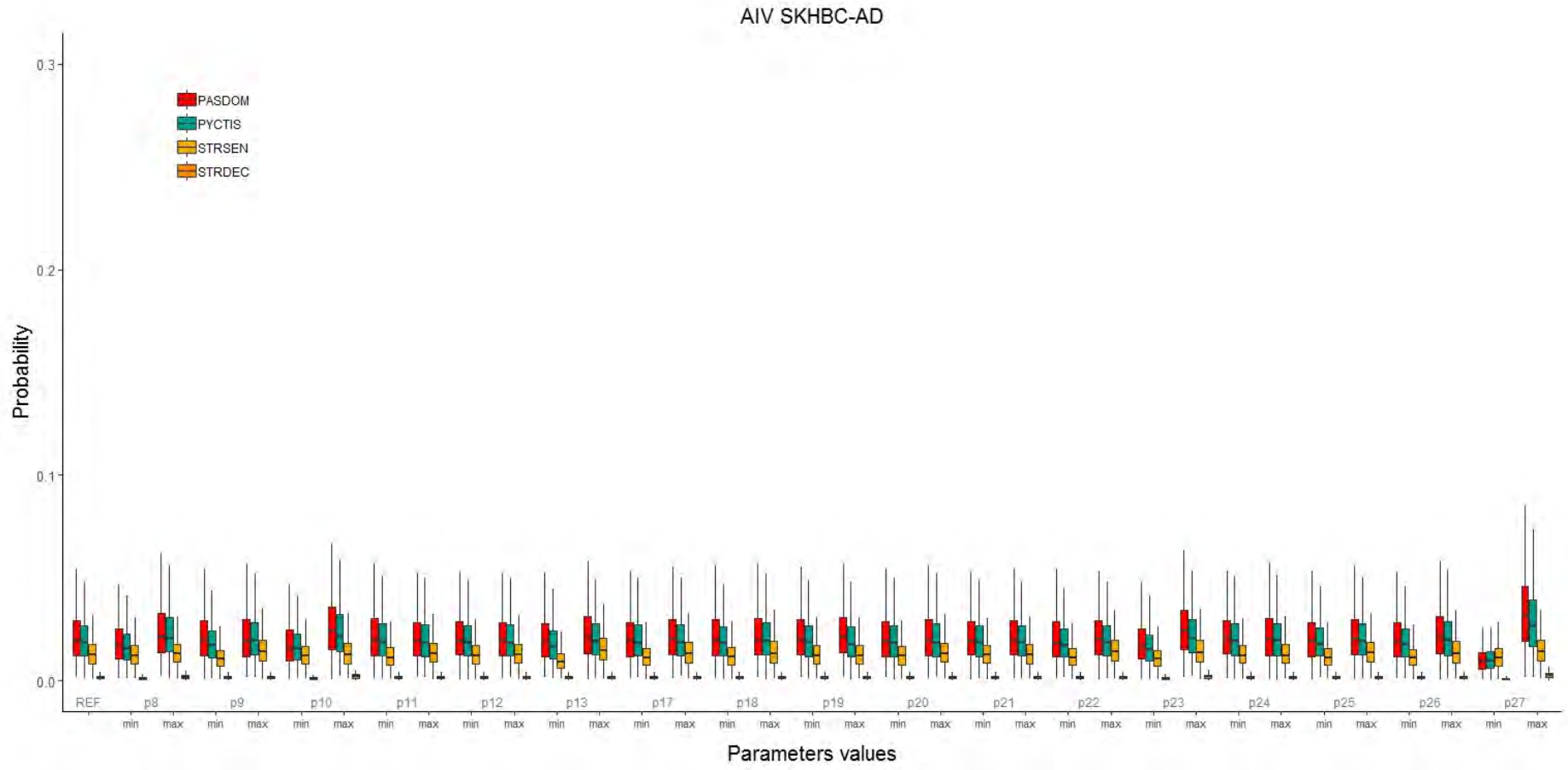



Figure 125. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins un oiseau de l'espèce i sur le site du SKHBC-AD avec une proportion d'oiseaux sauvages présents en zone de volière fixée à 10% de l'effectif total en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. PASDOM = Passer domesticus, PYCTIS = Pycnonotus leucotis, STRSEN = Spilopelia senegalensis, STRDEC = Streptopelia decaocto, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p18 = probabilité que les

fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p19 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p21 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p22 = probabilité qu’au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière, p23 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu’au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’eau, p26 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’aliment, p27 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

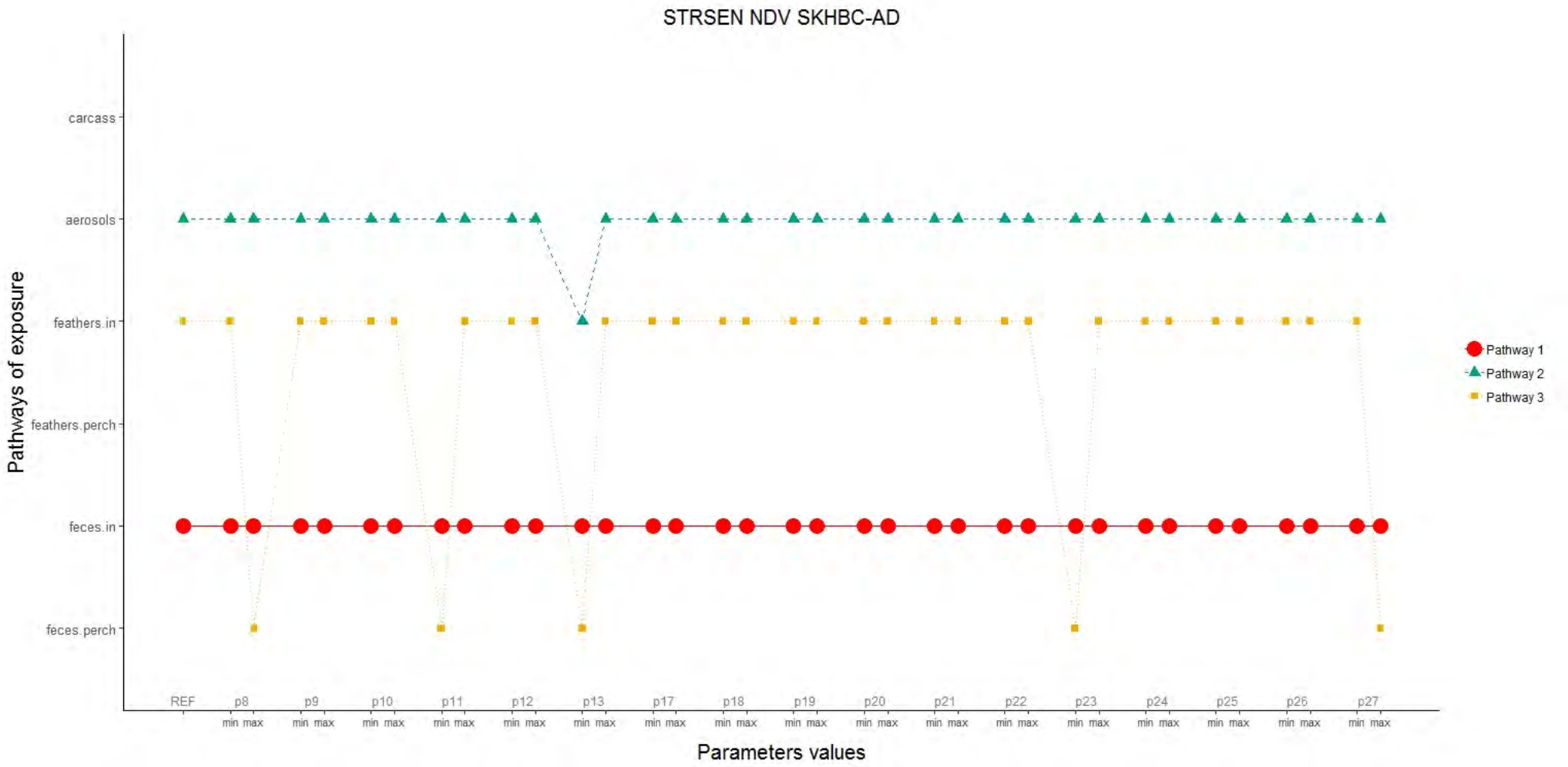



Figure 126. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de la maladie de Newcastle par au moins oiseau de l'espèce Spilopelia senegalensis sur le site du SKHBC-AD en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. feces.perch = exposition via les fèces d'un oiseau perché sur la volière, feathers.perch = exposition via les plumes d'un oiseau perché sur la volière, feces.in = exposition via les fèces d'un oiseau entré dans la volière, feathers.in = exposition via les plumes d'un oiseau entré dans la volière, aerosols = exposition via les aérosols d'un oiseau entré dans la volière, carcass = exposition via la carcasse d'un oiseau entré dans la volière, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 =

probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p18 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p19 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p21 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p22 = probabilité qu'au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière, p23 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu'au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau, p26 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment, p27 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

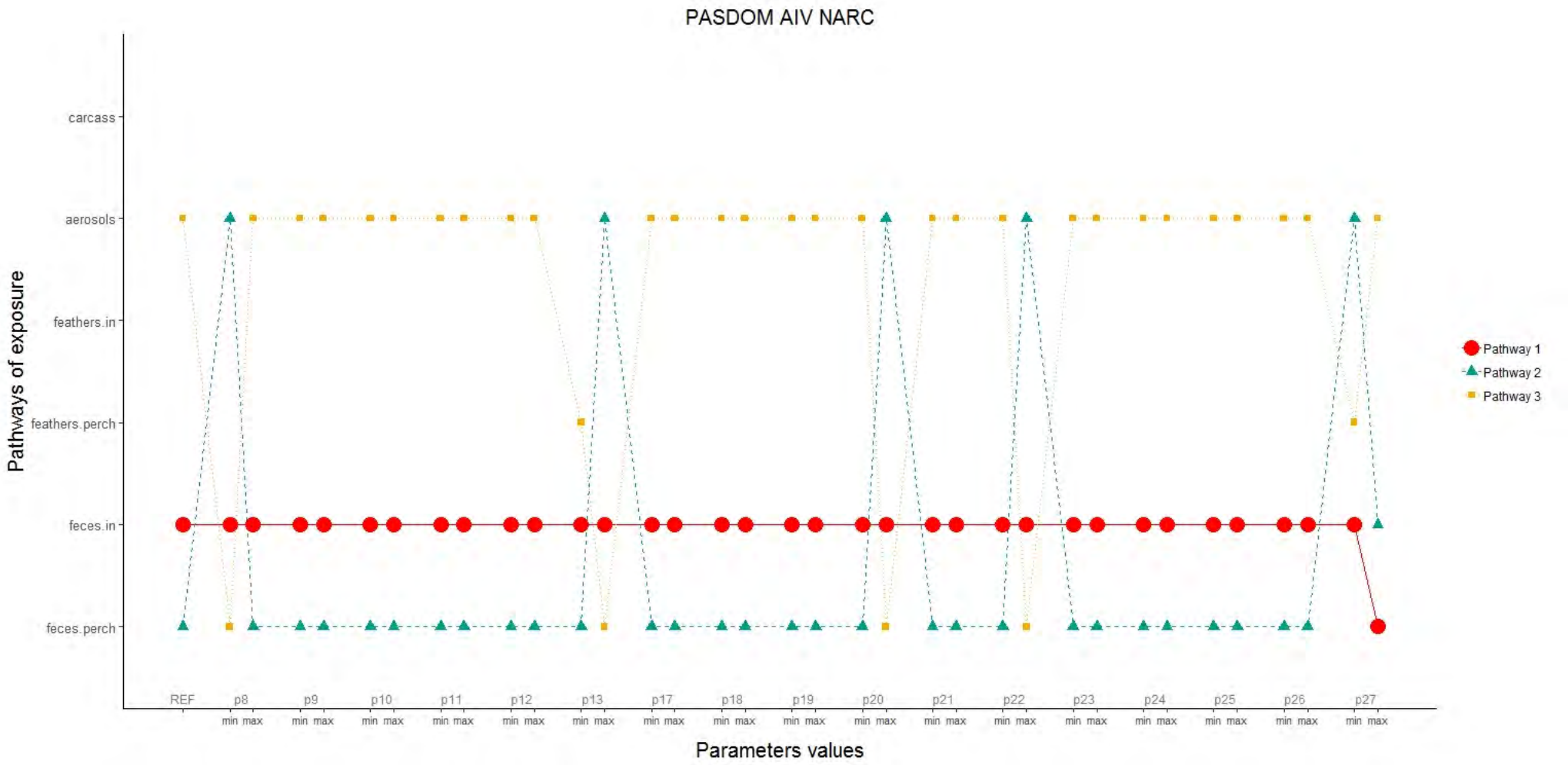



Figure 127. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins oiseau de l'espèce Passer domesticus sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. feces.perch = exposition via les fèces d'un oiseau perché sur la volière, feathers.perch = exposition via les plumes d'un oiseau perché sur la volière, feces.in = exposition via les fèces d'un oiseau entré dans la volière, feathers.in = exposition via les plumes d'un oiseau entré dans la volière, aerosols = exposition via les aérosols d'un oiseau entré dans la volière, carcass = exposition via la carcasse d'un oiseau entré dans la volière, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de

l’espèce i entré à l’intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p18 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p19 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p21 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p22 = probabilité qu’au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière, p23 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu’au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’eau, p26 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’aliment, p27 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

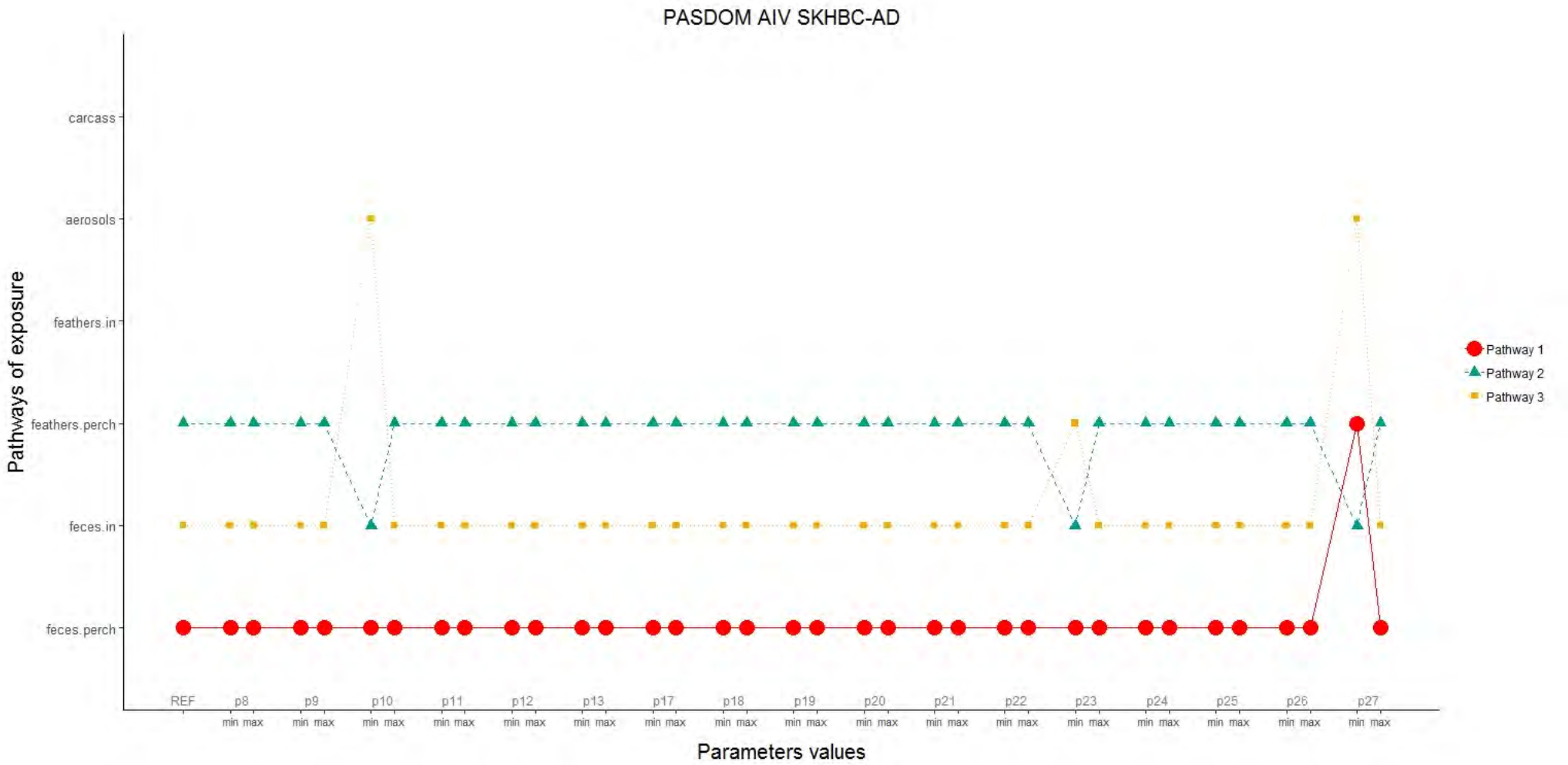



Figure 128. Probabilités quotidiennes qu'au moins une outarde soit exposée au virus de l'influenza aviaire par au moins oiseau de l'espèce Passer domesticus sur le site du SKHBC-AD en fonction des différentes voies d'exposition et en fonction de la valeur des paramètres issus de l'élicitation des experts. feces.perch = exposition via les fèces d'un oiseau perché sur la volière, feathers.perch = exposition via les plumes d'un oiseau perché sur la volière, feces.in = exposition via les fèces d'un oiseau entré dans la volière, feathers.in = exposition via les plumes d'un oiseau entré dans la volière, aerosols = exposition via les aérosols d'un oiseau entré dans la volière, carcass = exposition via la carcasse d'un oiseau entré dans la volière, REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau

infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p18 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p19 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p21 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p22 = probabilité qu’au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière, p23 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu’au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’eau, p26 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’aliment, p27 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

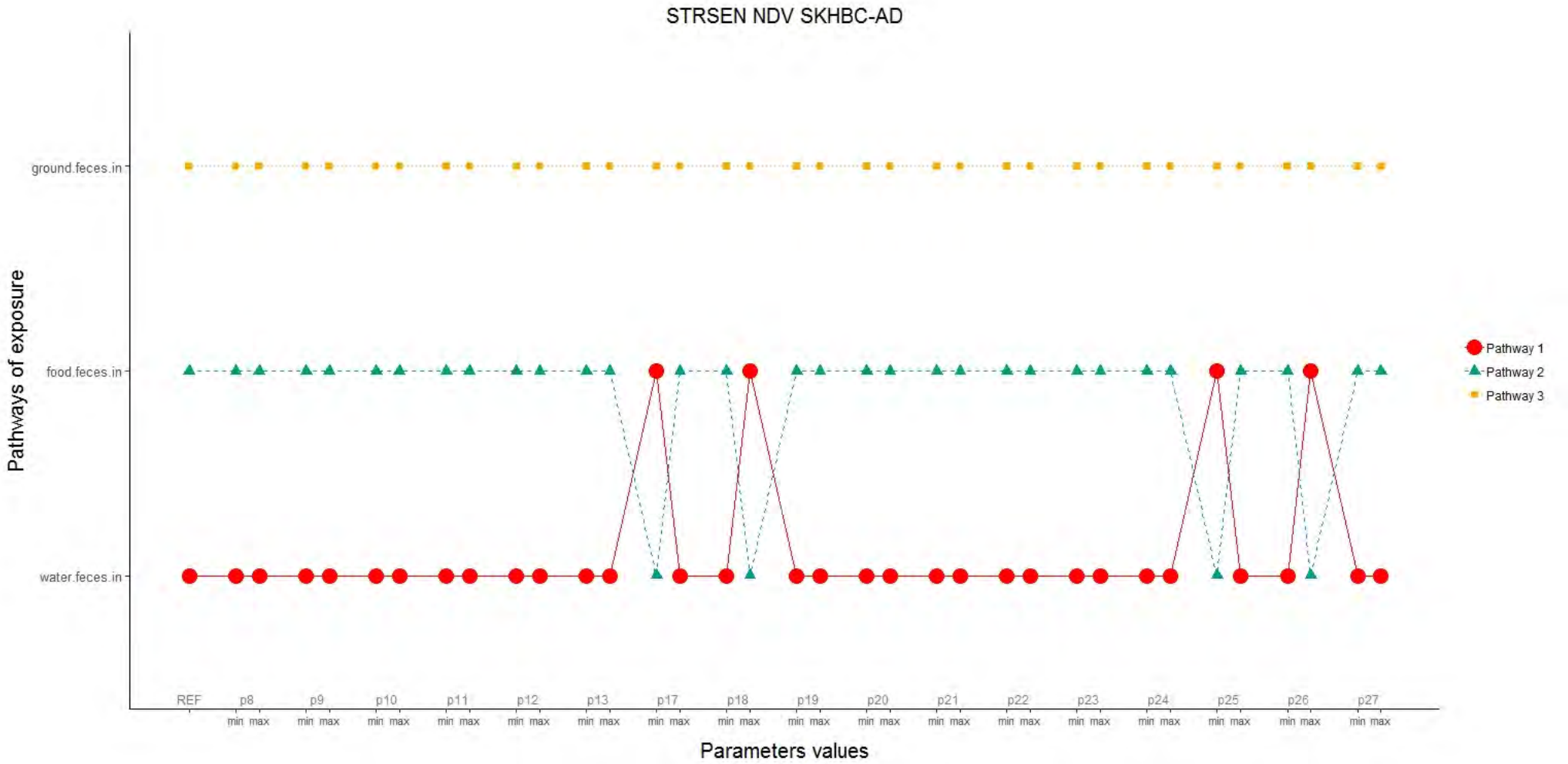



Figure 129. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Spilopelia decaocto entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de la maladie de Newcastle par ses fèces sur le site du SKHBC-AD en fonction des différentes voies d'exposition. water.feces.in = exposition via la consommation d'eau contaminée, food.feces.in = exposition via la consommation d'aliment contaminé, ground.feces.in = exposition via la consommation de fèces au sol, , REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i

entré à l'intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p18 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p19 = probabilité que les fèces d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'eau, p21 = probabilité que les aérosols d'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière contaminent l'aliment, p22 = probabilité qu'au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière, p23 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu'au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'eau, p26 = probabilité qu'au moins une outarde consomme de l'aliment, p27 = probabilité qu'au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

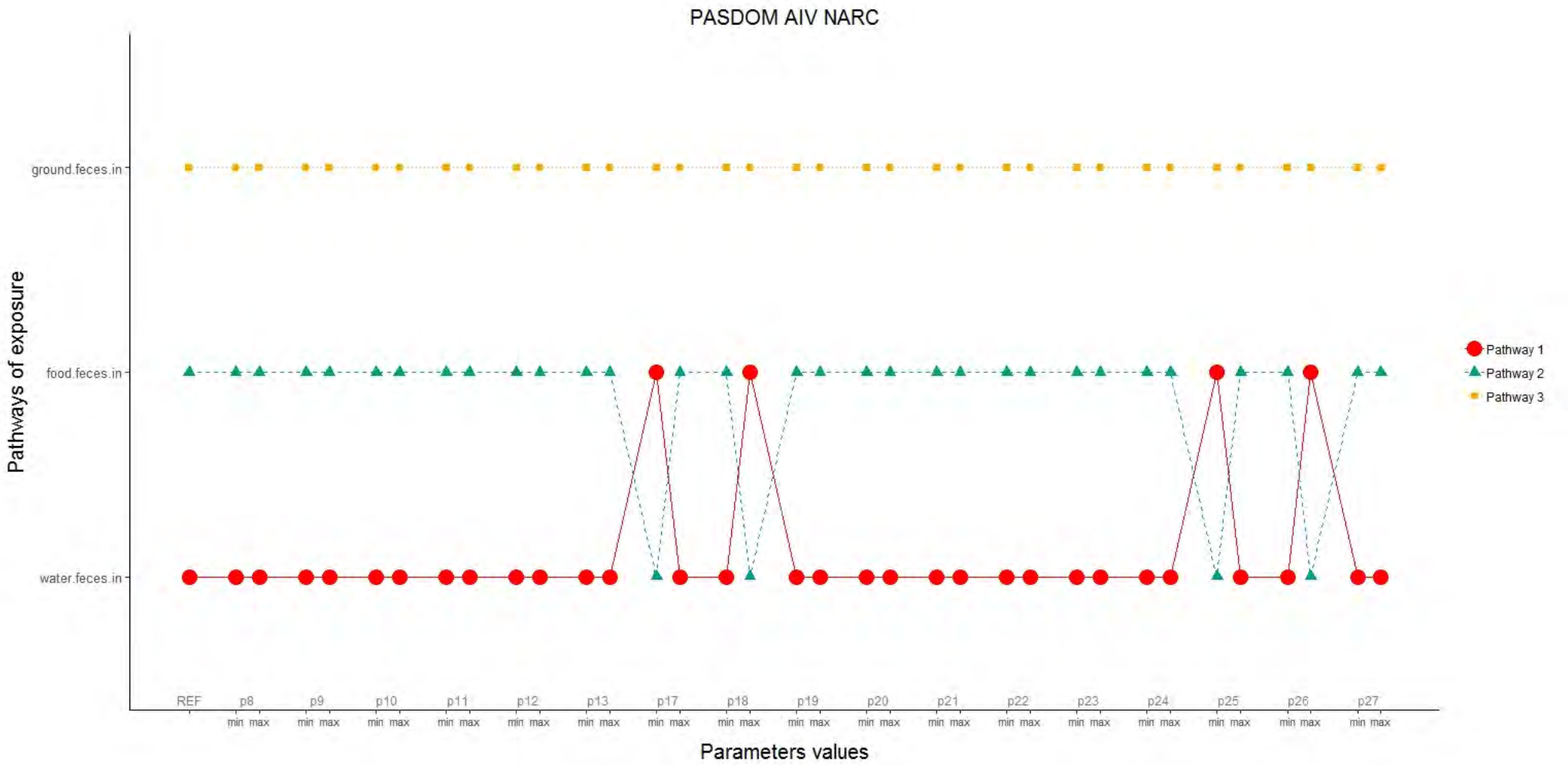



Figure 130. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Passer domesticus entré à l'intérieur de la volière expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. water.feces.in = exposition via la consommation d'eau contaminée, food.feces.in = exposition via la consommation d'aliment contaminé, ground.feces.in = exposition via la consommation de fèces au sol, , REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à

l’intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p18 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p19 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p21 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p22 = probabilité qu’au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière, p23 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu’au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’eau, p26 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’aliment, p27 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

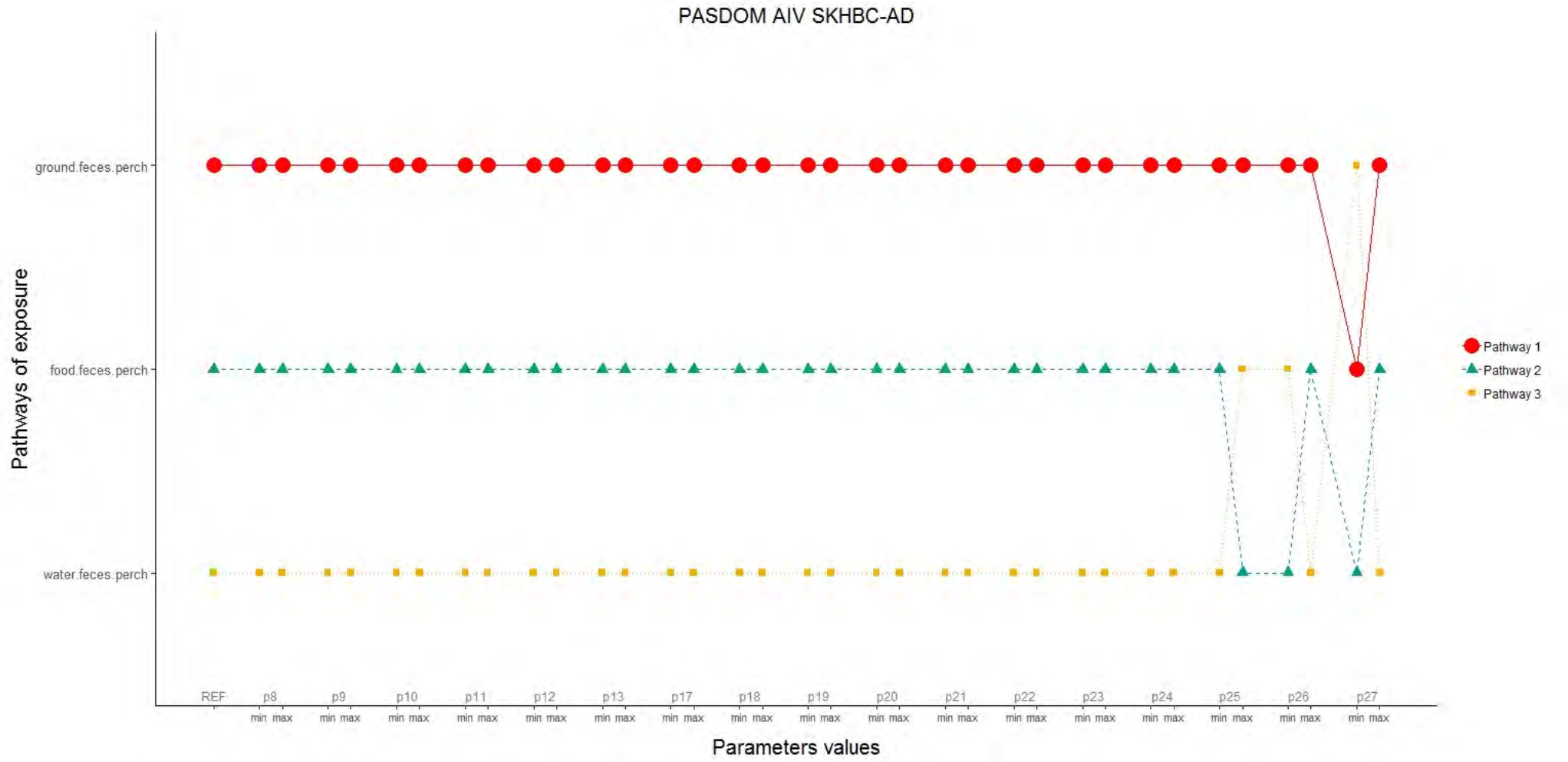



Figure 131. Probabilités quotidiennes qu'au moins un oiseau de l'espèce Passer domesticus perché sur la volière expose au moins une outarde captive au virus de l'influenza aviaire par ses fèces sur le site du NARC en fonction des différentes voies d'exposition. water.feces.perch = exposition via la consommation d'eau contaminée, food.feces.perch = exposition via la consommation d'aliment contaminé, ground.feces.perch = exposition via la consommation de fèces au sol, , REF = toutes les probabilités issues de l'élicitation d'experts fixées à leur valeur médiane, p8 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière défèque, p9 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à l'intérieur de la volière défèque, p10 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i perché sur la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p11 = probabilité qu'un oiseau infectieux de l'espèce i entré à

l’intérieur de la volière perde des plumes et que ces plumes se retrouvent au sol, p12 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière meure et que la carcasse se retrouve au sol, p13 = probabilité qu’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière diffuse des aérosols, p17 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p18 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p19 = probabilité que les fèces d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière tombent au sol, p20 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’eau, p21 = probabilité que les aérosols d’un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière contaminent l’aliment, p22 = probabilité qu’au moins une outarde soit en contact direct avec un oiseau infectieux de l’espèce i entré à l’intérieur de la volière, p23 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des plumes au sol, p24 = probabilité qu’au moins une outarde consomme une carcasse au sol, p25 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’eau, p26 = probabilité qu’au moins une outarde consomme de l’aliment, p27 = probabilité qu’au moins une outarde consomme des fèces, _min = valeur minimale, _max = valeur maximale.

# Résumé

Au sein des élevages avicoles, les oiseaux sauvages sont souvent suspectés de transmettre des agents pathogènes, en particulier les espèces péridomestiques qui peuvent jouer un rôle particulier en tant qu'hôtes relais. Dans cette étude, nous avons exploré le rôle de plusieurs de ces espèces dans l'épidémiologie des virus de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle sur deux sites d'élevage conservatoire d'outardes Houbara aux Emirats Arabes Unis. Nous avons mis en place une approche multiaxiale et multi-méthodologique afin de caractériser le risque d'introduction et de transmission de ces virus et de formuler une stratégie de gestion sanitaire de ce risque.

Dans un premier temps, nous avons décrit les communautés d'oiseaux sauvages présentes sur les sites d'élevages et dans l'environnement proche, afin d'en apprécier richesse et densité mais aussi d'en identifier les espèces dominantes. Nous avons aussi décrit les mouvements de ces espèces dominantes entre les sites d'élevage et les sites avoisinants, afin de caractériser les échanges entre ces différentes entités. Nous avons enfin décrit les mouvements des espèces dominantes à l'intérieur des sites d'élevage dans les zones de volières extérieurs et leurs contacts avec les outardes captives. Parallèlement, nous avons évalué la prévalence des virus étudiés au sein des espèces dominantes et analysé leur dynamique au sein des sites d'élevage. Ensuite, en croisant toutes les données obtenues, nous avons analysé le risque épidémiologique représenté par les espèces dominantes pour les outardes captives en termes d'introduction et de transmission de ces virus. Enfin, en s'appuyant sur les résultats obtenus dans chacun de ces axes, nous avons formulé une stratégie de gestion sanitaire du risque de transmission d'agents pathogènes aux outardes captives par l'avifaune sauvage, répondant ainsi à l'objectif de notre étude.

# Abstract

Within poultry breeding sites, wild birds are often suspected to transmit pathogens, especially peridomestic species which can act as bridge hosts. In this study, we explored the role of a number of these species in the epidemiology of avian influenza and Newcastle disease viruses in two conservation breeding sites of Houbara bustards in the United Arab Emirates. We set up a multiaxial and multi-methodological approach in order to assess the risks of introduction and transmission of these viruses and to formulate a sanitary control strategy of the risks.

First, we described the wild birds' communities within breeding sites and in their surroundings in order to appreciate their richness and density and to identify dominant species. We also described the movements of these dominant species between breeding sites and surrounding ones in order to characterize the exchanges between the two compartments. Finally, we described the movements of dominant species within breeding sites in outdoor aviaries areas and their contacts with captive Houbara bustards. In parallel, we evaluated the prevalence of the studied viruses in dominant species and analysed their dynamics within breeding sites. Then, crossing all these data, we evaluated the epidemiological risks of dominant species to introduce and transmit these viruses to captive Houbara bustards. Finally, taking all our results together, we formulated a sanitary control strategy of the risk of pathogens transmission from wild birds to captive Houbara bustards, reaching our study's goal.