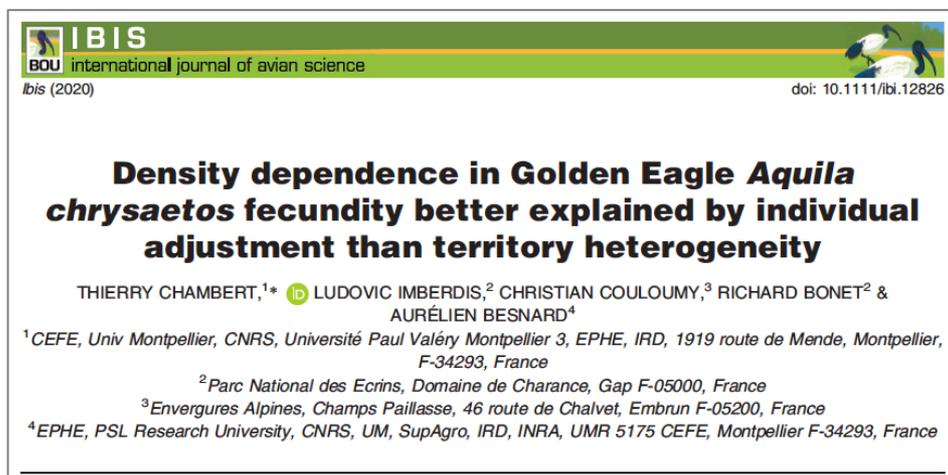


L'influence de la densité dépendance sur la fécondité chez l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) est mieux expliquée par l'ajustement individuel que par l'hétérogénéité du territoire



Résumé

Les effets de la densité dépendance agissant sur la fécondité peuvent s'expliquer par deux hypothèses. L'**hypothèse de l'ajustement individuel** (IAH) indique qu'avec l'augmentation de la densité, l'interaction entre les individus affecte négativement leurs performances de reproduction. La seconde hypothèse, l'**hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat** (HHH), propose qu'avec l'augmentation de la densité, de plus en plus d'individus occupent l'espace disponible, les habitats de moindre qualité sont alors utilisés, entraînant une baisse de la fécondité moyenne de la population.

Chez les espèces territoriales, la prédiction consiste souvent à dire que les mécanismes d'interaction (ou d'interaction) (IAH) devraient être moins importants que l'hétérogénéité spatiale (HHH). Ici, nous testons cette prédiction chez l'aigle royal, en utilisant 35 ans de données de surveillance de la reproduction d'une population en voie de recolonisation d'un parc national français (les Écrins) dans les Alpes. Pendant la période d'étude, la population d'aigles est passée de 11 à 41 couples territoriaux, offrant une bonne opportunité pour évaluer explicitement la fécondité à travers un gradient de densités.

Sous l'hypothèse IAH, nous nous attendons à ce que la fécondité de tous les territoires diminue à mesure que la densité augmente. Sous la stricte hypothèse HHH, les territoires plus anciens devraient maintenir une fécondité plus élevée dans le temps et une relation positive entre la fécondité et l'ancienneté d'un territoire doit être observée. Une densité dépendance a été clairement détecté au niveau de la population. Au niveau du territoire, la diminution de la fécondité était fortement liée à la taille de la population mais pas à l'ancienneté du territoire. **La fécondité a diminué de manière similaire dans tous les territoires, ce qui suggère que l'IAH explique le schéma observé.** Deux **mécanismes alternatifs**, liés à l'IAH, pourraient être en jeu dans cette population : (1) les interactions négatives avec les aigles voisins et des non-territoriaux et (2) la contraction des territoires individuels au fil du temps.

Nos résultats fournissent de nouvelles perspectives sur la densité dépendance chez les rapaces territoriaux, suggérant qu'en plus de l'hétérogénéité de l'habitat, les mécanismes d'interaction pourraient également jouer un rôle important.

INTRODUCTION

La dépendance à la densité est définie comme une diminution de taux de croissance de la population en raison de la baisse de la survie et / ou de la fécondité, lorsque la densité de population augmente (Nicholson 1933). C'est un processus clé de régulation de population qui a historiquement attiré beaucoup d'intérêt chez les écologistes (Lack 1954, Murdoch 1994, Turchin 1995). L'importance relative de la régulation et de la limitation des populations, a été la source d'un débat intense (White 2001, 2004, Berryman et al. 2002), principalement parce que nous ne comprenons toujours pas pleinement les mécanismes sous-jacents des rétroactions de densité dépendance négative (Carrete et al. 2008, Krüger et al. 2012). Deux hypothèses concurrentes non exclusives sont souvent mises en avant pour expliquer les schémas de densité dépendance, observés dans les populations sauvages (Krüger et al. 2012) : l'hypothèse de l'ajustement individuel (IAH) et l'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat (HHH). Sous l'IAH (Nicholson 1957, 1998), la densité dépendance est directement expliquée par des mécanismes de concurrence. Lorsque la densité augmente, la concurrence pour des ressources limitées (nourriture, espace, camarades, etc.) devient plus intense. Une concurrence plus élevée entraîne une diminution des apports de ressources par individus et / ou des taux plus élevés de comportements agressifs entre les congénères (par exemple la défense territoriale, la préemption de nourriture). Avec moins de ressources disponibles et plus d'énergie dépensée en comportements défensifs et agressifs, les taux vitaux sont affectés négativement. Dans cette hypothèse, tous les individus de la population sont touchés de manière égale, car ils sont tous exposés à la même concurrence. Sous l'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat « HHH » (Dhondt et al. 1992, Ferrer & Donazar 1996), les taux vitaux diminuent, parce que les sites de qualité sont de moins en moins nombreux (c.-à-d. valeur reproductrice inférieure) et sont occupés avec une population de plus en plus peuplée. Ce mécanisme, également appelé « dépendance du site » (Sergio et al. 2007, Nevoux et al. 2011) ou « tampon » (Gill et al. 2001), suppose l'existence de (1) une hétérogénéité spatiale dans la qualité du site et (2) une sélection préventive des sites en fonction de leur qualité (Rodenhouse et al. 1997). En revanche, sous l'HHH, l'augmentation de la densité n'affecte pas les taux vitaux de l'individu (McPeck et al. 2001). Les animaux qui acquièrent des sites de haute (ou faible) qualité, maintiennent des taux vitaux élevés (ou faibles) à toutes les densités. La relation négative observée au niveau de la population, lorsque la densité augmente, se produit parce que la proportion de sites de faible qualité, et donc d'individus à faible taux vitaux, augmente. En d'autres termes, seule la valeur du taux vital montre une valeur négative moyenne (McPeck et al. 2001), alors que sa variance devrait augmenter (Ferrer et al. 2006).

Une dépendance à l'habitat (HHH) a été signalée pour un large éventail de taxons, y compris les arthropodes (par exemple l'araignée du désert *Agelenopsis aperta* (Riechert 1981), une guêpe *Vespula maculifrons* (Lord & Roth 1985)), de petits mammifères (Écureuil roux *Sciurus vulgaris*; Wauters & Lens 1995), les passereaux [(mésange charbonnière *Parus major* (Krebs & Perrins 1978), la mésange bleue

Cyanistes caeruleus (Dhondt et al. 1992), le geai *Garrulus glandarius* (Andren 1990), la Paruline bleue *Setophaga caerulescens* (Holmes et al. 1996)] et d'oiseaux de mer [(Cormoran argenté *Phalacrocorax aristotelis* (Potts et al. 1980), Guillemot de Troïl *Marmette aalge* (Kokko et al. 2004)]. Des preuves solides pour l'apparition d'une concurrence d'interaction (IAH) existe à partir d'études dans la nature (par exemple, le Tohi grisonnant *Atlapetes pallidiceps*; Hartmann et al. 2017) et de travaux expérimentaux (par exemple, Moucherolle noir *Ficedula hypoleuca*; Alatalo & Lundberg 1984 et le lézards vivipare *Zootoca vivipara*; Mugabo et al. 2013). Les deux mécanismes peuvent également interagir. Par exemple, des études sur la bernache à cou roux *Branta ruficollis* et le grand corbeaux *corvus corax* ont montré que la force des mécanismes d'interaction est plus grande sur les sites de faible qualité (Prop & Quinn 2003, Grünkorn et al. 2014).

Parce qu'elle repose sur la territorialité, l'hypothèse HHH est souvent considérée comme plus importante que les interactions de compétition chez les espèces territoriales (Ferrer & Donazar 1996, Fernandez et al. 1998, Grünkorn et al. 2014). Un corpus croissant de littérature fournit un support empirique pour cette prédiction (par exemple Sergio & Newton 2003, Carrete et al. 2006, Krüger et al. 2012). Chez les oiseaux de proie en particulier, l'évaluation de l'HHH a attiré beaucoup d'attention (Carrete et al. 2008). L'état actuel des connaissances suggère que, chez les oiseaux de proie, la dépendance au site est plus importante que l'interaction concurrentielle. Le soutien à l'HHH a en effet été signalé chez l'Autour des palombes *Accipiter gentilis* (Krüger & Lindström 2001, Krüger et al. 2012), l'aigle Imperial (Ferrer & Donazar 1996), le Milan noir *Milvus migrans* (Sergio & Newton 2003), le Gypaète barbu *Gypaetus barbatus* (Carrete et al. 2006a), l'aigle royal *Aquila chrysaetos* (Fasce et al. 2011), ainsi que l'épervier d'Eurasie *Accipiter nisus*, la buse variable *Buteo buteo* et le pygargue à queue blanche *Haliaeetus albicilla* (Krüger et al. 2012). Il existe cependant plusieurs raisons de remettre en cause l'importance absolue de l'hypothèse HHH chez les rapaces. Tout d'abord, plusieurs exemples empiriques soulignent la pertinence des mécanismes d'interaction chez les rapaces de divers degrés de territorialité (des espèces coloniales aux espèces entièrement territoriales). Chez une espèce coloniale, le vautour moine *Aegypius monachus*, Fernandez-Bellon et al. (2016) ont montré que les mécanismes de densité dépendance étaient en fait plus importants avec l'interaction individuelle (IAH) qu'avec la dépendance au site (HHH). Chez le balbuzard pêcheur *Pandion haliaetus*, un rapace semi-colonial, le succès d'éclosion décroissant était lié à l'augmentation du comportement d'interaction entre les congénères à mesure de l'augmentation de la densité de population (Bretagnolle et al. 2008).

Pour une population de gypaètes barbus, une espèce territoriale, la dépression de reproduction au fil du temps a été expliquée par l'HHH et l'IAH (Carrete et al. 2006a). Un autre mécanisme en jeu dans cette population était le recrutement d'un troisième oiseau (non apparié) dans les territoires déjà occupé par un couple, formant ainsi un trio polyandrique, qui a entraîné une baisse de la productivité (Carrete et al., 2006b). Pour les aigles royaux et les aigles de Bonelli *Aquila fasciata*, deux espèces territoriales, Carrete et al. (2006) ont trouvé un schéma de succès de reproduction conforme à l'HHH, mais une recherche plus approfondie leur a permis de rejeter l'hétérogénéité du site comme mécanisme principal. Au lieu de cela, cette tendance s'explique par le fait que certains nids ont un turnover élevé (en raison de

l'augmentation de mortalité) et étaient donc de plus en plus occupés par de jeunes oiseaux, qui ont moins d'expérience et donc une baisse de fécondité. Deuxièmement, l'enquête sur l'HHH a soulevé une **préoccupation analytique** (Carrete et al. 2008). En effet, plusieurs études (par exemple Ferrer & Donazar 1996, Ferrer et al. 2006, Fasce et al. 2011) qui rejettent l'IAH en faveur de l'HHH tirent des conclusions de corrélations entre les moyennes et les variances de fécondité (et / ou asymétrie), une approche simpliste qui est peu fiable et peut produire de faux résultats (Beja & Palma 2008). Ces preuves fallacieuses pourraient biaiser notre compréhension des mécanismes de densité dépendance et détourner partiellement les efforts de recherche pour tester des alternatives à l'HHH (Carrete et al. 2008).

Dans cet article, nous avons étudié l'effet de la densité dépendance sur la fécondité, définis comme la productivité de jeunes par couple, dans une population d'aigles royaux vivant dans les Alpes françaises. **Tout d'abord, pour tester l'existence de densité dépendance négative, nous avons évalué si la fécondité de la population a diminué avec la taille de la population.** Alors que cette population augmente à un rythme rapide depuis les années 1970, l'ensemble des données à portée de main fournit une excellente occasion de tester cette fonctionnalité. En effet, dans les Alpes et les autres régions du sud-ouest de l'Europe, les populations d'aigles royaux ont connu une croissance régulière au cours des 50 dernières années grâce à la protection de l'espèce. Puis nous avons évalué et comparé l'importance relative des deux hypothèses mécanistes, l'HHH et l'IAH, qui pourraient sous-tendre vers un modèle négatif dépendant de la densité. L'aigle royal, qui affiche une forte territorialité, est une excellente espèce d'étude pour s'attaquer à cette question. **Chez cette espèce, de grands territoires (c. 50 km²) sont détenus et ardemment défendus par le couple reproducteur pour sécuriser les sites de nidification et les ressources alimentaires** (Sergio et al. 2006, Watson 2010). Comme les territoires varient probablement au niveau de la qualité d'habitat, nous pouvons nous attendre à ce que la dépendance au site soit le mécanisme le plus important en jeu. Pour éviter de fausses relations qui pourrait se produire lors de l'utilisation de statistiques démographiques simplement résumées (Ferrer et al. 2006), nous avons suivi les récentes études (Carrete et al. 2008, Nevoux et al. 2011, Grünkorn et al. 2014) et avons utilisé une approche de modélisation linéaire généralisé mixte (GLMM) pour évaluer les hypothèses d'intérêt.

MÉTHODES

Espèce, zone d'étude et collecte de données

Les aigles royaux sont généralement des rapaces territoriaux rencontré entre c. 400 et 2000 m d'altitude. Ils habitent souvent des environnements alpins avec des paysages ouverts mais peuvent également être trouvé dans les zones boisées. Les couples reproducteurs, qui sont monogames, défendent un territoire de reproduction, où ils sélectionnent entre un et dix sites de nidification ou plus, souvent situé sur les falaises et parfois dans les arbres (selon disponibilité), qui peuvent être utilisés alternativement entre les années (Watson 2010). **La taille des territoires de l'aigle royal ne sont pas bien documentés en Europe continentale, mais on pense qu'il se trouve partout entre 25 et 120 km² (soit ~ 3-6 km en rayon,** McGrady et al. 2002, McLeod et al. 2002, Sergio et al. 2006). En plus des sites de nidification, un territoire fournit également un habitat de chasse pour le couple reproducteur, garantissant ainsi des

ressources pour eux-mêmes et leur progéniture. La population d'Aigles royaux du Parc National des Écrins vit sur une superficie de 2700 km² située dans les Alpes entre 44,4488°–45,1647°N et 5,9235°– 6,6069°E (Fig.1). L'altitude varie entre 700 et 4100 m. Cette population d'aigle a été suivie par les gardes du parc national depuis les années 1970 et est connu pour avoir augmenté d'environ 11 à 41 couples territoriaux au cours de l'étude (1981-2015, 35 ans), offrant une situation idéale pour évaluer les effets dépendants. Des données antérieures à 1981 existent, mais parce que les enquêtes n'étaient pas intenses et régulières à cette époque, ils ne sont pas inclus dans les analyses présentées dans cet article.

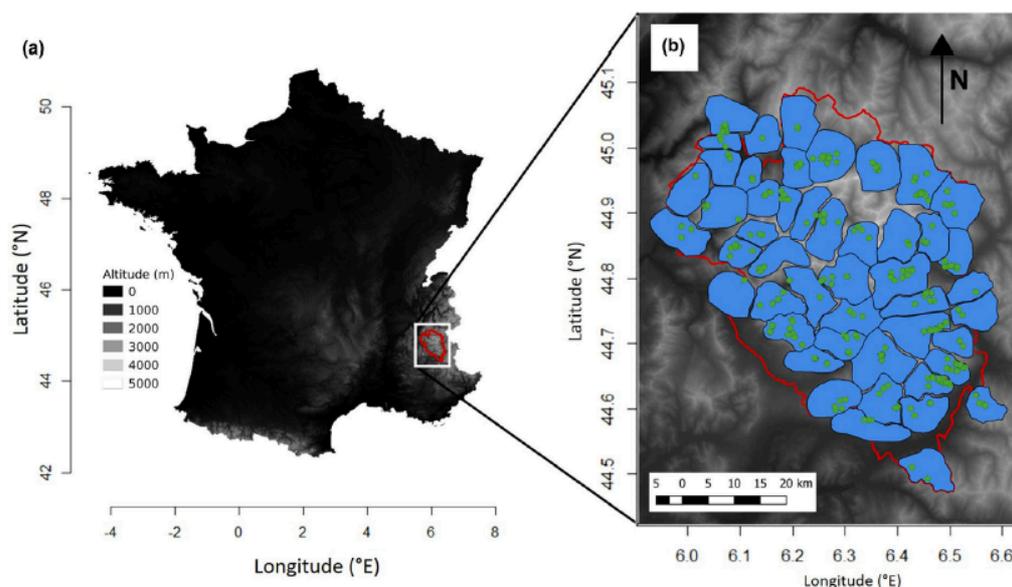


Figure 1. (a) Carte de France montrant les limites du Parc National des Écrins (ligne rouge), (b) Localisation des territoires connus (polygones bleus) et sites de nidification connus (points verts), à partir de 2015, dans le parc (délimités par la ligne rouge). Sur les deux cartes, la couleur grise représente le gradient de variation d'altitude (plus le gris est clair, plus l'altitude est élevée).

RÉSULTATS

Nous avons trouvé les preuves claires d'un effet de densité dépendance négative sur la productivité de la population ($\beta = -0,014$, $se = 0,004$, intervalle de confiance à 95% (CI) $-0,022$ à $-0,007$, $P = 0,001$). Globalement, la taille de population explique 27,5% de la variance de la productivité (Fig.2). Ce résultat a été confirmé par une forte tendance temporelle négative entre 1981 et 2015, lorsque la population est passée de 11 à 41 couples territoriaux (régression linéaire simple : $\beta = -0,010$, IC à 95% $-0,015$ à $-0,005$, $P = 0,001$; Fig.3).

Contrairement à nos attentes, nous n'avons pas trouvé de preuve à l'appui de l'HHH (Fig. 4). La covariable d'ancienneté n'était pas plus soutenue dans les modèles (Tableau 1, Fig. 4). Ce résultat est resté pratiquement inchangé lorsque nous avons inclus hétérogénéité individuelle dans les modèles (tableau 1)., D'autre part, l'IAH a été fortement soutenue dans les deux modèles qui comprenaient l'effet de densité de population sur la fécondité d'un territoire ($\beta = -0,017$, $se = 0,04$, IC à 95% $-0,025$ à $-0,008$, $P = 0,001$). La sélection des modèles via le critère d'information d'Akaike (AIC; tableau 1) a conduit à la même conclusion: le modèle M1 (IAH) avait une prise en charge nettement meilleure que M2 (HHH; DAICc = 13,8) et M3 (DAICc = 2,0). Au

niveau du territoire, la productivité a montré un déclin progressif au fil des ans à mesure que la population devenait plus peuplée (Fig. 3). Ces résultats suggèrent l'existence d'un mécanisme d'interaction agissant au niveau du territoire individuel.

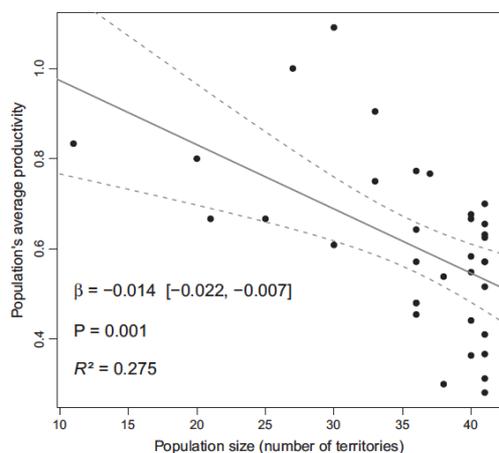


Figure 2. Relation entre la fécondité moyenne d'une population et la taille de la population (nombre de couples territoriaux). Les points noirs représentent les valeurs de fécondité moyenne pour les années entre 1981 et 2015. La ligne grise est la ligne de régression, avec un IC à 95% comme pointillés. La valeur estimée du paramètre (b) est indiquée avec l'IC à 95% entre crochets.

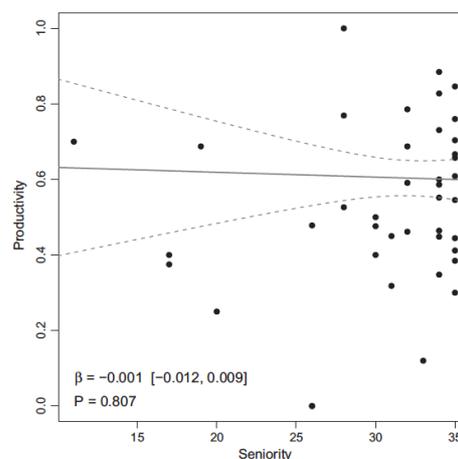


Figure 4. Productivité observée des territoires (points), moyenne sur plusieurs années, et effet de l'ancienneté estimée (ligne grise continue) d'après modèle M3, avec 95% CI (lignes pointillées grises). La valeur estimée du paramètre (b) est indiquée avec l'IC à 95% entre crochets.

Ces conclusions ont également été appuyées par les tests de variance. Nous n'avons trouvé aucune différence d'écart de fécondité entre la première et la dernière année au cours des 10 ans d'étude, ce qui suggère que la fécondité a diminué de façon homogène, comme le prédit l'IAH mais pas l'HHH. Ce résultat a tenu lorsque nous avons utilisé des données pour tous les territoires (d'abord 10 ans: coefficient de variation (CV) = 0,92; dernier 10 ans: CV = 1,21; Test Fligner – Killeen: $v_2 = 0,015$, $df = 1$, $P = 0,90$), ainsi que lorsque nous avons utilisé uniquement les territoires les plus anciens pour augmenter la puissance statistiques (10 premières années: CV = 0,92; 10 dernières années: CV = 1,23; Test Fligner – Killeen: $v_2 = 0,14$, $df = 1$, $P = 0,70$).

Enfin, l'étude de l'hétérogénéité individuelle sur toute la durée de l'étude, n'a pas fourni beaucoup de preuves de différences constantes entre territoires. Dans l'approche du mélange fini, le modèle considérant un seul composant de mélange ($k = 1$) (c'est-à-dire une fécondité homogène sur tous les territoires) a reçu beaucoup plus de soutien que les modèles considérant $k = 2$ (DBIC = 4,6) ou $k = 3$ (DBIC = 17.2) des groupes d'hétérogénéité. La même conclusion a été atteinte lorsque nous avons modélisé l'hétérogénéité inter-territoire en tant que variable latente continue, le modèle sans hétérogénéité (M1) était légèrement mieux pris en charge que le modèle, y compris avec l'hétérogénéité (M4; DBIC = 1,9). De plus, la comparaison des rendements reproductifs observés avec les sorties reproductives prédites par chaque modèle ne révèlent pas une précision prédictive supérieure avec le modèle incluant l'hétérogénéité (M4: racine erreur quadratique moyenne (RMSE) = 0,99; M1: RMSE = 0,40). Enfin, une inspection visuelle des données (Fig. 5) n'a révélé aucun niveau d'hétérogénéité entre territoires. De plus, il y a aucune tendance apparente liée à l'ancienneté, en termes soit de la fécondité moyenne, soit de sa variabilité.

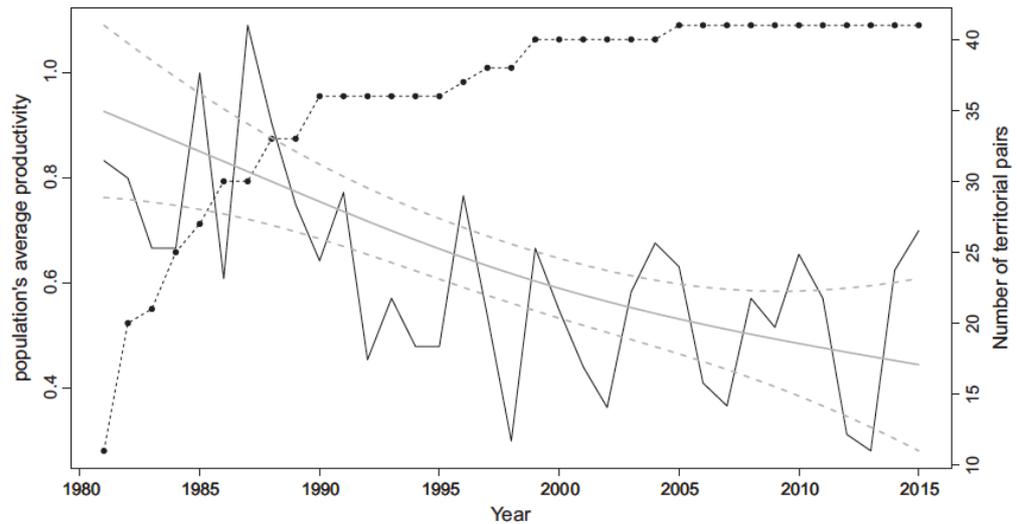


Figure 3. Productivité moyenne et taille d'une population de 1981 à 2015. La ligne continue noire représente les valeurs annuelles de productivité. La tendance temporelle estimée est représentée par une courbe grise avec des lignes en pointillés IC à 95%. La ligne pointillée représente le nombre de couples territoriaux, chaque année.

Table 1. AIC table of the GLM and GLMM analyses.

Model	Covariate effect	df	AICc	Δ AICc
<i>Analysis without random effects</i>				
M1	Population size	2	1853.5	0.0
M3	Population size + Seniority	3	1855.4	2.0
M2	Seniority	2	1867.3	13.8
<i>Analysis with random effects</i>				
M4	Population size	3	1851.9	0.0
M6	Population size + Seniority	4	1858.6	6.7
M5	Seniority	3	1866.0	14.1

DISCUSSION

Nous avons effectué des analyses pour évaluer la densité dépendance sur la productivité de la progéniture dans une population d'aigles royaux des Alpes françaises qui a montré une croissance régulière au cours des 35 dernières années. Basé sur le modèle temporel de la productivité des territoires des aigles, nous avons testé deux concurrents, mais des hypothèses non exclusives : l'hypothèse de l'ajustement individuel (IAH) et l'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat (HHH). Parce que les aigles royaux sont très territoriaux, nous prévoyons plus de soutien pour cette dernière hypothèse (HHH).

Nous avons trouvé des preuves claires d'une densité dépendance négative agissant sur la productivité ; cependant, contrairement à nos prévisions, nous avons trouvé davantage de soutien pour les mécanismes d'interactions (IAH) que pour l'effet de qualité d'habitat (HHH). En effet, au niveau du territoire, la productivité était fortement liée à la densité de la population, mais pas à l'ancienneté. Nous reconnaissons que le résultat négatif du test d'ancienneté pourrait être dû à un manque de puissance statistique. Nous n'avons également trouvé aucune augmentation de la variance de la fécondité au fil du temps, ce qui suggère que la fécondité a diminué dans un même mode pour tous les territoires. Enfin, nous avons trouvé de très faibles niveaux d'hétérogénéité de productivité au niveau des territoires. Cependant, nous ne pouvons pas exclure totalement les différences de qualité d'habitat comme facteur

important dans cette population, parce que nos analyses ne se concentrent pas sur les mécanismes qui sous-tendent potentiellement la qualité de l'habitat (p. ex. disponibilité des proies). Au lieu de cela, nous nous sommes axés sur les modèles prédictifs (corrélation productivité / ancienneté, homogénéité de la productivité) liées aux deux hypothèses de première importance. Pour extrapoler davantage et conclure que la qualité des différences entre les sites sont négligeables, nous devons supposer que l'ancienneté est un indicateur fiable de qualité d'habitat. Bien qu'il soit juste de s'attendre à ce que les aigles n'ont pas choisi leur territoire au hasard, la sélection du site pourrait ne pas correspondre exactement aux attentes d'une distribution gratuite idéale (Fretwell & Lucas 1970), en particulier si les informations sur la qualité du site ne sont pas parfaites ou entièrement disponibles. Enfin, il est important de garder à l'esprit que l'IAH et l'HHH ne s'excluent pas nécessairement mutuellement, et que les deux mécanismes pourraient agir en parallèle.

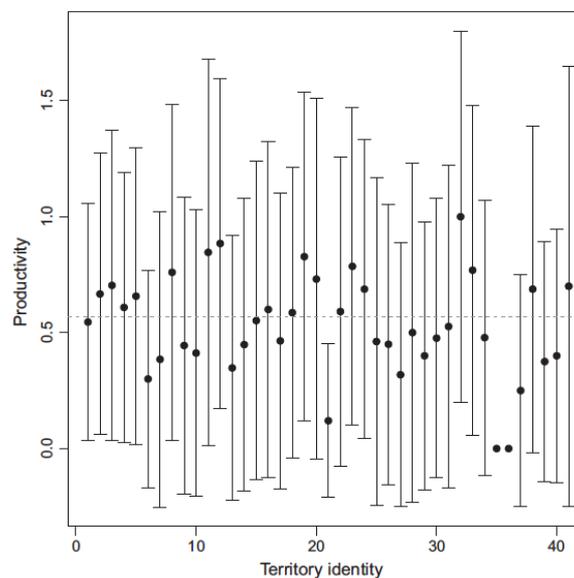


Figure 5. Visualisation de l'hétérogénéité inter-territoire. Les territoires sont classés par ordre décroissant d'ancienneté (le plus ancien à gauche côté). La valeur moyenne (points noirs) et l'écart type (barres d'erreur) de la productivité annuelle sont indiqués pour chaque territoire. Seuls les territoires de plus de 10 ans sont affichés pour permettre des données suffisantes. La productivité moyenne globale (valeur moyenne à travers les territoires) est représentée (ligne grise horizontale en pointillés) comme point de référence.

Nos résultats contrastent avec les conclusions d'une étude précédente (couvrant 37 ans, 1972-2008) faite sur une population voisine d'aigles royaux, vivant dans les Alpes Italiennes occidentales (Fasce et al. 2011). Cette étude a également révélé une baisse du succès de reproduction au niveau de la population à mesure que la densité augmentait, mais les auteurs ont suggéré que ce modèle est principalement lié à des mécanismes HHH (effet tampon). Ici, nous apportons de nouvelles idées concernant la densité dépendance chez cette espèce en mettant en évidence l'importance des interactions survenant à haute densité. Bien que nous ne puissions pas directement extrapoler nos résultats à d'autres populations d'aigles royaux, nous soupçonnons que des mécanismes similaires existent ailleurs. Considérant que, en Europe occidentale, la plupart des populations d'aigle royaux ont connu une croissance rapide au cours des 40 à 50 dernières années, il serait intéressant d'enquêter, dans certaines de ces autres

populations, les tendances temporelles de la fécondité et d'évaluer si les mêmes processus dépendants de la densité sont en jeu.

Dans la population étudiée ici, nous soupçonnons que la densité a eu un effet négatif principalement sur la concurrence pour l'espace territorial. Au fil du temps, à mesure que la population devenait plus peuplée, les territoires des individus peuvent avoir diminué et atteindre une taille sous-optimale (Ebersole 1980, Lopez-Sepulcre & Kokko 2005), réduisant la quantité de nourriture, d'abris et / ou de sites de reproduction sécurisés pour chaque couple territorial. Un **rétrécissement** de taille de territoire devrait se produire car, comme au final l'espace vacant est moins important, de nouvelles recrues essaient d'acquérir un espace de reproduction en empiétant sur les limites des territoires existants. **Finalement, l'expansion de ces territoires nouvellement créés, imposera une réduction de la taille des territoires voisins.** Ce processus a été décrit chez d'autres espèces, comme l'huitrier pie *Haematopus ostralegus* (Heg et al. 2000), la carouge à épaulette *Agelaius phoeniceus* (Beletsky 1992) et le lézards Anole de bronze *Anolis aeneus* (Stamps & Krishnan 1995). Avec la contraction de la taille des territoires, la concurrence pour les ressources devient inévitablement plus intense. **La concurrence peut affecter la fécondité et / ou la survie par la concurrence d'exploitation (interactions indirectes) et / ou des interactions directes entre individus.** Par exemple, avec moins d'espace de chasse, un couple territorial pourrait avoir besoin de consacrer plus de temps et d'énergie à la chasse pour répondre à ses besoins alimentaires. Cela signifie qu'en moyenne, l'apport de nourriture d'un individu par unité d'effort est réduit par le biais indirect de la compétition entre aigles. Une telle concurrence d'exploitation des ressources induite par la contraction du territoire semble se produire chez de nombreux taxons (Adams 2001) et a été démontrée expérimentalement chez certains poissons (Iguchi & Hino 1996, Keeley 2000) et passereaux (Beletsky 1992, Both & Visser 2000). La fécondité individuelle pourrait également être affectée négativement par une augmentation des interactions agressives (Hansen 1987, Jenkins et Jackman 1993, Carrete et al. 2006a, Bretagnolle et al. 2008, Grünkorn et al. 2014), en raison d'une densité plus élevée et des territoires plus petits. Chez les rapaces, des comportements agressifs peuvent se produire entre les couples territoriaux voisins, mais ces occurrences ne sont pas courantes et elles sont généralement limitées à de brèves interactions aux frontières des zones adjacentes des territoires (Gargett 1975, Haller 1982, Bergo 1987). D'autre part, l'agression par des individus non-reproducteur (**flotteurs**), qui tentent d'expulser les reproducteurs existants pour s'emparer de leurs territoires (Moreno 2016), semblent beaucoup plus fréquentes (Brooker 1974, Gargett 1975).

Dans l'ensemble, la contribution relative de l'hypothèse IAH par rapport aux mécanismes HHH chez les rapaces et autres espèces territoriales est loin d'être pleinement comprise, comme évoqué par la diversité des résultats trouvés dans la littérature (par exemple Ferrer et Donazar 1996, Carrete et al. 2006a, Sergio et al. 2007, Nevoux et al. 2011, Ferrer et al. 2015, cette étude). Ce manque de convergence entre différentes études pourrait être en partie due au fait que les deux types de processus sont en jeu dans la plupart des populations (Nevoux et al. 2011).