



HAL
open science

**Les effets des changements climatiques et des
changements d'usages sur les oiseaux d'eau migrateurs :
une approche mécaniste chez un oiseau emblématique, la
Cigogne blanche**

Hélène Gadenne

► **To cite this version:**

Hélène Gadenne. Les effets des changements climatiques et des changements d'usages sur les oiseaux d'eau migrateurs : une approche mécaniste chez un oiseau emblématique, la Cigogne blanche. Sciences de l'environnement. Université de Poitiers, 2012. Français. NNT : . tel-00748802

HAL Id: tel-00748802

<https://theses.hal.science/tel-00748802>

Submitted on 6 Nov 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE POITIERS
Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées
ÉCOLE DOCTORALE GAY-LUSSAC
SCIENCES POUR L'ENVIRONNEMENT

THÈSE

Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006

Pour l'obtention du Grade de DOCTEUR

De l'UNIVERSITÉ DE POITIERS
Secteur de Recherche : BIOLOGIE DE L'ENVIRONNEMENT,
DES POPULATIONS, ÉCOLOGIE

Présentée par

Hélène GADENNE

Les effets des changements climatiques et des
changements d'usages sur les oiseaux d'eau migrateurs :
une approche mécaniste chez un oiseau emblématique, la
Cigogne blanche



Directeur de Thèse : Christophe BARBRAUD

Effectuée au Centre d'Études Biologiques de Chizé,
Soutenue devant la Commission d'Examen le
26 octobre 2012

JURY

<i>Rapporteurs</i>	Dr. Sylvie MASSEMIN-CHALLET Dr. Gilles Nigel YOCCOZ	Maître de conférences, Université de Strasbourg Professeur, Université de Tromsø, Norvège
<i>Examineurs</i>	Dr. Arnaud BÉCHET Dr. Vincent RIDOUX Dr. Pierre GREVE	Chargée de recherche, Tour du Valat, Arles Professeur, Université de La Rochelle Professeur, Université de Poitiers
<i>Directeur de thèse</i>	Dr. Christophe BARBRAUD	Chargée de recherche CNRS, Chizé



Cette thèse a été conduite au Centre d'Études Biologiques de Chizé (Unité Propre de recherche 1934 du Centre National de la Recherche Scientifique), dans l'équipe Prédateurs Marins, grâce au soutien financier de la Région Poitou-Charentes, et du Centre National De la Recherche Scientifique. Cette thèse a été effectuée dans l'École Doctorale Gay Lussac - Sciences pour l'environnement, et l'Université de Poitiers (département Sciences Fondamentales et Appliquées).

Tout au long des trois années de thèse, j'ai effectué un poste de chargée d'enseignement en biologie animale, évolution et écologie au département SFA (Sciences Fondamentales et Appliquées), sous l'égide du Centre d'Initiation à l'Enseignement Supérieur Centre (CIES Centre), avec pour tuteur pédagogique Dr. Raimond Roland (laboratoire de Ecologie, Evolution, Symbiose, UMR CNRS 6556).

« Rappelle-toi qu'un jour, le grand chêne a été un gland ... »

Remerciements

Je savais que j'aurais dû commencer par-là, mais rien de tel que d'écrire sur le vif de la très fin de thèse, pour aller à l'essentiel aussi peut-être, ce qui n'est pas toujours mon fort, et je pense que ceux qui me connaissent ne vont pas me contredire...

Alors, parce que je vais sûrement en oublier, je tiens à commencer par remercier toutes celles et ceux sans qui je n'aurais jamais pu en être là aujourd'hui, pour leur soutien, leur confiance surtout, parce que ça n'a pas toujours été facile.

Je tiens ensuite à remercier Vincent Bretagnolle, directeur du Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), et Patrick Duncan avant lui, de m'avoir accueillie au CEBC (7 ans déjà !) et permis d'effectuer ce travail de thèse. Je remercie l'École Doctorale Gay-Lussac et l'Université de Poitiers pour m'avoir accueillie, et pour m'avoir permis d'effectuer des charges d'enseignements en parallèle de la thèse. Je remercie notamment Sabrina Biais pour sa disponibilité et pour avoir toujours facilité les démarches administratives.

Je remercie particulièrement mon directeur de thèse Christophe Barbraud pour ces trois années d'échanges constructifs ! Je remercie également les rapporteurs, Sylvie Massemin-Challet et Gilles Nigel Yoccoz, ainsi que les examinateurs, Vincent Ridoux, Arnaud Béchet et Pierre Grève pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Certaines personnes savent depuis toujours ce qu'elles veulent faire, devenir, où elles vont et pourquoi elles y vont. Ben ça, ce n'est pas moi ! Ce que cherche, c'est la liberté d'apprendre, de penser, de bouger, de rencontrer, d'échanger. Cette liberté, je l'ai trouvée au travers de ce travail, entre autre, au travers de ces expériences accumulées depuis quelques années maintenant. Alors, de là à devenir un très grand chêne, peut-être pas, mais de se dire que chaque jour, on est un peu moins gland, c'est une preuve d'avancement !!

Mon parcours à Chizé, c'est au travers de l'équipe prédateur marin qu'il s'est fait, et je tiens à dire un grand merci à toute l'équipe et notamment : je voudrais remercier Yves Cherel, qui m'a fait mettre un pied à Chizé ! Je n'oublierai jamais cette poignée de main à La Rochelle, très rapide, mais marquante, et mon mail écrit sur un petit bout de papier. Comme quoi... Je tiens également à remercier Henri Weimerskirch, parce que mine de rien, on a presque travaillé 3 ans ensemble. Presque le temps d'une thèse dit donc. J'ai adoré travailler sur les Fous avec toi et David (« not my boobies !! » pour les souvenirs du Biologging à Monterey), bidouiller du R. Je ne renonce pas à aller les voir pour de vrai un jour !! Et puis, merci à Charly aussi, même si nous n'avons pas eu l'occasion de travailler directement ensemble, j'ai apprécié les échanges qu'on a pu avoir, et de participer aux manips hulottes dans la forêt !! Enfin, je tiens profondément à remercier Karine et Dominique, les deux forces féminines de l'équipe, toujours avec le sourire ! Alors, merci Karine pour tous ces bons moments passés à la poterie, pour ta gentillesse, et ta simplicité, pour la manière que tu as de toujours réussir à me faire rire et voir un peu plus Zen !! Merci aussi à Dominique, et toute la petite famille Besson !! Des moments incroyables, depuis 7 années, partagés ensemble. On aura fait quasiment le tour de tous les vide-greniers du coin je crois. Je ne peux que vous remercier pour tout !!

Le CEBC, c'est aussi toute une équipe que je remercie, à l'accueil (merci pour les bonbons, Evelyse), au resto (toujours aussi bon Christophe !!). Merci à toute l'équipe de biochimie (pour l'aide au sexage des cigognes, et aussi pour votre gentillesse au quotidien), à l'équipe informatique (les anciens et les nouveaux !). Bref, un grand merci à l'ensemble du personnel.

Le CEBC a été pour moi l'occasion de plusieurs rencontres d'amitié, dont certaines ne sont pas prêtes de s'arrêter. Je voudrais donc vous remercier, sans ordre, Marie & Titi, Vali & Fredo,

Pierraurélie, Frankois, Marine, Miches, Roger & Coraline, Lolo, Fred A, Vincent Lecomte, Sophie L., Camille & Léo, Thibaut & Zezette, Max et Zezelle, Alex B., Hervé L., Marie & Cyril, Olivier F., Matthieu & Greg, ... !

Merci aux amis rencontrés durant ces dernières années pour les bons moments de vie : Déborah merci pour le soleil que tu es ! Mes collègues de bureau, parce qu'il fallait se la farcir la Hélène (Clara, Norbert, Camille, JB). En vrac, et en oubliant sûrement quelques personnes qui ne m'en voudront pas j'espère, merci à toutes les personnes avec qui j'ai ri et échangé positivement : Kevin, Aurélie G., Annette, Jade, Paul, Matthieu L., Boen, Steeve, Virginie, JF, Vincent R., Cécile, Laurie, Damien, tous les VCAT croisés

Je n'oublie évidemment pas toute l'équipe de l'ONCFS CNERA Avifaune migratrice !! Merci pour avoir accepté l'intrus du CNRS à vos pauses café !! Et puis, merci surtout pour cette super-ambiance un peu familiale qui m'a vraiment fait du bien durant ces trois années !! Merci à Jean-Marie, pour toutes ces discussions, pour les piques-niques RBI, toutes les bonnes découvertes, et pour cette belle complicité !!! Merci à Cyril, le voisin d'à côté (ex), à Hervé, le voisin de village !! Et puis, merci à Sylvie, Hervé B., Jean-Louis, les anciens et les nouveaux !

Merci à toi Capt'ain d'un jour, pour les bons moments d'avant, et pour m'avoir permis, sans vraiment le vouloir, d'ouvrir les yeux sur beaucoup de choses !

Et j'en arrive à toi, Thomas ! Je voudrais sincèrement te remercier d'avoir toujours été là pour répondre à mes mille et une question. Merci surtout d'être un ami !!

Bien sûr, je pense aussi aux amis de longue date, que je vois de temps en temps, et qui sont toujours là : Nolwenn and the family ! Eric et toute ta petite tribu (non pas tes amis !) ! Un grand clin d'œil à toute l'équipe de l'APECS qui est ma bouffée d'air depuis tant d'années ! Aux pèlerins, parce qu'ils ont aussi contribué à leur manière à ma présence ici aujourd'hui !

Et puis, parce que cette thèse est arrivée à un vrai tournant, elle m'a permis d'avancer plus que tu peux l'imaginer Nounours ! Alors, merci de la confiance que tu as su me donner pour travailler sur cette thèse, et enfin, merci pour nos discussions, ton écoute et ta patience. Tu m'as fait progresser comme jamais ! Merci pour ta simplicité, tes blagues drôles et pis les autres ! Et pour m'avoir fait découvrir les cigognes, et leur histoire ! Pour m'avoir permis de garder un petit pied dans l'eau avec le terrain corms ! Je remets ça quand vous voulez !!

Comment ne pas te remercier maintenant, Jean-Claude !! Tu es capable de faire partager avec une simplicité comme personne ta passion des oiseaux, et de la nature en général ! Ça a été un réel plaisir que d'aller ces journées sur le terrain avec toi, de l'hiver quand il faisait froid, à l'été quand heureusement, tu avais prévu les réserves d'eau dans ton camion. Merci à Monique aussi, pour ta gentillesse, et ton sourire, toujours ! Puis, à Luc et Jack (les rabalouxx), parce que c'est vraiment chouette d'avoir du monde aussi sympathique à aider pour faire les tâches qui ne sont pas toujours les plus rigolotes. On aura passé de bons moments tous ensemble sur le terrain !!!

Je voudrais finir par remercier ma famille, parce que, quelque soit la vie, on n'est pas là où on est pour rien ; et c'est cet enchaînement d'évènements qui m'a permis aussi, quelque part, de suivre le chemin qui m'a mené jusqu'ici. Merci à toi surtout, Maman ! Pour ta confiance en moi, pour ton écoute, pour ton aide et pour m'avoir donné ta force de me battre toujours !!!

Puis, en cette fin de remerciement, une petite pensée pour BBHS : je savais que cette bague avait un nom pas terrible, mais de là à être prémonitoire !



Table des matières

Problématique de la thèse	1
Structure de la thèse	3
Chapitre I : Introduction générale	7
I.1 Les changements globaux et leur impact sur les écosystèmes	8
I.1.1 L'ère de l'Anthropocène	9
I.1.2 Des milieux à la sensibilité contrastée	15
I.1.3 Prédire les changements environnementaux futurs	18
I.2 Impact des changements globaux sur les populations et les espèces	22
I.2.1 Mécanismes adaptatifs à l'origine des réponses aux changements : plasticité phénotypique et microévolution	23
I.2.2 Réponses adaptatives aux changements globaux	24
I.3 Comprendre et prédire la réponse des populations aux changements d'habitats	32
I.3.1 Quelques définitions	32
I.3.2 La sélection d'habitat ou le principe de niche : corrélations <i>vs.</i> mécanismes	36
I.3.3 Les modèles corrélatifs de sélection d'habitat	37
I.3.4 Les modèles mécanistes : effets de l'habitat sur les traits d'histoire de vie	44
Chapitre II : Matériel d'étude et méthodes	49
II.1 Le site et le modèle d'étude	50
II.2 Les zones humides charentaises	50
II.2.1 Un peu d'histoire	50
II.2.2 Aujourd'hui	51
II.2.3 Une multiplicité d'utilisateurs en interaction	55
II.2.4 Milieux riches, corridors pour des oiseaux migrateurs	55
II.3 La Cigogne blanche, une espèce emblématique	55
II.3.1 Petit historique de l'espèce en France et dans la zone d'étude	56
II.3.2 Biologie de l'espèce	63
II.3.3 Suivi de la population étudiée	67
II.4 Caractérisation de l'environnement et de la population de cigognes	70
II.4.1 Les données environnementales spatialisées et temporelles	72
II.4.2 Paramètres démographiques utilisés en tant que covariables	83
II.5 Procédures analytiques	85
II.5.1 Colinéarité des covariables	85
II.5.2 Relations linéaires et non linéaires	86

II.5.3	La sélection des modèles : statistiques descriptives et inférentielles	87
II.6	Les modèles d'habitat	89
II.6.1	Justification de nos choix méthodologiques	89
II.6.2	Modélisation de la probabilité de sélectionner un site de nidification	91
II.6.3	Tester la sélection d'habitat densité-dépendante.....	93
II.6.4	Autocorrélation spatiale	94
II.7	Modélisation des relations dynamiques entre population et environnement	95
II.7.1	Caractérisation des traits d'histoire de vie comme variables réponses.....	95
II.7.2	Des modèles adaptés aux données	100
II.7.3	Construction multi-échelle des modèles.....	101
Chapitre III : La sélection d'habitat densité-dépendante, à différentes échelles spatiales, dans une population en pleine expansion		107
III.1	La sélection d'habitat dans des conditions de non-équilibre	108
III.1.1	De la théorie à l'application	108
III.1.2	Hypothèses et prédictions.....	109
III.2	La sélection d'habitat de la cigogne blanche en Charente-Maritime.....	111
III.2.1	Une sélection peu contrastée entre années.....	111
III.2.2	Tout est une histoire d'échelle.....	115
III.3	Les effets densité-dépendants sur la sélection de l'habitat	116
III.3.1	Concordance de nos résultats avec la théorie de la distribution idéale.....	119
III.3.2	Changement de stratégie comportementale	120
III.4	Conclusion	122
Chapitre IV : Influence de l'habitat, du climat, de la densité et de l'expérience sur les paramètres de fécondité		125
IV. 1	Mécanismes multi-échelle influençant les paramètres de fécondité	126
IV.1.1	Facteurs responsables des variations des traits	126
IV.1.2	Hypothèses et prédictions	127
IV.2	Variabilité des traits démographiques étudiés et modèles de références.....	130
IV.2.1	Variabilité des traits	130
IV.2.2	Sélection des modèles de références.....	133
IV.3	Effets des covariables environnementales et de l'expérience des reproducteurs sur les traits démographiques.....	135
IV.3.1	Nombre moyen de jeunes à l'envol	135
IV.3.2	Condition corporelle moyenne des jeunes.....	136
IV.3.3	Sexe ratio de la nichée.....	138
IV.4	Discussion	140
IV. 4.1	Taille de la nichée et condition corporelle : des effets contrastés	140
IV.4.2	Le sexe ratio secondaire.....	143

Chapitre V : Conclusions et perspectives	151
V.1 Conclusions	152
V.1.1 Synthèse des résultats d'un point de vue écologique	154
V.1.2 Bilan méthodologique.....	160
V.2 Perspectives	162
V.2.1 Améliorer la capacité de prédiction des modèles d'habitat par couplage avec des modèles de distribution des proies	163
V.2.2 Utilisation du modèle d'habitat	163
V.2.3 Les effets de l'habitat sur la survie juvénile, le recrutement et la dispersion ...	164

Problématique de la thèse

Les perturbations induites par les changements globaux peuvent agir directement sur les paramètres démographiques des individus ou peuvent avoir un effet indirect en agissant d'abord sur l'environnement des espèces dont elles vont dépendre (**Figure 1**). Un défi majeur aujourd'hui est donc de prédire les conséquences écologiques et sociétales des changements globaux actuels et futurs. Pour parvenir à prédire le devenir des espèces à court terme, il est nécessaire de comprendre au préalable comment les facteurs extrinsèques (variabilité environnementale) et intrinsèques (sexe, âge...) influencent la dynamique des populations. Bien que plusieurs études montrent que les changements climatiques ainsi que la modification des habitats liée aux activités humaines affectent la biodiversité, les mécanismes à l'origine des phénomènes observés restent encore mal connus. Ceci limite considérablement notre capacité à prédire le devenir des espèces, ainsi que les conséquences écologiques et sociétales de ces changements. Pour comprendre et prédire l'effet des changements globaux en cours et à venir, il apparaît primordial de comprendre les mécanismes de décisions que les organismes ont adoptés à adopter, permettant de maximiser leur fitness. C'est dans cette perspective que nous avons effectué un « état de l'art » des approches actuellement utilisées pour modéliser l'impact des variations spatiales et temporelles des habitats sur les traits démographiques et la distribution des individus, des populations et des espèces.

Dans ce contexte, les **objectifs de cette thèse** ont été doubles. Premièrement, il s'agissait de **comprendre les mécanismes principaux qui dirigent les patrons d'utilisation de l'espace par les individus** au travers **du choix du site de nidification**, via une **approche multi-échelle** tenant compte des phénomènes de densité-dépendance. Nous nous sommes intéressés au cas d'un oiseau, la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* se reproduisant dans les marais Charentais, en France. L'utilisation de l'habitat par un organisme peut être décrite selon quatre échelles emboîtées (**Johnson, 1980**) : la répartition géographique globale de l'espèce, le territoire de résidence au sein de l'aire de répartition géographique, diverses composantes de l'habitat sur le territoire, et des zones spécifiques de recherche de nourriture dans ces composantes de l'habitat. Cette étude se concentre au niveau de cette dernière échelle, en particulier en termes de macro-habitat (**Block & Brennan, 1993**), c'est à dire que l'étendue et la configuration des données d'habitat tiennent dans le territoire. Nous nous sommes particulièrement intéressés à la sélection d'habitat de reproduction à différentes échelles autour du nid, correspondant aux distances possibles d'alimentation de l'organisme étudié. Ce travail a été fait sur plusieurs années de manière à prendre en compte des changements de densité de population au cours du temps (population pas à l'équilibre) dans les mécanismes de sélection d'habitat. Dans un deuxième temps, il s'agissait de **comprendre les facteurs déterminant le succès de reproduction et la fitness des individus**, au travers de l'étude de **l'habitat sélectionné** pour se reproduire et des **conditions environnementales** rencontrées au cours du cycle de l'animal. Les effets de la qualité des adultes (en termes d'expérience de reproduction), de leur choix dans le site de nidification (habitat), et des conditions environnementales rencontrées sur la survie des progénitures et leurs phénotypes ont été étudiés.

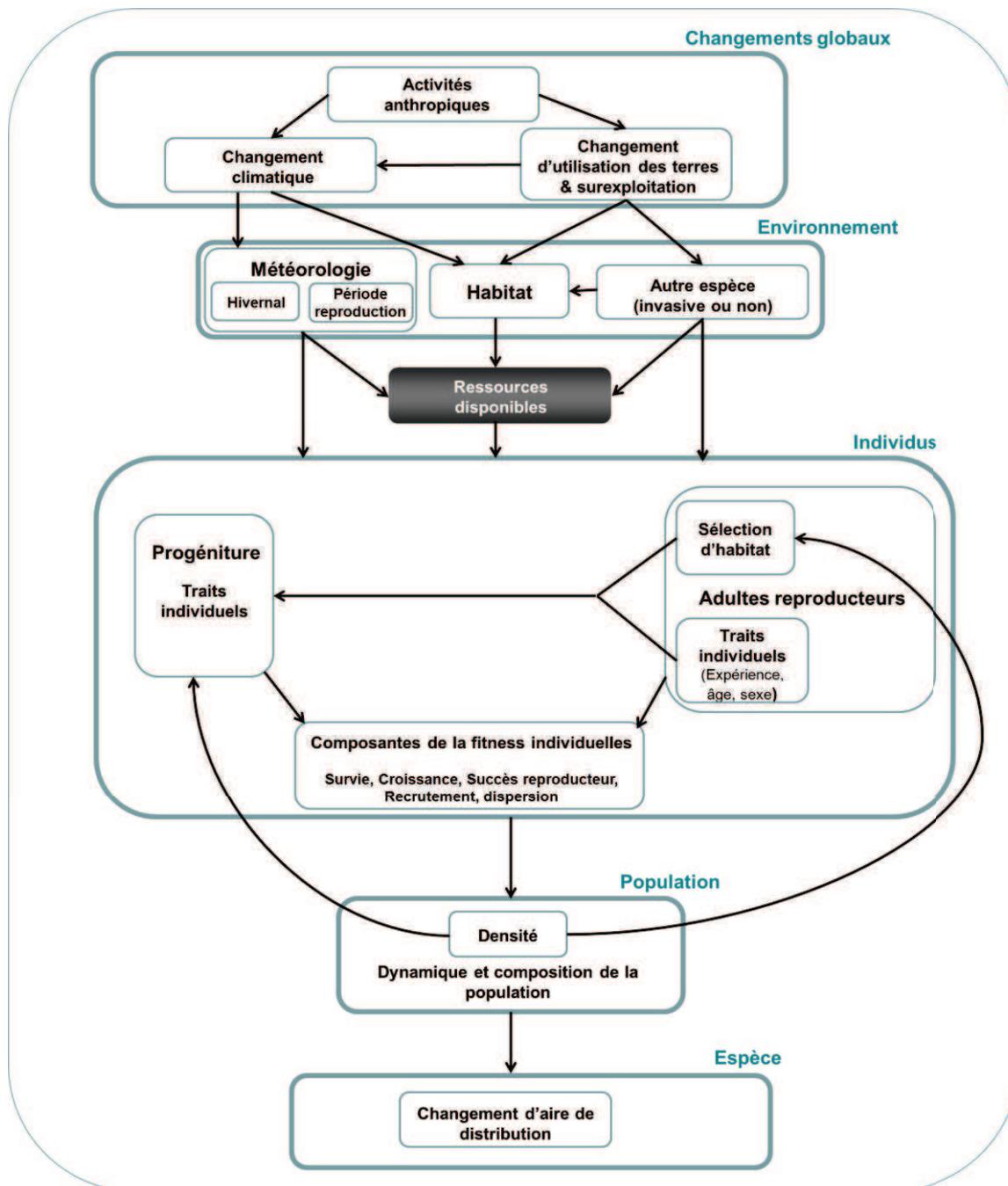


Figure 1 : Représentation des effets des changements globaux sur une espèce donnée dans laquelle se situe la problématique de la thèse.

Structure de la thèse

Plusieurs champs théoriques, depuis l'écologie évolutive jusqu'à l'écologie comportementale ainsi que l'écologie de la conservation, ont été explorés dans cette thèse, en optant pour l'association d'une approche corrélative avec une approche mécaniste. La thèse est organisée en cinq chapitres permettant de structurer le travail effectué pendant un peu moins de trois années. Les résultats obtenus au cours de la thèse s'articulent autour de deux parties (chapitres III et chapitre IV).

Le chapitre I d'introduction générale permet de faire une synthèse des conséquences des changements globaux sur le vivant, qui montre combien les réponses des organismes à ces changements sont variables et complexes, et dépendantes des échelles de temps et d'espace auxquelles on se réfère. Nous avons volontairement essayé d'avoir une vision très large que ce soit au niveau écosystémique ou spécifique, pour rendre compte de l'ensemble des mécanismes connus à l'origine des réponses des organismes à ces changements.

Le chapitre II expose l'ensemble des éléments nécessaires à la bonne compréhension du contexte des différents travaux présentés dans les chapitres suivants. Ce chapitre comprend une présentation détaillée de la zone d'étude, notamment pour rendre compte de l'impact anthropique sur ce milieu, un historique de l'histoire de la cigogne blanche en France, ainsi qu'une description de sa biologie pour bien comprendre l'intérêt de ce modèle d'étude. S'en suit un descriptif justifié des variables environnementales explicatives utilisées, des choix méthodologiques effectués et des différents modèles statistiques utilisés au cours de la thèse pour modéliser les relations dynamiques entre population et environnement. Pour finir, nous exposons notre démarche pour effectuer des prédictions.

Le chapitre III expose la sélection d'habitat densité-dépendante à différentes échelles spatiales de la population de cigogne blanche en pleine expansion en Charente-Maritime. Les hypothèses et prédictions de ce travail sont annoncées directement dans cette partie. Nous discutons de l'importance de la prise en compte des effets densité-dépendant dans la sélection d'habitat, et développons l'intérêt de ces modèles permettant de sélectionner différentes échelles spatiales en lien avec des distances de prospections alimentaires des oiseaux. Ce chapitre fait l'objet d'une ultime révision dans une revue scientifique internationale (PloS ONE).

Le chapitre IV présente et discute les résultats des effets des facteurs extrinsèques et intrinsèques sur les paramètres de fécondité. Les hypothèses et prédictions de ce travail sont annoncées directement dans cette partie. Nous discutons comment la sélection d'habitat, l'expérience des parents, les conditions environnementales, et la densité de conspécifiques peuvent influencer le succès au nid et le phénotype de la progéniture. Notamment, nous investiguons le sexe ratio de la progéniture au nid et évaluons la condition corporelle des jeunes par une approche mécaniste qui considère les différents facteurs cités ci-dessus, ainsi que la variation spatiale, temporelle et individuelle dans la réponse des différents traits démographiques aux changements. Ce chapitre fait l'objet d'un article en préparation pour une revue scientifique internationale.

Le chapitre V tire les conclusions des résultats de la thèse, au niveau écologique et méthodologique, et donne les perspectives d'application de notre approche sur d'autres populations de cigognes, en France en période de reproduction, et en zone d'hivernage. Nous discutons également notre vision du devenir de la population de cigogne blanche en Charente-Maritime à partir de nos résultats et des études démographiques précédentes concernant cette population.



Chapitre I

Introduction générale

Contenu

I.1	Les changements globaux et leur impact sur les écosystèmes	8
I.1.1	L'ère de l'Anthropocène.....	9
I.1.2	Des milieux à la sensibilité contrastée	15
I.1.3	Prédire les changements environnementaux futurs	18
I.2	Impact des changements globaux sur les populations et les espèces	22
I.2.1	Mécanismes adaptatifs à l'origine des réponses aux changements	23
I.2.2	Réponses adaptatives aux changements globaux.....	24
I.3	Comprendre et prédire la réponse aux changements d'habitats	32
I.3.1	Quelques définitions	32
I.3.2	La sélection d'habitat ou le principe de niche	36
I.3.3	Les modèles corrélatifs de sélection d'habitat.....	37
I.3.4	Les modèles mécanistes	44

I.1 Les changements globaux et leur impact sur les écosystèmes

Souvent réduit à des problèmes d'ordre climatique, la notion de changement global intègre à la fois des changements naturels mais aussi d'origine anthropique sur la structure physique et biologique de la Terre, avec des effets significatifs à échelle globale.

A l'échelle d'un Homme, qu'est-ce que le changement ? Un être humain ressent le changement dans la nature qui l'environne : des arbres qui bourgeonnent plus tardivement qu'à l'habitude, des hirondelles qui tardent à annoncer l'arrivée du printemps, des dérèglements ressentis dans la météorologie selon les saisons, et tant d'autres signes de changements dans l'environnement qui l'entourent. L'Homme a en fait une vision anthropocentrique de la nature, et cette vision est dépendante de l'endroit où il se trouve, et des échelles spatiales et temporelles auxquelles il se réfère (Godet, 2010). Aujourd'hui, l'Homme ne peut que constater la fragilité de la nature qui l'entoure. Elle est devenue un centre de préoccupation majeure en sciences de la conservation, parce qu'au-delà de l'attachement (sentimental ou par profit) plus ou moins important que nous pouvons avoir face à la disparition d'espèces (Krebs *et al.*, 1999 ; Potts *et al.*, 2010), ce sont des groupes écologiques entiers qui sont aujourd'hui menacés, avec une érosion de la biodiversité.

A l'échelle de l'histoire de la vie sur Terre, cinq grandes extinctions de masse se sont déjà produites, ayant entraîné la disparition de nombreuses espèces (Barnosky *et al.*, 2011). A chaque changement d'ère géologique, de nouvelles espèces sont apparues (Wilson, 1992). Depuis près de dix mille ans, nous sommes dans l'ère de l'Holocène pendant laquelle les civilisations humaines se sont développées. Depuis le début de la révolution industrielle, avec les avancées technologiques, l'augmentation sans précédent, à la fois de la population humaine - qui a dépassé les sept milliards d'individus (UNFPA state of world population, 2011) - et de ses exigences en terme de consommation par personne (Rosegrant *et al.*, 1999 ; Hubacek *et al.*, 2007 ; Tillett, 2011) (Figure I.1), les activités humaines ont un impact indéniable sur le système terrestre et climatique (Vitousek *et al.*, 1997 ; Sanderson *et al.*, 2002 ; Liu *et al.*, 2003). Aussi, de nombreux spécialistes ont admis le début d'une nouvelle ère géologique, celle de l'Anthropocène (Barnosky *et al.*, 2011).

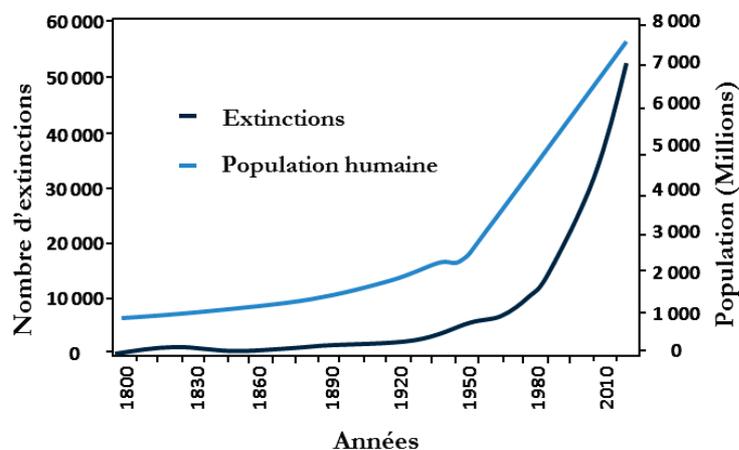


Figure I.1: Courbe de croissance de la population mondiale et courbe de l'évolution des extinctions. Source : Center of Biological diversity.

I.1.1 L'ère de l'Anthropocène

L'Anthropocène est également caractérisé par la « sixième vague d'extinctions », résultant principalement de l'action de l'Homme. En modifiant son environnement, l'Homme entraîne des forçages et des modifications dans les régimes de perturbations qui peuvent affecter les processus climatiques et biologiques à toutes les échelles sur le globe. Parmi les changements globaux, ceux relatifs au climat, à l'habitat, et aux ressources naturelles sont identifiés comme trois des principales menaces qui pèsent sur la biodiversité (Travis, 2003 ; Karl & Trenberth, 2003 ; Foley *et al.*, 2005). Une des questions centrales en écologie évolutive concerne donc aujourd'hui l'adaptation des organismes à leur environnement (Møller *et al.*, 2010). Comprendre comment les changements globaux affectent les populations et les écosystèmes est essentiel pour prédire et limiter les conséquences de ces changements sur la biodiversité (Bellard *et al.*, 2012).

I.1.1.1 Les changements climatiques

Les changements climatiques ont significativement modifié la structure et le fonctionnement des écosystèmes, et par conséquent les répartitions temporelles et spatiales des populations, ainsi que l'abondance des espèces (Vitousek *et al.*, 1997 ; Hughes 2000 ; Walther *et al.*, 2005 ; Parmesan et Yohe 2003 ; Parmesan 2006 ; Rosenzweig *et al.*, 2008 ; Hurrell & Trenberth, 2010; Bellard *et al.*, 2012). En 2007, le Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC, 2007) a admis que la majorité de l'augmentation de la température mondiale observée ces 50 dernières années était très probablement due à la hausse des concentrations en gaz à effet de serre émises par les activités humaines.

Ainsi, il est bien établi que les températures de surface ont augmenté de 0,75°C en moyenne depuis le début du 20^{ème} siècle ; l'augmentation la plus rapide ayant eu lieu dans les dernières décennies, et notamment depuis 1995 pour les années les plus chaudes enregistrées, ce qui a entraîné un forçage sur les écosystèmes (Hurrell & Trenberth, 2010).

Depuis les 50 dernières années, le forçage naturel total (externe et interne) produit entre autre par l'activité volcanique et les fluctuations du rayonnement solaire aurait probablement dû, à lui seul, refroidir le climat (Shine *et al.*, 2003). Hors, seuls les modèles qui tiennent compte des forçages anthropiques parviennent à simuler les configurations du réchauffement observées et leurs variations (**Figure I.2**). Outre la température moyenne, le forçage anthropique a également eu ces dernières décennies des incidences sur d'autres aspects du climat (GIEC, 2007). Il a probablement contribué aux changements dans la configuration des vents, affecté les trajectoires des tempêtes tropicales et les variations des températures régionales dans les hémisphères Nord et Sud (Hurrell & Trenberth, 2010). Il a également très probablement contribué à l'élévation du niveau de la mer depuis la deuxième moitié du XX^e siècle, ou encore à l'augmentation des risques de canicules, à la progression de la sécheresse depuis les années 1970 et à la fréquence des épisodes de fortes précipitations (GIEC, 2007).

Selon l'échelle spatiale (latitude, longitude, altitude) et temporelle (saison, année...) considérée, les changements climatiques ne vont pas avoir les mêmes effets, et l'évolution des températures et des précipitations ne serait pas uniforme (**Figure I.2** ; GIEC, 2007 ; Hurrell & Trenberth, 2010). L'augmentation des températures touche davantage l'hémisphère Nord. Comme le montre la **Figure I.2**, le milieu terrestre se réchauffe plus rapidement que les océans, parce qu'il possède une plus faible capacité thermique (Solomon *et al.* 2007 ; GIEC, 2007 ; Hurrell & Trenberth, 2010). Le forçage anthropique a joué un rôle important à l'échelle du globe dans l'évolution observée de nombreux systèmes physiques et biologiques.

Quels que soient les changements engendrés, ceux-ci affecteront de façon hétérogène ces systèmes selon leur localisation. Cependant, la durée insuffisante de la plupart des suivis des paramètres climatiques et écologiques ne permet pas d'attribuer totalement la réponse observée des systèmes naturels au réchauffement d'origine anthropique (GIEC, 2007). Ceci est en partie dû à la variabilité naturelle accrue du climat à l'échelle régionale, à l'intervention de facteurs non climatiques et à la couverture spatiale limitée des études réalisées. Il est donc indispensable de poursuivre les suivis scientifiques sur le long terme des systèmes écologiques.

I.1.1.2 Les changements d'habitat

Les changements d'habitat sont également une menace importante pour la biodiversité. Nous allons ici caractériser ces changements correspondant à une anthropisation des espaces naturels, allant d'une simple occupation à la destruction de l'habitat.

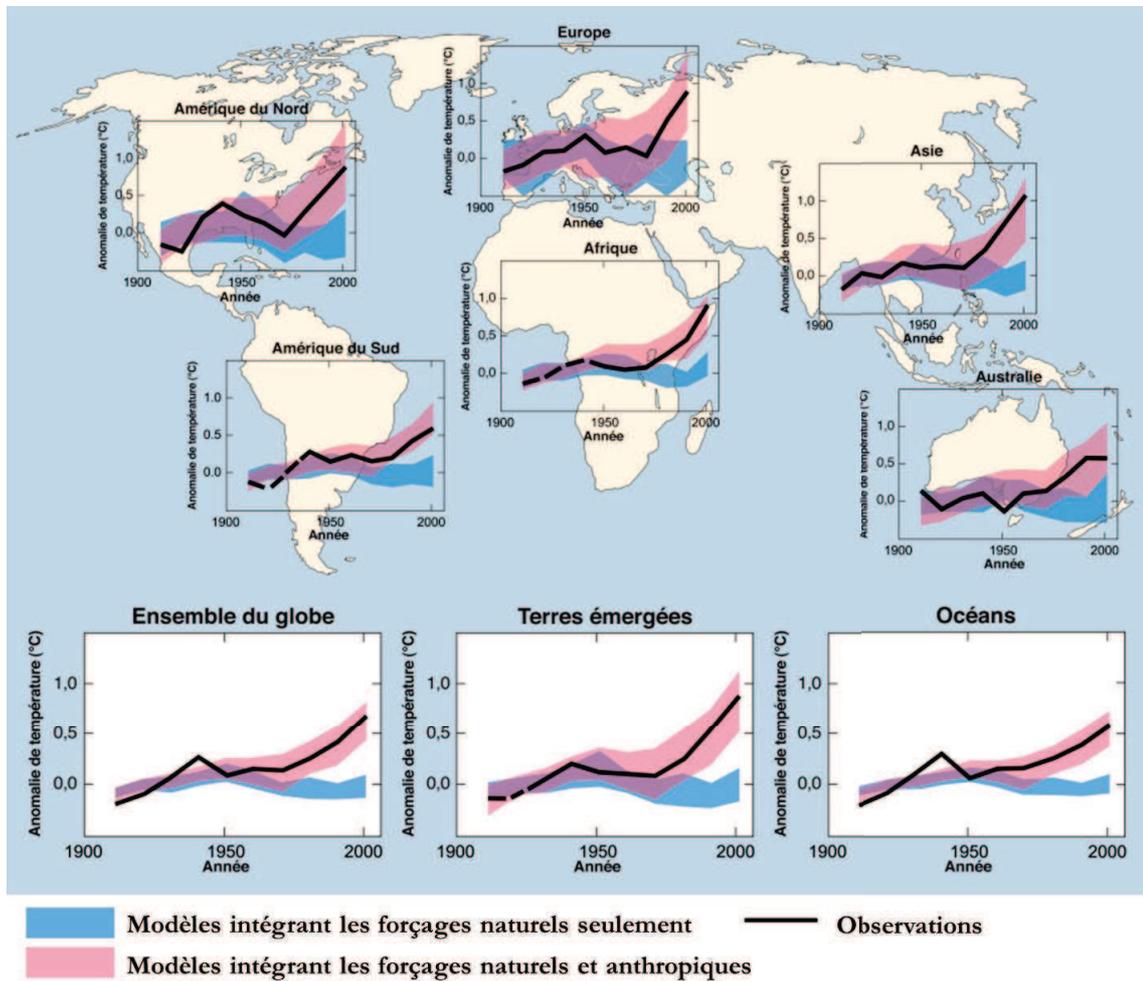


Figure I.2 : Comparaison des variations de la température en surface observées à l'échelle du globe et des continents avec les résultats simulés par des modèles climatiques intégrant les forçages naturels seulement ou les forçages naturels et anthropiques. Les moyennes décennales des observations effectuées de 1906 à 2005 (ligne en noir) sont reportées au milieu de chaque décennie en comparaison de la moyenne correspondante pour la période 1901-1950. Les lignes en pointillé signalent une couverture spatiale inférieure à 50 %. Les bandes ombrées en bleu indiquent l'intervalle de confiance à 95 % de 19 simulations issues de 5 modèles climatiques qui ne considèrent que les forçages naturels produits par l'activité solaire et volcanique. Les bandes ombrées en rouge représentent l'intervalle de confiance à 95 % de 58 simulations obtenues avec 14 modèles climatiques tenant compte des forçages naturels et anthropiques. (Source: GIEC, 2007).

I.1.1.2.1 Fragmentation et isolation des habitats

Les conséquences négatives liées à l'occupation des espaces naturels par l'Homme sont de plus en plus importantes, et ne se limitent pas à la **destruction des habitats** : elles ont aussi pour effet de **fragmenter et d'isoler les écosystèmes**, ce qui ne fait qu'anticiper leur disparition. La fragmentation de l'habitat modifie celui-ci par la séparation spatiale d'unités de cet habitat à partir d'un état antérieur qui avait une plus grande continuité spatiale. Ce phénomène peut intervenir naturellement (Haffer & Prance, 2001), mais est principalement causé aujourd'hui par la conversion de l'utilisation des terres par l'Homme (Quinn & Harrison, 1988 ; Fahrig, 2003).

Il peut s'agir d'urbanisation, mais aussi d'implantation d'équipements logistiques, tels que des axes routiers par exemple, qui vont faciliter l'accès à des milieux jusque-là restés sauvages. La fragmentation et l'isolation des habitats seraient parmi les causes majeures de perte de biodiversité (Quinn & Harrison, 1988 ; Wilson, 1992 ; Fahrig, 2003). On peut citer à titre d'exemple la diminution de 16 % des forêts tropicales de feuillus humides au Brésil entre 1981 et 1990 (O'Brien, 2000 ; Cotton & Pielke, 2007). Ces forêts représentent une des plus grande étendue mondiale de forêts tropicale sur le globe, et la construction de routes aboutit peu à peu à la dégradation de la biodiversité qui s'y trouve. Outre leur rôle de réservoirs sources-puits de carbone, les forêts tropicales fournissent des services considérables aux écosystèmes, parce qu'elles vont influencer directement et indirectement le climat, en maintenant l'humidité du sol élevée ou en réduisant la pénétration de la lumière du soleil (Cotton & Pielke, 2007 ; Warren *et al.*, 2011). Un tel environnement maintient donc la productivité des écosystèmes tropicaux et aide à maintenir l'importante biodiversité des forêts tropicales.

I.1.1.2.2 Destruction des habitats

La destruction d'un habitat est définie comme l'élimination complète d'un écosystème localisé conduisant à une perte totale de ses anciennes fonctions biologiques. En Europe, on peut citer comme exemple le drainage et la restructuration foncière (ou remembrement) des zones humides, la destruction de forêts converties en zones d'habitations ou en champs agricoles (Dodd & Smith, 2003), ou l'aménagement des estuaires ayant contribué à la transformation du littoral, ce phénomène n'ayant cessé de s'accélérer au cours des 150 à 300 dernières années (Lotze *et al.*, 2006). L'impact de l'Homme sur ces écosystèmes littoraux a eu pour conséquence la diminution de plus de 90 % des espèces jadis considérées comme importantes, la destruction de plus de 65 % des habitats en herbiers et des zones humides, la dégradation de la qualité de l'eau, et l'accélération de l'invasion de nouvelles espèces (Lotze *et al.*, 2006). Toutes ces perturbations, qu'il s'agisse de déforestation, de désertification, de mise en place de cultures et d'urbanisation, vont avoir des conséquences directes sur les communautés animales et végétales de ces espaces, notamment à travers la perte d'habitats et de leur qualité (Chapman & Lambert, 2000 ; Dodd & Smith, 2003 ; Lotze *et al.*, 2006 ; Cotton & Pielke, 2007). **Ainsi la plus grande partie des espèces menacées aujourd'hui est mise en danger par la dégradation et la destruction de leurs habitats** (Pimm & Raven, 2000; Brooks *et al.*, 2002).

Le rétablissement des écosystèmes partiellement ou totalement détruits est fonction du niveau de biomasse existant avant la perturbation, des caractéristiques de la couverture au sol, de la densité et de la structure des communautés. En milieu forestier, le temps nécessaire pour revenir à la situation originelle (climax), dépendant bien-sûr de la nature et de la sévérité de l'impact, est généralement tellement lent que ces écosystèmes devraient prendre entre 50 et 300 années pour se rétablir, si l'on ne tient compte que de la couverture et de la biomasse végétale (Lovich & Bainbridge, 1999). Le rétablissement complet d'un écosystème pourrait nécessiter plus de 3000 ans (Wilson, 1992 ; Lovich & Bainbridge, 1999).

I.1.1.3 Impacts sur les ressources

Bien que la notion de changement global inclus les changements climatiques et d'occupation du sol, elle intègre également la notion de changement dans la disponibilité des ressources. Nous traiterons ici des ressources naturelles qui peuvent être surexploitées et des nouvelles ressources créées par l'Homme, chacune pouvant avoir un impact sur les écosystèmes et leurs communautés.

I.1.1.3.1 Des ressources surexploitées

De tout temps, l'Homme a exercé une pression sur son environnement par l'exploitation et la prédation de certaines espèces. Cependant, au cours des dernières décennies, l'amplification des besoins de consommation, de confort, et les progrès technologiques ont accéléré ses prélèvements sur son environnement naturel. L'Homme, au-delà de la notion de l'exploitation vitale pour sa survie, surexploite son milieu de par ses besoins de plus en plus grands en matières premières, pour se chauffer, pour se nourrir, pour s'éclairer, etc. Ce phénomène constitue une composante importante des changements globaux. L'intensification des méthodes de production pour les besoins en alimentation, l'augmentation de l'utilisation de l'irrigation (Cotton & Pielke, 2007), la surexploitation des forêts pour le bois (Wilson, 1992 ; Cotton & Pielke, 2007), la surexploitation des océans (Pitcher, 2001 ; Frank *et al.*, 2005 ; Steneck, 2012) et des milieux terrestres par la pêche et la chasse (Lorrilliere *et al.*, 2010) sont des exemples de ce qui a occasionné des diminutions dans les ressources naturelles et des changements dans les fonctions des écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment MEA, 2005). Les prélèvements excessifs de l'Homme dans les ressources naturelles ne permettent pas aux écosystèmes de se restaurer, ce qui compromet la durabilité de ces ressources, modifie le fonctionnement des écosystèmes et affecte de manière locale ou globale tous les êtres vivants et donc la biodiversité (Sanderson *et al.*, 2002 ; Rosenzweig *et al.*, 2007).

I.1.1.3.2 De nouvelles ressources

Le développement mondial stimule la demande en produits naturels et industriels, mais la demande excède dans de nombreux cas l'utilisation. Il en résulte un gaspillage et des rejets de déchets de plus en plus grandissants qui vont influencer le fonctionnement des écosystèmes (Liu *et al.*, 2003 ; MEA, 2005 ; GIEC, 2007). Dans certains cas ces rejets vont constituer de nouvelles ressources et être des déterminants fondamentaux du développement de certaines populations pour des espèces aussi bien indigènes qu'exogènes. Par exemple, en presque 50 ans l'Homme a triplé ses rejets d'azote sur les

Chapitre I. Introduction générale

continents (Liu *et al.*, 2003). Ces flux excessifs contribuent à l'eutrophisation des écosystèmes d'eau douce et marins côtiers, et à l'acidification des écosystèmes d'eau douce et terrestres (avec des implications pour la biodiversité dans ces écosystèmes).

Directement lié à son développement et à sa propre croissance, l'Homme génère un excédent de déchets (Liu *et al.*, 2003) qu'il ne recycle pas. A défaut d'être recyclés, ils vont être stockés, brûlés, enfouis sous terre, déversés en mer, ou déposés sur la terre (Liu *et al.*, 2003). Entre les années 1985 et 2000, l'Homme a massivement accumulé ses déchets dans des décharges à ciel ouvert (Liu *et al.*, 2003). Ces sites, outre les pollutions potentielles qu'ils peuvent occasionner, sont généralement très attractifs pour de nombreux animaux tels que des rongeurs ou des insectes comme source de nourriture. Certains oiseaux (laridés) sont particulièrement attirés par ces décharges et y trouvent une source de nourriture très profitable qui a contribué au succès de certaines populations (Tortosa *et al.*, 2002 ; Moulaï, 2007).

L'accroissement des activités agricoles a également favorisé certaines espèces via une disponibilité alimentaire accrue. Les individus de plusieurs espèces d'oiseaux se concentrent dans les zones agricoles à certains stades de leur cycle annuel parce qu'ils en retirent des avantages tels qu'une nourriture abondante ou de bonnes conditions pour la reproduction. Le pigeon ramier *Columba palumbus* et la tourterelle turque *Streptopelia decaocto* sont des exemples d'espèces qui viennent se nourrir en masse sur les zones agricoles céréalières en période de reproduction en Europe (Szabolcs, 2004). De la même façon, les populations de sangliers *Sus scrofa*, en pleine expansion, génèrent d'important dégâts sur les zones agricoles où ils viennent se nourrir (Gaillard, 1991 ; Baudet *et al.*, 2004).

Enfin, les espèces exogènes ne cessent de se propager en raison d'introductions accidentelles liées à l'intensification des échanges commerciaux. Les conséquences de ces introductions pour les espèces indigènes et les écosystèmes peuvent être extrêmement néfastes dans certains cas (Pysek *et al.*, 2003 ; MEA, 2005 ; Leadley *et al.*, 2010), mais elles peuvent aussi constituer une nouvelle ressource alimentaire pour des espèces autochtones (Barbraud & Barbraud, 1997 ; Barbraud *et al.*, 2002, 2003 ; Damien & Gallicé, 2009).

Les changements en disponibilité de ressources peuvent interagir avec les changements climatiques et d'occupation de l'espace avec des effets de synergie (Pyke, 2004). Les changements climatiques et les changements d'usage des sols sont en effet très étroitement liés (Travis, 2003 ; Pyke, 2004). D'un côté, les changements climatiques peuvent entraîner des modifications dans la gestion du sol, d'un autre côté, l'intensification de l'agriculture et des pollutions associées, l'augmentation de l'urbanisation et le développement industriel peuvent impacter le climat.

La surexploitation des ressources naturelles et les changements d'occupation des sols sont également étroitement associés dans les cas de l'accélération de la déforestation et de l'intensification de l'agriculture, ou encore les changements d'habitats peuvent entraîner l'augmentation du nombre d'espèces envahissantes (Marvier *et al.*, 2004). Il est donc parfois difficile de dissocier la part relative des effets de ces différents changements sur le fonctionnement des écosystèmes et sur la biodiversité.

I.1.2 Des milieux à la sensibilité contrastée

I.1.2.1 A l'échelle du globe

L'impact des changements globaux n'est pas uniforme sur l'ensemble des écosystèmes de la planète (Figure I.3 ; Vitousek *et al.*, 1997 ; Sanderson *et al.*, 2002,; MEA, 2005 ; GIEC, 2007).

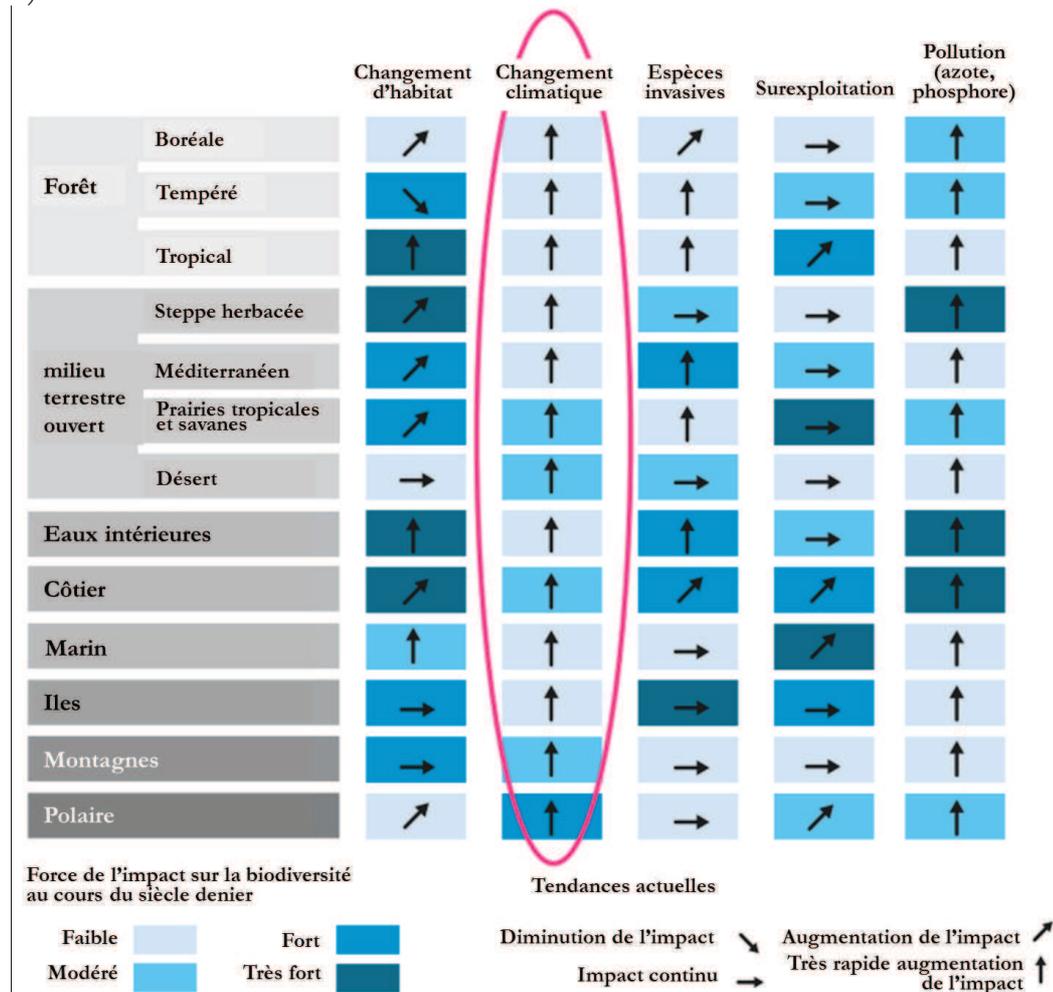


Figure I.3: Impacts et tendances actuels des différents facteurs de changements sur les principaux écosystèmes mondiaux. L'intensité de la couleur des cases indique l'importance de l'impact de chaque facteur de changements sur chaque type d'écosystème au cours des dernières 50-100 années. Les flèches indiquent la tendance de l'impact (décroissant, stable ou croissant). Cette figure est basée sur l'opinion d'experts et l'analyse des facteurs de changements des différents chapitres du rapport d'évaluation du Millennium Ecosystem Assessment (MEA, 2005). La figure présente les impacts et les tendances mondiales qui peuvent être différentes de celles dans des régions spécifiques.

Parmi les principaux facteurs des changements globaux considérés, l'étude du MEA (MEA, 2005) constate qu'environ 24 % des systèmes terrestres ont déjà été transformés en terres cultivées, et que **d'ici 2050, 10 à 20 % des prairies et des forêts devraient être converties en terres agricoles**, principalement dans les pays à faibles revenus et dans les régions arides. L'évolution globale du climat ne fera qu'empirer une situation écologique

déjà très précaire et un équilibre fragile (MEA, Leadley *et al.*, 2010). En effet, les impacts du changement climatique sont indiqués comme actuellement faibles à modérés (**Figure I.3**) - excepté dans les régions polaires où ils sont déjà perceptibles - cependant, ils devraient croître dans les 50 prochaines années, notamment avec un réchauffement climatique qui atteindrait au minimum 2°C (MEA, 2005 ; GIEC, 2007 ; Leadley *et al.*, 2010).

Tous les écosystèmes sont donc touchés et impactés par ces changements. Les zones humides, par leur rôle de zone de transition et leur richesse biologique, sont des milieux qui vont d'autant plus être sensibles au changement global.

I.1.2.2 Le cas des zones humides

Les zones humides, en tant qu'écotones, forment des zones de jonction entre deux systèmes écologiques adjacents. Ils ont des caractéristiques définies selon des échelles de temps et d'espace variées, et sont définis par la force de l'interaction entre les écosystèmes adjacents (Holland, 1988). La variation progressive des différents paramètres (hydrologie, pédologie, température, couverture végétale, etc.) à la limite de ces écosystèmes va produire un mélange d'habitats que les organismes des communautés voisines vont venir coloniser, ainsi que d'autres espèces propres au milieu de transition (Kark & Van Rensburg, 2006). Ces milieux peuvent être naturels ou façonnés par l'Homme. **Ce sont des milieux très riches en biodiversité, considérés comme les écosystèmes les plus sensibles et les plus instables** (Holland, 1988 ; Kamel, 2003). Par conséquent, ils sont aussi très vulnérables. Ces zones de transitions peuvent être une zone d'estuaire entre l'écosystème marin, l'écosystème fluvial et terrestre, ou encore une lisière entre une forêt et une prairie. Les mangroves, les tourbières sont aussi des zones de transitions entre la terre et l'eau tout comme l'ensemble des zones humides, qu'il s'agisse de marais maritimes, marais salants, prairies humides, marais continentaux.

Les zones humides jouent un rôle écologique, économique et culturel important dans les sociétés du monde entier. Elles sont caractérisées par une hydrologie au sol et une végétation particulière, et jouent ainsi, par leurs différentes fonctions, un rôle primordial dans la régulation et l'épuration de la ressource en eau, ainsi que dans la prévention des crues (Bernard, 1994). Les zones humides, réparties des zones tropicales aux régions arctiques (**Figure I.4**), représentent une énorme diversité et fournissent donc un habitat riche et diversifié à la faune et à la flore.

En dépit de fortes variations intra- et interannuelles d'origine naturelle, la pression démographique humaine a également joué un rôle majeur à l'échelle du globe dans l'assèchement des marais par l'urbanisation et par l'augmentation des prélèvements d'eau dans les zones humides (Prigent *et al.*, 2012). Ainsi **en 15 ans, l'étendue des zones humides a diminué de 6 % sur l'ensemble du globe.** Cette diminution a surtout touché les régions tropicales et subtropicales, ainsi que les régions qui ont connu les plus importantes augmentations de population ces dernières décennies (Prigent *et al.*, 2012). Bien qu'elles couvrent moins de 5% des terres émergées sur l'ensemble du globe (**Figure I.4**), les zones humides jouent un rôle essentiel dans les activités humaines, le climat, le cycle de l'eau et la biodiversité. Ces régions, en plus de produire un tiers du méthane atmosphérique (l'un des principaux gaz à effet de serre), influencent les échanges d'eau

douce de la terre vers la mer et modifient la météorologie locale en amplifiant l'évaporation (Prigent *et al.*, 2012).

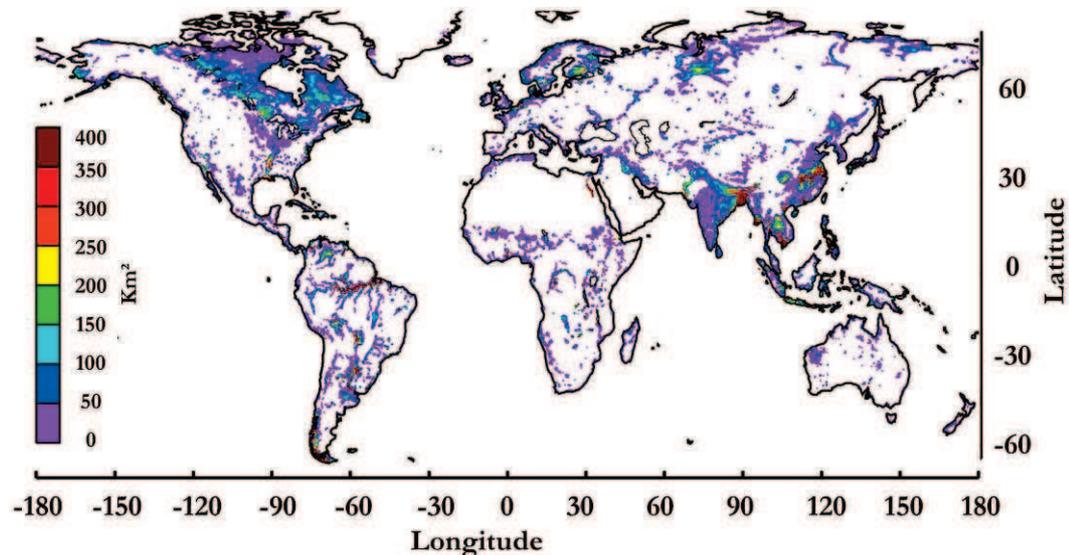


Figure I.4 : Etendue des surfaces inondées, en moyenne sur l'année, estimée par satellites, entre 1993 et 2007 (les surfaces sont exprimées en km² ; chaque pixel couvre 773km²). Source : Fabrice Papa. (Prigent *et al.*, 2012).

Depuis les 30 dernières années, en France, en Europe et dans le monde, c'est la moitié de ce patrimoine naturel exceptionnel qui a été affecté par les activités humaines et le changement global (d'après le rapport d'évaluation sur les politiques publiques en matière de zones humides publié par le Préfet Paul Bernard en 1994). La préservation des zones humides représente donc des enjeux environnementaux, économiques et sociaux importants. Suite à une prise de conscience grandissante, la convention de Ramsar a été mise en place (traité international adopté en 1971 et entré en vigueur en 1975). Entrée en vigueur en 1986 en France, cette convention a pour objectif la conservation et la gestion rationnelle des zones humides et de leurs ressources (*Secrétariat de la Convention de Ramsar, 2006*). Afin de bien protéger ces milieux, il a donc été nécessaire de définir les zones humides. Selon la convention de Ramsar, il s'agit d'« Étendues , exploitées ou non, de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas 6m ». En France, une des composantes des zones humides la plus menacée est la prairie humide (**Figure I.5**).

Les marais charentais font partie des zones humides dont les prairies **ont subi** une régression notable marquée par **des pertes de superficies importantes (entre 10 et 50%, voire plus de 50% des superficies présentes en 1990)** et par **une très forte dégradation de leur état** (Ximenès *et al.*, 2007). Cette destruction ou dégradation des zones humides se poursuit encore aujourd'hui (Ximenès *et al.*, 2007). Par conséquent, comprendre comment le changement global affecte ces écosystèmes et les populations qui y sont inféodées est essentiel pour prédire et limiter les conséquences de ce phénomène sur ces écotones.

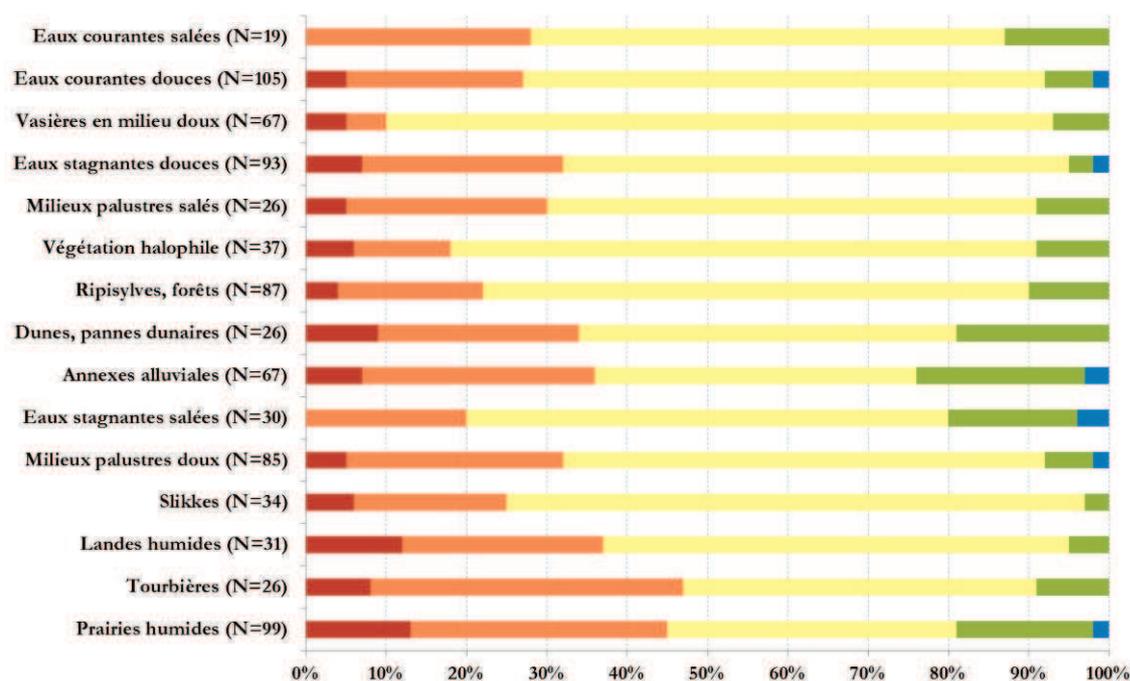


Figure 1.5 : Evolution de l'état de conservation des zones humides naturelles (des 112 zones de l'Observatoire National des Zones Humides, ONZH, hors cas d'évolution inconnue) en France entre 1990 et 2000 (rouge : fortement dégradé, orange : dégradé, jaune : menacé, vert : en bon état et bleu : pas modifié). N = nombre de zones où le milieu a été identifié. Source : Ximènes et al., 2007.

I.1.3 Prédire les changements environnementaux futurs

Nous l'avons vu, les événements climatiques du passé ont modifié les systèmes océaniques et terrestres en transformant l'ensemble des paysages planétaires et en modifiant les conditions d'existence des êtres vivants. Avec le changement global actuel, les systèmes se modifient à nouveau mais le rythme des perturbations s'accélère (MEA, 2005). Quelles seront les conséquences biologiques de ces changements ? Comment peuvent-ils évoluer selon le rythme des perturbations ? Enfin, peut-on anticiper les impacts sur les populations et les écosystèmes, en particulier dans les régions les plus sensibles (milieux polaires, îles, régions côtières de plus en plus urbanisées, zones humides) ?

Prévoir l'évolution du climat des prochains siècles est une tâche extrêmement difficile compte tenu des incertitudes scientifiques concernant la compréhension du climat, l'évolution de la population mondiale et ses orientations socio-économiques (Bard, 2003). Selon les différentes voies possibles de développement que l'Homme choisira, différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre ont été envisagés dans le cadre du GIEC (GIEC, 2007) de manière à prédire l'évolution du climat d'ici à 2100. Ces scénarios (40 au total) sont classés, du plus pessimiste au plus favorable, en 4 familles (A1, A2, B1 et B2) qui simulent les différentes voies du développement mondial en fonction d'un large éventail de

facteurs démographiques, économiques et technologiques ainsi que des émissions de gaz à effet de serre qui en résultent (**Encadré I.1** ; Nakikicenovic *et al.*, 2000). A partir de ces scénarios, plusieurs modèles climatiques ont été développés afin de prévoir le climat du siècle à venir. La plupart des modèles climatiques actuels établis par les climatologues, convergent vers une augmentation probable de la température globale de 2 à 4,5°C à l'échelle des 100 prochaines années, une accentuation de la disparité régionale des précipitations, une augmentation de la fréquence des événements extrêmes et une acidification croissante des océans (**Figure I.6**) (Meehl *et al.*, 2007).

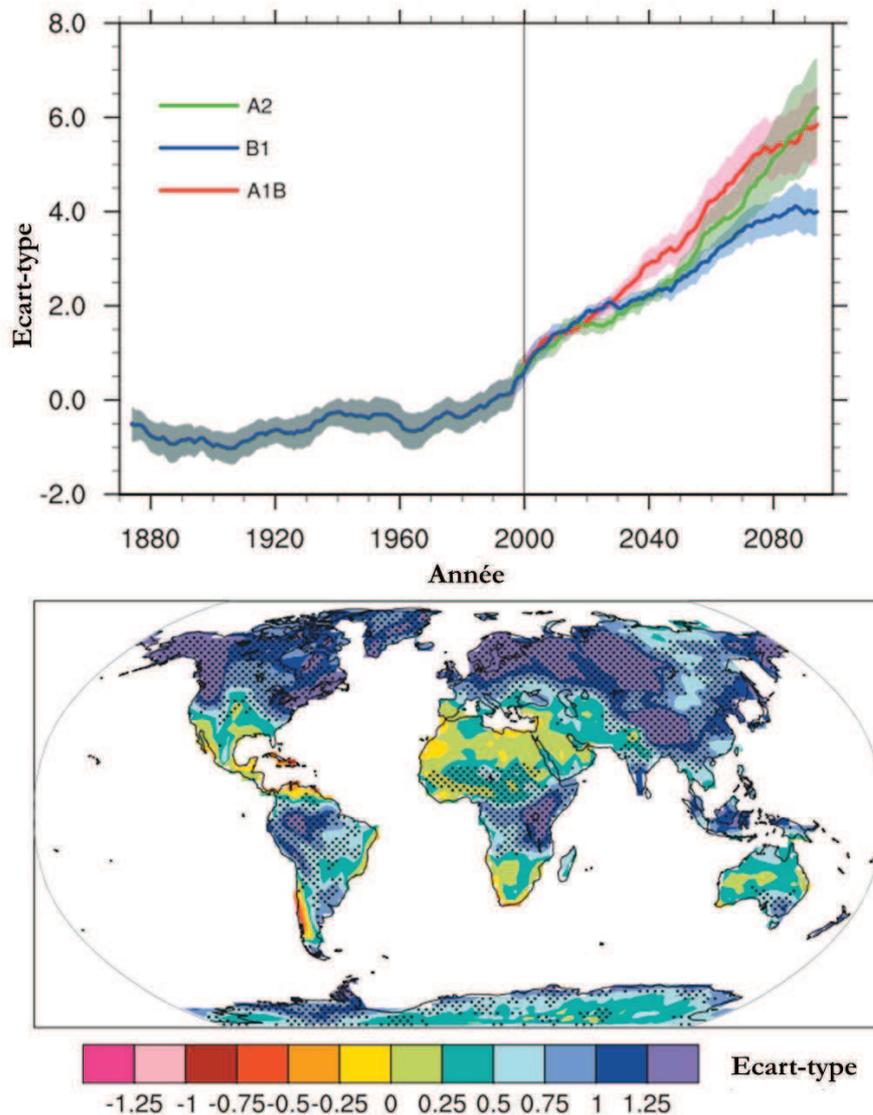


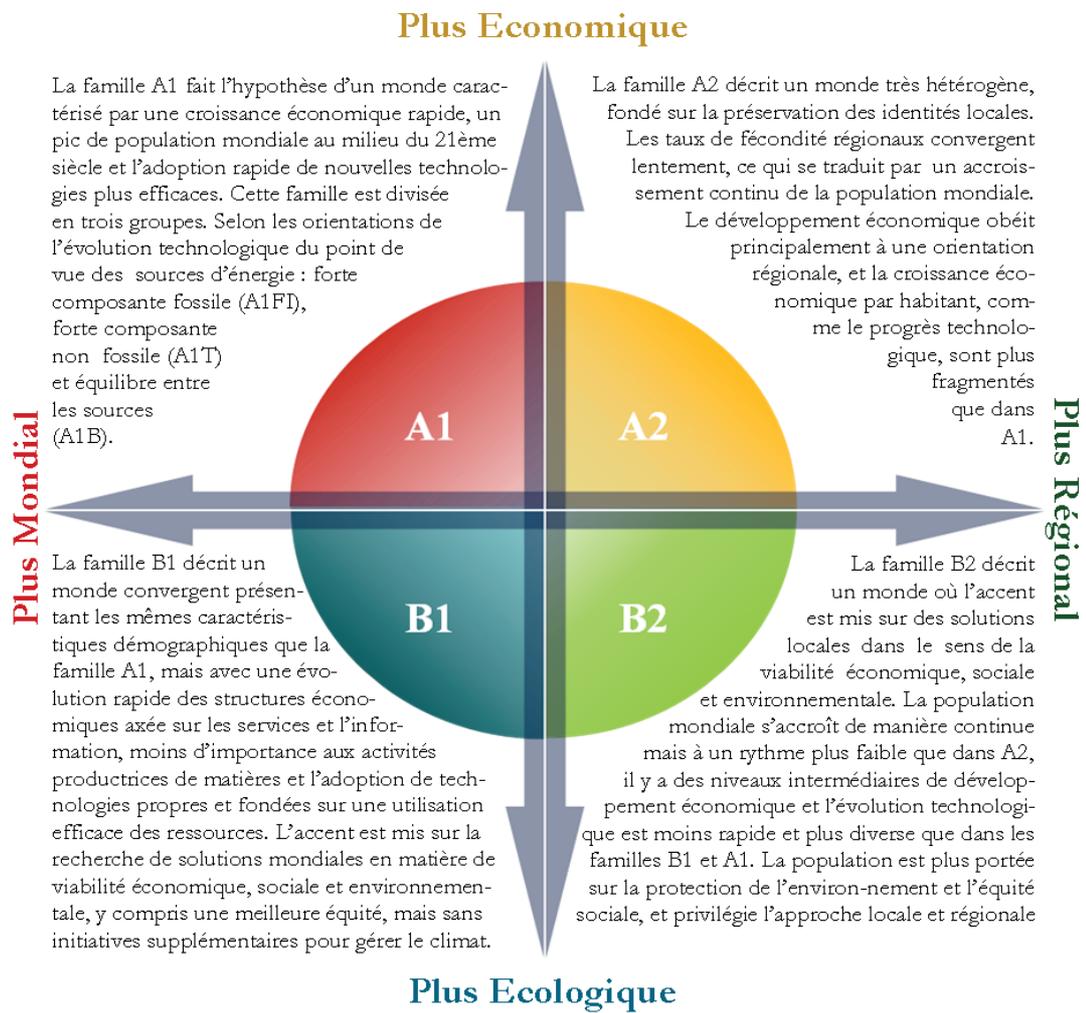
Figure I.6: Schéma montrant les changements dans les événements extrêmes avec le cas (en haut) de l'évolution globale de l'intensité des précipitations (moyenne annuelle des précipitations divisée par le nombre de jours de pluie) pour différents scénarios proposés par l'IPCC, et (en bas) les changements dans la répartition spatiale de l'intensité des précipitations simulée pour la fin du 21^{ème} siècle (2080-2099) pour le scénario A1B. Toutes les températures sont exprimées en valeur relative par rapport à la période 1980-1999. (source : GIEC, 2007).

Les modèles climatiques (**Figure I.2 et I.6**) permettent de percevoir la variabilité spatiale des changements globaux à une échelle continentale ou régionale. A ces échelles, il est possible d'observer une hétérogénéité latitudinale, longitudinale, altitudinale, ainsi qu'entre continents et océans. La prise en compte de cette variabilité spatiale est cruciale non seulement dans l'évaluation des changements globaux, mais aussi dans leurs impacts sur les systèmes naturels. L'impact des changements globaux sur les écosystèmes et plus particulièrement sur les espèces sera donc différent selon leur position géographique. Les changements globaux sont souvent assimilés (par la notion de changements climatiques) à une simple augmentation de température et à une diminution des précipitations. Il s'agit en fait de combinaisons complexes entre des éléments du climat, la topographie du sol, sa couverture et de sa géologie, qui sont susceptibles d'être modifiés et donc d'influencer la distribution des organismes. Identifier et comprendre les réponses des organismes et des populations aux changements globaux est essentiel pour pouvoir appréhender leur capacité d'adaptation au changement, pour modéliser les changements dans la biodiversité, et pour prédire son état futur.

Encadré 1 - Scénarios de l'IPCC d'émission de gaz à effet de serre

Un scénario est une description plausible et souvent simplifiée de la façon dont va se dérouler le futur, fondé sur un ensemble cohérent d'hypothèses de travail sur le développement de la société et ses implications concernant le climat.

A2 et B2 décrivent des évolutions très contrastées, et sont une référence pour opposer des évolutions plus fortes ou plus faibles du climat. Ils se distinguent d'A1 et B1 par une globalisation moins forte de l'économie.



Source : schéma refait, basé sur les informations de Nakicenovic et al., 2000.

I.2 Impact des changements globaux sur les populations et les espèces

Au cours des dernières années, de nombreuses études ont étudié les effets du changement climatique et des activités anthropiques sur les populations, les communautés, et le devenir de la biodiversité (Vitousek *et al.*, 1997 ; Hughes, 2000 ; Sanderson *et al.*, 2002 ; Parmesan, 2006 ; Kearney & Porter, 2009 ; Bellard *et al.*, 2012). Les multiples composants de ces changements devraient toucher tous les niveaux de biodiversité, de l'organisme au biome (Parmesan, 2006 ; Bellard *et al.*, 2012). Cependant, mettre en évidence les relations de cause à effet entre le changement global et les récents bouleversements dans les différents niveaux d'organisation biologique n'est pas aisé, d'autant plus que les données biologiques à très long terme sont encore rares, et que les mécanismes de réponse des populations aux fluctuations de l'environnement sont complexes (Parmesan & Yohe, 2003). **La plupart des études qui visent à évaluer l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes reposent sur des approches corrélatives.** Pourtant, les liens mécanistes sous-jacents sont fondamentaux pour expliquer les réponses des écosystèmes (Kearney & Porter, 2009). L'action simultanée du climat et des activités anthropiques sur les populations complique l'interprétation des réponses. En effet, chaque espèce s'est adaptée au cours de l'évolution à une combinaison particulière des paramètres du milieu (climatique, habitat, alimentaire, ...) qui définissent sa niche écologique (*sensu* Hutchinson, 1957, *cf.* I.3). Quand ces conditions changent durablement, les individus, les populations ou les espèces doivent s'y adapter pour se maintenir et persister (**Figure I.7**).

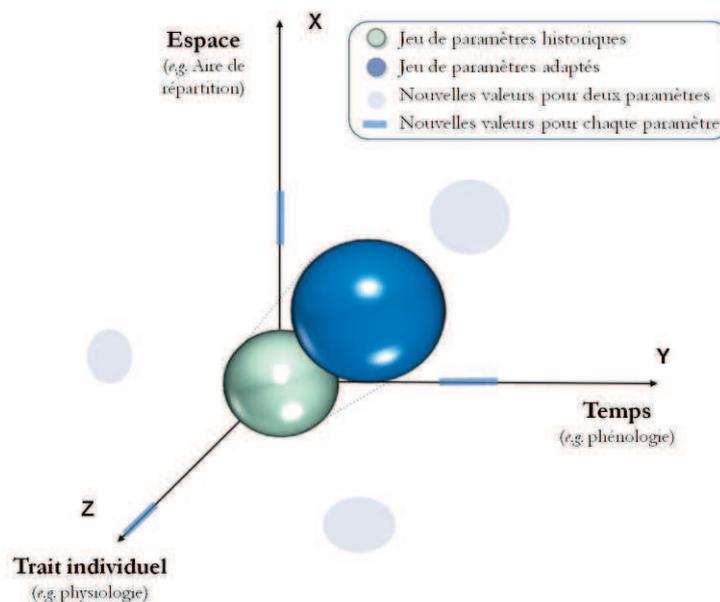


Figure I.7 : Représentation des trois directions de réponses au changement global au travers la plasticité phénotypique ou les réponses évolutives : déplacement dans l'espace X (dispersion, ou changement de distribution), changement des traits d'histoire de vie dans le temps Y (ajustement des événements du cycle de vie pour faire face aux nouvelles conditions environnementales, y compris la phénologie), ou changement dans les traits fonctionnelles d'histoire de la vie Z, dans leur physiologie pour faire face aux nouvelles conditions environnementales. Les espèces peuvent s'adapter au changement global en se déplaçant le long d'un ou plusieurs de ces trois axes. (Source : Bellard *et al.*, 2012).

Pour persister à ces pressions de sélection liées aux changements globaux, les individus, les populations ou les espèces doivent produire des réponses adaptatives qui peuvent être de plusieurs types (Hughes, 2000 ; Stenseth *et al.*, 2002 ; Root *et al.*, 2003 ; Walther *et al.*, 2005 ; Parmesan, 2006 ; Bellard *et al.*, 2012) que l'on peut regrouper dans deux grandes catégories de mécanismes : la plasticité phénotypique et la microévolution.

I.2.1 Mécanismes adaptatifs à l'origine des réponses aux changements : plasticité phénotypique et microévolution

Une des questions cruciales sur les effets écologiques du changement global, est de savoir si oui ou non les espèces seront en mesure de s'adapter assez rapidement pour suivre le rythme de l'évolution des différents forçages (Lavergne *et al.*, 2010 ; Salamin *et al.*, 2010). Quel que soit le type de réponses adaptatives, les mécanismes sous-jacents sont soit dus à la microévolution - c'est-à-dire que des espèces peuvent génétiquement s'adapter aux nouvelles conditions au travers de mutations ou de la sélection de génotypes existants - (Salamin *et al.*, 2010), soit elles sont dues à la plasticité phénotypique, qui fournit un moyen de réponse à très court terme, au cours de la durée de vie de l'individu (Charmantier *et al.*, 2008). Il peut s'agir par exemple de variations intra-spécifiques dans les traits morphologiques, physiologiques ou comportementaux, qui peuvent avoir lieu à différentes échelles de temps dans une certaine gamme de l'espace des populations (Chevin *et al.*, 2010). Différentes études révèlent que la part de la plasticité dans la réponse à des changements environnementaux est souvent plus importante que celle due à la génétique (Réale *et al.*, 2003 ; Berteaux, 2004 ; Parmesan, 2006 ; Bellard *et al.*, 2012). Les soutiens empiriques à une réponse microévolutive existent, mais sont peu probables et ne sont que peu documentés. Ils concerneraient principalement des invertébrés et des vertébrés peu longévifs (Bradshaw & Holzapfel, 2001 ; Balanyá *et al.*, 2006 ; Bearhop *et al.*, 2005), alors que les soutiens empiriques à une réponse plastique sont attendus et ont déjà été démontrés, principalement chez les vertébrés (Nussey *et al.*, 2005 ; Brommer *et al.*, 2008 ; Charmantier *et al.*, 2008). Dans certains cas, l'adaptation des espèces peut être très rapide (Lavergne *et al.*, 2010) ; c'est le cas des espèces introduites, pour lesquelles la sélection, axée sur les changements phénotypiques, peut renforcer leur potentiel invasif (Phillips, 2009 ; Walther *et al.*, 2009). Des expériences récentes montrent qu'une évolution rapide au travers de mutation et de sélection pourrait permettre à des espèces aux cycles de vie rapides de s'adapter durablement et rapidement aux changements environnementaux (Bell & Gonzalez, 2009). Le changement climatique pourrait accélérer le rythme d'évolution de certaines espèces, mais cela ne garantit pas que les populations menacées puissent faire face aux changements sur le long terme (Husby *et al.*, 2011).

I.2.2 Réponses adaptatives aux changements globaux

Quels que soient les mécanismes impliqués dans la réponse au changement global, les traits d'histoire de vie des espèces sont susceptibles de changer, et des changements ont déjà été observés selon plusieurs dimensions de la niche écologique des certaines espèces. Ici, comme représenté par *Bellard et al.* (2012), nous expliquons les changements observés selon trois axes distincts non-exclusifs (**Figure I.7** ; X correspondant au changement dans l'espace, Y dans le temps, et Z à des changements dans les « traits propres » des espèces).

I.2.2.1 Les changements de distribution des espèces

Les aires de distribution des végétaux et des animaux dépendent des limites de tolérance des espèces aux conditions de l'environnement dans l'espace fréquenté. On peut donc s'attendre globalement à un déplacement important des aires de distribution géographique des espèces (Axe X, **Figure I.7**, *Bellard et al.*, (2012) sous l'influence du changement global. Les changements dans l'espace se font habituellement par la dispersion, mais peuvent également se faire via des déplacements vers un habitat différent localement, ou au niveau du micro-habitat. L'une des réponses les mieux documentées concerne le changement dans l'espace des espèces suivant les conditions climatiques qui leurs sont favorables à l'échelle régionale. Ainsi, des changements au niveau latitudinal et altitudinal ont déjà été observés dans plus de 1000 espèces, en particulier chez des espèces qui ont des capacités de dispersion élevées, comme les oiseaux, les insectes et les invertébrés marins (*Parmesan*, 2006), ce qui conduit à une réduction de la taille des aires de répartition des espèces, en particulier les espèces polaires et montagneuses (*Forero-Medina et al.*, 2011). Plusieurs études ont documenté, des glissements d'aires de distribution vers les pôles comme pour des arbustes en Alaska (*Sturm et al.*, 2001 ; *Walther et al.*, 2002 ; *Tape et al.*, 2006) ou des espèces de papillons et d'oiseaux (*Parmesan et al.*, 1999 ; *Thomas & Lennon*, 1999 ; *Walther et al.*, 2002 ; *Parmesan & Yohe*, 2003 ; *Hickling et al.*, 2006). A l'échelle des communautés, un déplacement latitudinal a été observé chez des communautés de planctons et de poissons (*Beaugrand & Reid*, 2003 ; *Perry et al.*, 2005 ; *Spencer*, 2008 ; *Cheung et al.*, 2012), ou altitudinal pour de nombreux végétaux (*Wardle & Coleman*, 1992 ; *Grabherr et al.* 1994 ; *Parmesan*, 2006 ; *Harsch et al.*, 2009 ; *Randin et al.*, 2009 ; *Bogaert et al.*, 2011). Cependant, les individus changent leur distribution pour rester dans un quasi-équilibre selon les conditions climatiques auxquelles ils se sont adaptés. Ils ne peuvent pas s'adapter à d'autres variables abiotiques telles que la photopériode ou à de nouvelles interactions biotiques (*Visser*, 2008). Sinon, la microévolution deviendrait nécessaire pour qu'ils puissent persister (*Visser*, 2008).

Végétaux et animaux ont toujours colonisé des espaces plus ou moins éloignés de leurs aires de distribution originelle sous l'effet de variations des conditions climatiques. Cependant, aujourd'hui, cette tendance est accentuée par les activités humaines. Notamment, certaines plantes exotiques ont pu se répandre à partir des cultures dans les jardins (*Dukes & Mooney*, 1999 ; *Walther*, 2002). Le déplacement des Hommes et leurs voyages de plus en plus fréquents ont étendu l'aire de répartition de maladies transmises par des moustiques de diverses régions (*Epstein et al.*, 1998 ; *Walther*, 2002).

I.2 Impact des changements globaux sur les populations et les espèces

Chaque année, de nouvelles espèces introduites sont recensées qui vont potentiellement se répandre à la faveur de nouvelles conditions climatiques (Mooney & Hobbs, 2000 ; Ricciardi, 2007).

I.2.2.2 Les changements de phénologie

Les événements du cycle de la vie des êtres vivants (animaux et végétaux) sont déclenchés par différents facteurs abiotiques, comme par exemple les changements de température. De la même façon, les individus vont répondre au changement global par un changement de phénologie (Axe Y, **Figure I.7**, Bellard *et al.*, 2012). La phénologie correspond à des phénomènes périodiques des différents stades du cycle de la vie (floraison, fructification, coloration ou chute des feuilles pour les végétaux, et migration, reproduction pour les animaux). Parmi les réponses adaptatives au changement global du 20^{ème} siècle, le changement dans la phénologie est l'une des plus répandues (Parmesan & Yohe, 2003 ; Parmesan, 2006 ; Charmantier *et al.*, 2008). Des études effectuées sur un large éventail d'espèces animales végétales révèlent que les phénomènes printaniers sont de plus en plus précoces, en moyenne de 5,1 jours par décennie au cours des 50 dernières années (Root *et al.* 2003). De même, la floraison a progressé de plus de 10 jours par décennie chez certaines espèces (Parmesan, 2006). Chez les oiseaux migrateurs, un grand nombre d'espèces présente une date de retour plus précoce (Lehikoinen & Sparks, 2010) et les pontes sont de plus en plus précoces (Booth *et al.*, 2004 ; Dunn & Winkler, 2010). Les décalages de phénologie sont variables selon les organismes, qu'ils soient terrestres, aquatiques ou marins, et selon les régions considérées (Fitter & Fitter, 2002 ; Sparks & Menzel, 2002 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Menzel *et al.*, 2006). La précocité de la phénologie a surtout été mise en évidence sur des phénomènes printaniers et a été déterminée, la plupart du temps, par les températures de plus en plus chaudes (Walther *et al.*, 2002).

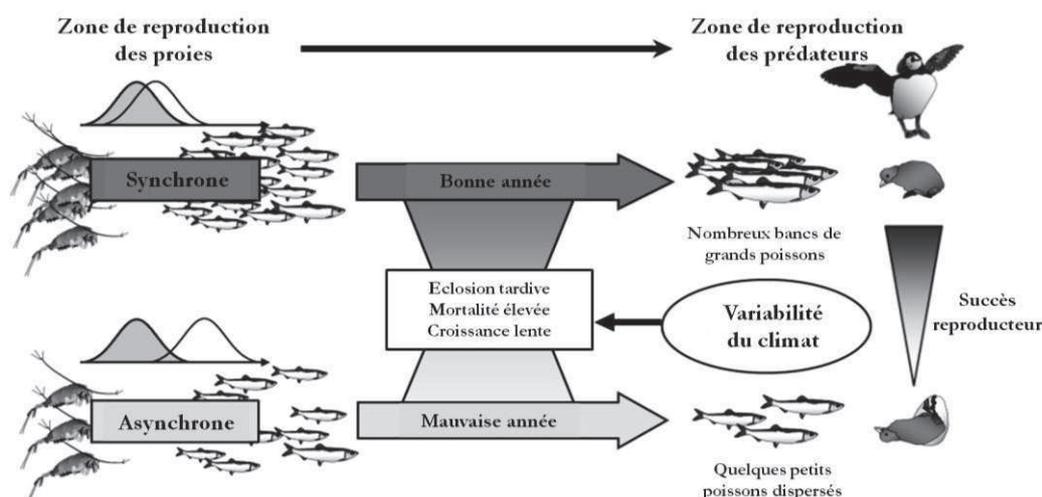


Figure I.8 : Exemple de système en synchronie/asynchronie (match/mismatch). La relation entre le hareng et le plancton suit un schéma match/mismatch. Tandis que la période de reproduction des macareux sur l'île de Røst et celle du hareng correspondent (synchronisation), le plancton peut être un facteur limitant pour la reproduction du hareng dans les zones de frai. Ajouter un niveau trophique peut complexifier le système. En d'autres termes, observer une situation d'asynchronie peut être le résultat d'une autre relation à un niveau trophique inférieur. (Source : Durant *et al.*, 2007).

Ces changements phénologiques peuvent permettre aux espèces de rester en synchronie en fonction du cycle des facteurs abiotiques (**Figure I.8**). Cependant dans certains cas, la variabilité de la réponse phénologique entre des espèces en interactions peut aussi engendrer une augmentation de l'asynchronisme dans les systèmes prédateurs-proies (**Figure I.8**) et dans les systèmes insectes-plantes (hypothèse du match-mismatch ; Cushing, 1990 ; Parmesan, 2006 ; Durant *et al.*, 2007), avec parfois des conséquences négatives sur le taux de croissance des populations pouvant conduire à l'extinction de populations (Both *et al.*, 2006, Ludwig *et al.*, 2006). Ainsi selon les écosystèmes, certaines espèces en interactions vont réagir de manière similaire face aux changements climatiques, c'est-à-dire qu'elles vont maintenir leur synchronie, alors que pour d'autres espèces la perte de synchronie pourra avoir des effets préjudiciables pour leur persistance.

I.2.2.3 Les changements de physiologie

Des changements de « traits propres » des espèces (physiologiques et comportementaux) permettent également aux espèces de s'adapter à de nouvelles conditions environnementales dans un même cadre spatial et temporel, au sein de leur aire de distribution locale. (Axe Z, **Figure I.7**, Bellard *et al.*, 2012). Les espèces peuvent donc se déplacer le long de ce troisième axe par des modifications physiologiques - qui vont permettre de tolérer des conditions environnementales plus chaudes ou plus sèches - ou par des changements de comportement – modification du régime alimentaire ou du budget d'activité et énergétique, par exemple. Bien qu'elles soient souvent moins évidentes que les changements de distribution spatiale ou phénologiques, certaines réponses physiologiques en réponse à des changements environnementaux ont déjà été rapportées (Johansen & Jones, 2011). En particulier, chez de nombreux ectothermes, la locomotion, la croissance, la reproduction et la détermination du sexe sont dépendantes de la température (**Figure I.9** ; Janzen, 1994 ; Tewksbury *et al.*, 2008). Certaines réponses physiologiques aux changements dans les conditions environnementales ont également été rapportées chez quelques endothermes dans la détermination du sexe des juvéniles (Weatherhead, 2005), la mise en place des réserves corporelles (Post *et al.*, 1997) et le développement des défenses immunitaires (Bradley *et al.*, 2005).

Cependant, pour de nombreux traits, les réponses phénotypiques plastiques devraient atteindre une limite physiologique et devraient saturer dans des milieux extrêmes. Par exemple, la taille du corps ou le taux métabolique ne peuvent pas augmenter ou diminuer indéfiniment sous un changement environnemental continu (Chevin *et al.*, 2010). Dans ce cas, une forte sélection est nécessaire pour faire face au changement climatique.

A défaut de s'adapter le long d'un ou plusieurs de ces axes (**Figure I.7**), les populations ou les espèces s'éteindront, de façon locale ou globale. Il existe donc une multitude de réponses possibles pour les espèces pour faire face au changement global. Paradoxalement, relativement peu de taxons se sont éteints avec les changements climatiques majeurs du Quaternaire (Botkin *et al.*, 2007). Toutefois, les réponses de nombreuses populations sont susceptibles d'être insuffisantes face à la vitesse et l'ampleur du changement global actuel. En outre, contrairement à des périodes passées,

I.2 Impact des changements globaux sur les populations et les espèces

les espèces ont maintenant à faire face aux menaces supplémentaires de surexploitation des ressources, de modification de l'utilisation des terres, qui peuvent agir en synergie avec le changement climatique (Pyke, 2004 ; Botkin *et al.*, 2007). Ainsi, le déclin de nombreuses espèces s'accélère sous l'effet du changement global. Le rythme d'extinction actuel serait non seulement entre cent et mille fois supérieur à celui qui a pu être mesuré depuis l'apparition de la vie, mais aussi dix à cent fois plus important que lors des grandes phases d'extinction précédentes (Wilson, 1992 ; Barnosky *et al.*, 2011).

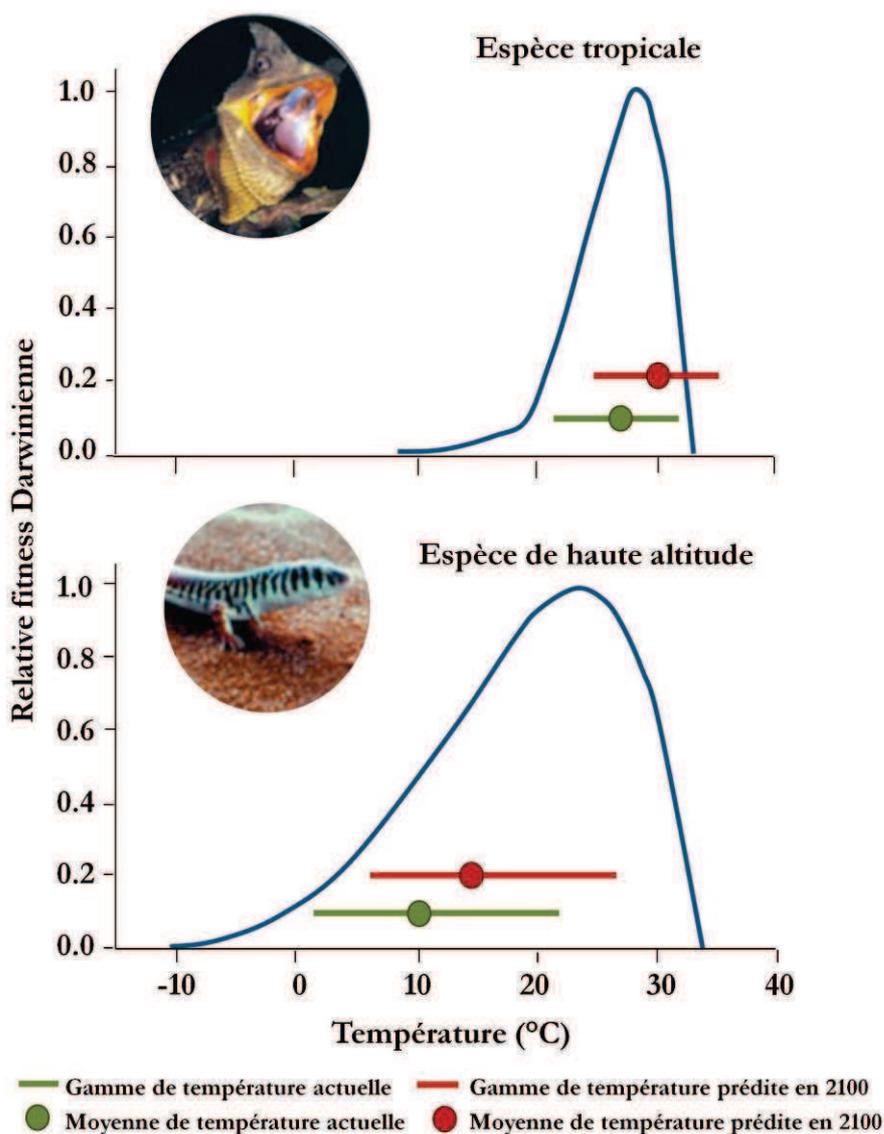


Figure I.9 : Exemple de réponses physiologiques aux changements globaux : survie dans un climat plus chaud. Les données proviennent de diverses ectothermes terrestres et suggèrent que les espèces tropicales, qui vivent dans des climats saisonniers stables, tels que le lézard d'Amazonie *Enyalioides palpebralis* (en haut), ont des tolérances thermiques plus étroites que celles des espèces des hautes latitudes, comme le lézard tempérée *Nucras tessellata* (en bas). Les espèces tropicales vivent aussi sous des climats qui sont plus proches de leurs optima physiologiques. Les premiers (en haut) peuvent donc être très vulnérables au réchauffement climatique, même modeste. Source : *Tenksbury et al., 2008.*

I.2.2.4 Les changements dans l'abondance des populations

Les changements d'abondance des populations sont une des préoccupations majeures aujourd'hui en écologie car directement liés à la crise de la biodiversité. Depuis le début de l'ère industrielle, avec l'altération de la plupart des écosystèmes par l'homme, le nombre d'espèces ou de populations en déclin à l'échelle mondiale est considérable (Ceballos & Ehrlich, 2002 ; Thomas *et al.*, 2004 ; Barnosky *et al.*, 2011 ; Loehle & Eschenbach, 2012). L'abondance étant liée à la capacité des individus à survivre et à se reproduire, tous les facteurs qui influencent la survie ou la reproduction vont faire varier l'abondance de la population et sa dynamique. Les changements globaux affectent le taux de croissance des populations via des modifications de la performance de reproduction (Nussey *et al.*, 2005 ; Weatherhead, 2005), de la probabilité de survie (Grosbois & Thompson, 2005 ; Weatherhead, 2005), ou de dispersion (Thomas *et al.*, 2001). Ces changements vont altérer le fonctionnement et la taille des populations au travers de différents paramètres démographiques [natalité, mortalité, immigration, émigration, composition (sex-ratio, structure d'âge) ; (Brown, 1984], et selon que la population soit à l'équilibre ou non, différents mécanismes de régulation vont opérer (Newton, 1998). Rendre compte de ces processus permet de comprendre les variations de taille des populations d'année en année.

I.2.2.4.1 Les populations en déclin

Le changement d'utilisation des terres (*cf.* I.1.1.2) peut entraîner un déclin chez certaines espèces, souvent en ayant un effet négatif sur leur succès reproducteur, et est une cause majeure de perte de biodiversité (Quinn & Harrison, 1988 ; Wilson, 1992 ; Fahrig, 2003). Par exemple, en zone d'agriculture intensive, des espèces d'oiseaux qui nichent au sol subissent des destructions massives de leurs nichées et une mortalité accrue des femelles, à cause des opérations mécaniques effectuées par des engins agricoles sur les parcelles de nidification (Bretagnolle *et al.*, 2011).

Ces modifications de l'espace influencent également indirectement les paramètres démographiques (via la modification des ressources alimentaires par exemple) et donc l'abondance des populations et des espèces, ayant pour conséquence éventuelle des changements de distribution des espèces (Hobbs, 2000 ; Johnson *et al.*, 2011 ; Hof *et al.*, 2011).

La surexploitation des ressources naturelles (*cf.* I.1.1.3.1) est une autre cause de déclin des populations, avec des conséquences cette fois-ci directes sur les effectifs des populations ou des espèces. Par exemple, l'effondrement des stocks de morue de l'Atlantique *Gadus morhua* au large de la côte Est de Terre-Neuve dans les années 90 est directement lié à la surexploitation de cette espèce (Myers *et al.*, 1997 ; Hutchings, 2005).

Le changement climatique (*cf.* I.1.1.1) touche particulièrement les espèces vivant dans les hautes altitudes, dans les hautes latitudes, et dans les milieux marins (Hughes, 2000). Par exemple, il a été montré qu'avec une augmentation des températures de surface de 1.2-1.6°C entre 1951 et 1993 dans le courant de Californie, les communautés de zooplancton ont diminué de 70 % en abondance, ce qui a eu un impact indirect sur l'abondance des communautés d'oiseaux marins (McGowan *et al.*, 2003 ; Hyrenbach et Veit, 2003).

I.2.2.4.2 Les populations en croissance

Pourtant, l'altération des écosystèmes par l'homme peut entraîner une augmentation de l'abondance de certaines populations (Garrott *et al.*, 1993 ; Williamsom, 1999 ; Ricciardi *et al.*, 2011). De telles augmentations rapides peuvent avoir des répercussions importantes sur les autres espèces d'un écosystème. Aussi, les notions d'invasions et d'extinctions sont souvent étroitement liées (Gurevitch & Padilla, 2004 ; Clavero & Garcia-Berthou, 2005) et les invasions biologiques sont aujourd'hui considérées comme la deuxième cause de perte de biodiversité à l'échelle mondiale (Simberloff, 2003) à cause de leur impact négatif sur la diversité des communautés (McKinney, 2004) et sur la richesse spécifique (Levine *et al.*, 2003). Deux interprétations peuvent être faite du concept de population en expansion, toutes deux dépendantes des impacts observés (McShea *et al.*, 1997 ; Colautti & Macssa, 2004).

- ***Les espèces exotiques envahissantes***

Une espèce ou une population peut être jugée surabondante ou invasive si elle a des effets néfastes sur l'Homme, sur d'autres espèces, voire même sur des écosystèmes naturels (Caughley, 1981 ; Williamsom, 1999 ; Colautti & Macssa, 2004). Généralement, les espèces introduites exogènes qui abondent hors de leur aire de distribution naturelle sont qualifiées d'espèces exotiques envahissantes (Richardson *et al.*, 2000 ; Colautti & Macssa, 2004). On peut citer l'exemple du Ragondin *Myocastor coypus* originaire d'Amérique du Sud, introduit en Europe pour l'exploitation de sa fourrure ; l'exemple de la Bernache du Canada *Branta canadensis* originaire d'Amérique et introduite en Europe comme oiseau d'ornement ; ou encore l'exemple de l'Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* vivant en Afrique sub-saharienne, introduit en France depuis un parc zoologique. Les transports de plus en plus fréquents et importants des Hommes ont largement contribué à l'introduction de nouvelles espèces (Hobbs, 2000) et chaque année de nouvelles espèces introduites volontairement ou non sont recensées (Mooney & Hobbs, 2000).

Leur installation se fait souvent avec des effets directs et indirects au détriment des espèces natives (**Encadré I.2** ; Mooney & Hobbs, 2000 ; Dandelot *et al.*, 2005 ; Haxaire *et al.*, 2006 ; Rome *et al.*, 2009), même si certaines installations d'espèces exogènes peuvent avoir des effets bénéfiques, telle que l'épine-vinette de Thunberg originaire du Japon *Berberis thunbergii* introduite au sud de New York (USA) qui sert de support de nids pour certaines espèces d'oiseaux nicheurs comme la grive fauve *Catharus fuscescens* (Schmidt *et al.*, 2005).

- ***Les espèces colonisatrices***

En général, les populations en expansion définissent plutôt des populations indigènes qui ont vu leur abondance et/ou leur aire de distribution augmenter. Souvent, ces augmentations semblent en partie causées par des modifications dans l'utilisation des terres (Garrott *et al.*, 1993 ; Rodriguez, 2006 ; Valéry *et al.*, 2009). C'est par exemple le cas des populations d'ois des neiges *Chen caerulescens* au Canada depuis l'intensification de l'exploitation agricole dans leurs aires d'hivernage (Fox *et al.*, 2005). L'expansion de certaines populations peut aussi être due à un changement des ressources potentiellement causé par l'Homme (*cf.* I.1.1.3.2).

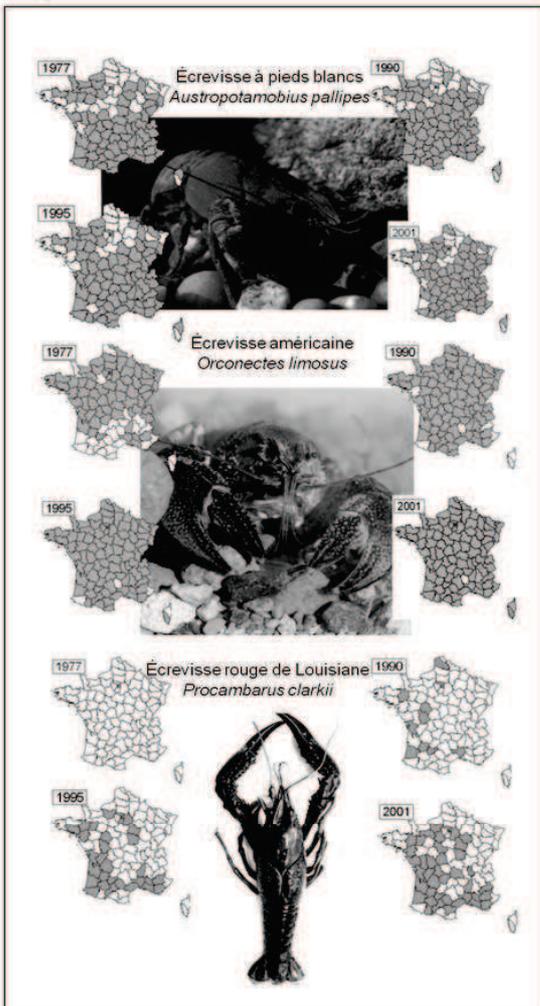
Encadré 2 - Invasions des écrevisses en France et dans les marais charentais.

Etat des lieux suite à l'enquête de l'ONEMA de 2006 :

Sur les 8 espèces d'écrevisses recensées en France en 2006 :

- 3 espèces endémiques sont protégées (Écrevisse à pattes rouges *Astacus astacus*, Écrevisse à pieds blancs *Austropotamobius pallipes*, Écrevisse des torrents *Austropotamobius torrentium*).
- Les 5 autres sont des espèces exotiques avec un statut réglementaire variable (en 1911, Écrevisse américaine *Orconectes limosus* ; en 1960, Écrevisse à pattes grêles *Astacus leptodactylus* ; en 1975-1976, Écrevisse du Pacifique *Pacifastacus leniusculus* et Écrevisse rouge de Louisiane *Procambarus clarkii* ; en 2005 : *Orconectes juvenilis*, nouvelle espèce qui apparaît dans le département du Doubs).

Répartition des écrevisses en France :



à droite) Présence par département français (en gris), et (à gauche) tableau comparatif des traits d'histoire de vie et des préférences écologiques, chez les 3 espèces d'écrevisses rencontrées en Charente-Maritime : une espèce indigène, l'écrevisse à pieds blancs *Austropotamobius pallipes*, et 2 espèces exogènes, l'écrevisse américaine *Orconectes limosus* et l'écrevisse rouge de Louisiane *Procambarus*

Source : Damien & Gallée, 2009

Constat en France :

- Apparition d'une nouvelle espèce, *Orconectes juvenilis*, dont les conséquences sur l'environnement sont pour l'instant inconnues. Aucune mesure de régulation ou de gestion n'a été mise en œuvre pour tenter de limiter sa propagation.
- Forte régression, signalée par tous les services départementaux consultés, des espèces endémiques dont les populations sont isolées sur les têtes de bassins, dans des habitats-refuges où elles ne rencontrent ni concurrence, ni perturbations majeures. Elles ne pourront donc pas aller plus haut, et la situation est vraiment alarmante pour l'Écrevisse des torrents et préoccupante pour l'Écrevisse à pattes rouges, sachant que cette dernière n'est conservée qu'en raison de son intérêt gastronomique puisqu'elle est considérée comme un produit de luxe.
- Progression constante des espèces exotiques et notamment de l'Écrevisse du Pacifique (*Pacifastacus leniusculus*) et de l'Écrevisse rouge de Louisiane (*Procambarus clarkii*), avec une compétition accrue entre l'Écrevisse à pieds blancs et l'Écrevisse du Pacifique.
- Des mortalités importantes d'Écrevisses à pieds blancs sont également signalées dans 47 départements, avec des causes diverses (pathologies, sécheresse), la situation de cette espèce étant plutôt dramatique, notamment depuis 2003.

	<i>A. pallipes</i>	<i>P. clarkii</i>	<i>O. limosus</i>
longévité (année)	+11	2	4
âge maturité	3-4	Inf 1	2
taille maturité (mm)	60	45-125	40-50
croissance	lente	rapide+	rapide
taille maximum	120	150+	120
nombre d'œufs	100 max	50-600	100-200
nombre de reproduction/an	1	plusieurs	plusieurs
température eau	13-20	Inf32	eurytherme
résistance eaux saumâtres	non	oui	?
abris	pierres	terriers	limon



Encadré 2 (suite) - Invasions des écrevisses en France et dans les marais charentais.

Impact de l'écrevisse rouge de Louisiane sur les populations d'écrevisses indigènes non négligeable :

- L'Écrevisse de Louisiane est omnivore, avec une préférence pour quelques espèces comme le *Potamogeton*.
- Elle peut exister en forte densité.
- Elle a une croissance rapide, une grande taille, un très fort niveau de consommation (80 % des macrophytes ont disparu en 20 ans dans le parc de Doñana en Espagne) et une digestion très active.
- Elle détruit les plantes en les découpant et en les déracinant, et réduit le couvert végétal et les substrats (sites de reproduction des autres organismes : algues, poissons, amphibiens, oiseaux).
- Elle exerce une prédation importante, en particulier sur les larves de *Triturus* ; par ailleurs, elle tolère les toxines, puisqu'elle est capable de consommer des tritons toxiques et de la Jussie (permettant par ailleurs à cette dernière de se multiplier en la découpant).
- Elle provoque des problèmes économiques (abondance de terriers abandonnés qui minent et provoquent l'effondrement des berges ; réduction de la production de riz qui a provoqué une perte économique de plus de 6 % en 2005 au Portugal, la situation s'étant encore aggravée depuis).
- Elle peut avoir un impact sur la santé humaine, puisqu'elle accumule des métaux lourds (cadmium, plomb, etc.), des pesticides et des algues toxiques, parfois au-delà du seuil fixé par la législation pour le commerce et la consommation des crustacés ; ce taux a d'ailleurs été légèrement augmenté en Espagne pour tenter de contourner ce problème et parvenir malgré tout à commercialiser les écrevisses ; toujours en Espagne, ces métaux lourds sont retrouvés chez les oiseaux qui consomment les écrevisses (Cigognes, Spatules et Hérons). L'Écrevisse de Louisiane peut effectivement accumuler dans l'hépatopancréas plus de métaux lourds que les écrevisses natives ou le crabe d'eau douce (*Potamon fluviatile*).
- Elle accumule également de fortes concentrations de microcystines, qui sont des hépatotoxines et des promoteurs de tumeurs provoquées par certaines souches de l'algue *Microcystis aeruginosa*.

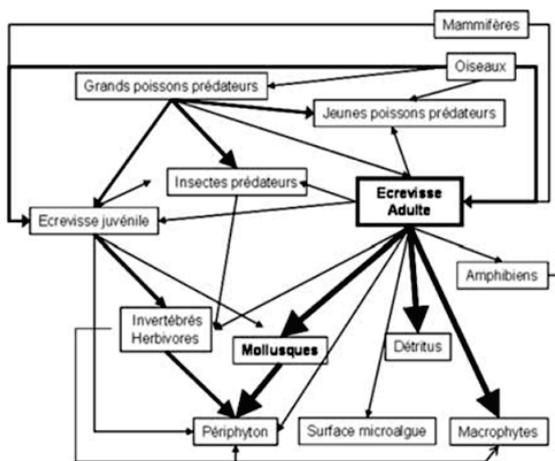


Schéma résumant les interactions de *Procambarus clarkii* avec les communautés animales et végétales.

Controverses sur l'impact de l'écrevisse de Louisiane :



La présence de l'écrevisse pourrait avoir des côtés positifs d'un point de vue écologique, notamment parce qu'elle représente une proie pour des espèces de mammifères ou d'oiseaux en danger. Par exemple, en Espagne et au Portugal, on trouve des programmes de restauration de la Loutre basés sur sa réintroduction dans des cours d'eau de qualité correcte où se trouvent des écrevisses exotiques. En Camargue, on observe que les populations de Hérons se sont bien redéveloppées grâce à une forte concentration d'écrevisses. Ce phénomène se déroulant principalement dans des roselières, il n'existe pas de problèmes liés au cadmium ou aux sédiments. Par ailleurs, sur le plan socio-économique, l'écrevisse peut représenter une source de bénéfices pour les pêcheurs locaux. (Damien & Gallicé, 2009).

En Charente Maritime, les cigognes se nourrissent de plus en plus d'écrevisses introduites également. (Géroutet, 1994 ; Barbraud & Barbraud, 1997 ; Barbraud *et al.*, 2002, 2003).

Source : Damien & Gallicé, 2009

I.3 Comprendre et prédire la réponse des populations aux changements d'habitats

Les changements d'habitats figurent parmi les plus importants des forçages environnementaux liés aux changements globaux qui vont fortement affecter la distribution, la phénologie, les traits physiologiques ou l'abondance des espèces. En effet, tous les milieux et les paysages où choisissent d'aller les animaux sont hétérogènes suivant l'échelle spatiale de référence (Forman, 1995). Or la qualité des habitats est connue pour avoir une profonde influence sur la valeur sélective des individus (Newton, 1998; Sergio & Newton, 2003). Aussi, en étant capable de détecter les variations spatiales dans la qualité des habitats, les individus devraient en conséquence choisir de s'installer à un endroit donné (Orians & Wittenberger, 1991 ; Sergio & Newton, 2003). Par conséquent, on peut s'attendre à ce que les changements au niveau des habitats affectent aussi leur hétérogénéité spatiale et donc la réponse des individus, des populations et des espèces. **Il est donc essentiel de comprendre la nature des liens entre l'hétérogénéité des habitats et les caractéristiques des individus et des populations.**

I.3.1 Quelques définitions

Avant toute chose, lorsque l'on parle de modéliser la distribution d'une espèce ou de sa niche, il est important de spécifier qu'il s'agit de modéliser l'espace où les variables environnementales sont favorables à la persistance de l'espèce.

L'aire de répartition, ou la distribution géographique, d'un organisme constitue une dimension fondamentale en écologie (Pulliam, 2000). Expliquer et prédire cette distribution en fonction des paramètres du milieu repose sur le concept de niche écologique.

Avant d'aller plus loin dans la compréhension de ce concept, il est nécessaire de revenir sur certaines définitions utilisées avec beaucoup de confusion et d'incohérence dans la littérature traitant de distribution d'espèces, de sélection d'habitat, de modélisation de niche, etc. Ces explications nous permettront de mieux cerner et de bien considérer chaque notion utilisée dans le corps de la thèse.

I.3.1.1 Le concept de niche

La niche écologique est un thème central de la modélisation de la distribution des espèces (Kearney, 2006 ; Pearman *et al.*, 2008). Le concept de niche écologique permet de mieux comprendre, pour un organisme ou une population donnée, l'occupation d'un espace multidimensionnel dont chaque dimension représente une composante de l'environnement qui limite la survie ou la reproduction de l'organisme (Hutchinson, 1957). La niche va donc se composer des variables environnementales qui affectent la valeur sélective (fitness) des individus, et la distribution d'une espèce va correspondre à la projection de cette niche sur un domaine géographique.

I.3 La réponse des populations aux changements d'habitats

Hutchinson (1957) a distingué la niche fondamentale selon sa propre définition, de la niche réalisée (**Figure I.10**). La niche fondamentale représente une situation idéale où les individus n'ont à faire face à aucune interaction biotique (ni prédation, ni compétition, ni dérangement). Seul l'environnement physique (climat, topographie, habitat), constitue cette niche. L'espèce est donc présente là où les conditions sont favorables, ce qui renvoie à une distribution potentielle de l'espèce uniquement face aux contraintes physiques de l'environnement. La niche réalisée ne correspond qu'à une portion de la niche fondamentale et correspond à la distribution réelle d'une espèce. Dans la niche réalisée, l'espèce est absente dans certaines parties de la niche fondamentale occupées par un compétiteur dominant (**Figure I.10**). Dans certains cas, l'espèce peut être absente de certains habitats favorables à cause d'un faible pouvoir de dispersion, d'extinction locale ou du temps nécessaire pour leur colonisation. (Pulliam, 2000). Basé sur le principe de compétition exclusive de Volterra et Gause (Volterra, 1926 ; Gause, 1934), il en ressort que la compétition entre deux espèces sur une ressource commune (soit par l'exploitation ou par interférence) devrait aboutir à l'exclusion de l'une des deux espèces (par compétition, une espèce devrait au moins être favorisée) dans la zone de chevauchement de deux niches fondamentales, de sorte que les niches réalisées ne se coupent pas. Il s'ensuit que **la niche fondamentale renferme toutes les conditions possibles pour la persistance d'une espèce**, tandis que **la niche réalisée est la partie de la niche fondamentale qu'une population d'une espèce est réellement capable de coloniser avec succès dans un contexte biotique donné**.

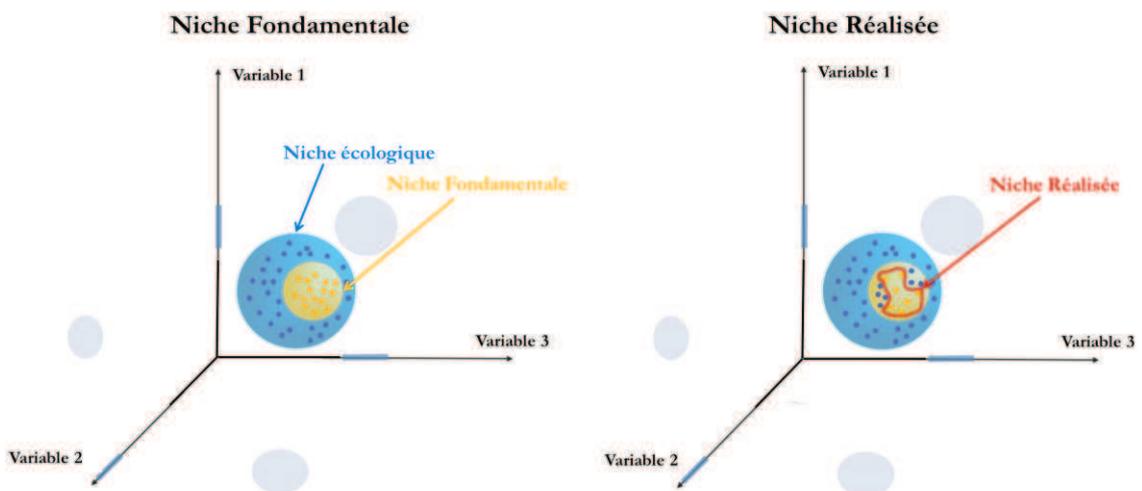


Figure I.10 : Niche écologique et distribution d'un organisme. Dans chaque diagramme, le globe orange représente la niche fondamentale, englobant la combinaison de variables environnementales pour lesquels l'espèce a un taux de croissance égal ou supérieur à 1. Les ronds oranges montrent la présence de l'espèce dans un habitat caractérisé par des valeurs particulières des variables 1, 2, et 3, et les ronds bleus indiquent l'absence de l'espèce dans un habitat. En haut : espèce présente là où les conditions sont favorables ; en bas : espèce absente dans les portions de sa niche fondamentale occupées par un compétiteur dominant. (Adapté de Thuiller, 2003a).

I.3.1.2 Le concept d'habitat

Le concept d'habitat peut être étroitement lié à celui de niche, parce qu'ils ont souvent été utilisés pour décrire la même situation biologique dans la littérature (Pulliam, 2000). Afin de clarifier ces deux concepts, Basille (2008) a fait une très bonne synthèse des différentes notions d'habitat et de niche dans la littérature passée et actuelle. En s'attachant au cadre commun présenté initialement par Whittaker *et al.*, (1973), qui ont été parmi les premiers à reconnaître cette confusion possible entre habitat et niche, Basille (2008) suggère de considérer d'un côté l'habitat au sens large, comprenant la niche, et de l'autre, l'habitat au sens strict, excluant la niche. L'inverse n'est évidemment pas possible parce que seules les variables d'habitat sont extensibles et peuvent englober toutes les variables de la niche. Dans les cas où il serait nécessaire de faire une distinction claire entre ces deux formes d'habitat, les termes de macro-habitat et micro-habitat sont aussi utilisés et ont été respectivement reconnus comme des déterminants à grande échelle spatiale et à petite échelle spatiale respectivement (Begon *et al.*, 1986 ; Hall *et al.*, 1997). En conséquence, les facteurs de macro-habitat et de micro-habitat correspondent étroitement aux définitions de variables d'habitat et de variables de niche faites par Whittaker *et al.* (1973). Habituellement, les termes micro- et macro-habitat sont plus communément utilisés dans le domaine de l'écologie, alors que le terme de niche est plus communément utilisé dans le domaine de l'évolution (Basille, 2008).

I.3.1.3 La disponibilité de l'habitat

La disponibilité de l'habitat correspond à l'accessibilité et la facilité de trouver les composantes physiques et biologiques d'un habitat. La disponibilité se différencie de l'abondance en ressources, qui se réfère seulement à leur quantité dans l'habitat, quels que soient les organismes présents (Wiens, 1989 ; Jones, 2001). Théoriquement, on devrait être capable de mesurer la quantité et la qualité des ressources disponibles pour les individus d'une espèce donnée, mais en pratique il n'est pas toujours possible d'accéder à la disponibilité des ressources telle qu'elle est perçue par l'animal (Krausman, 1999). Par exemple, l'abondance d'une espèce proie pour un prédateur particulier pourrait être mesurée mais toutes les proies dans l'habitat ne sont pas disponibles pour le prédateur, car certains facteurs, comme la présence d'abris, peuvent limiter leur accessibilité. Mesurer la disponibilité réelle en ressources est donc quelque chose d'essentiel si l'on veut bien définir l'habitat des animaux en milieu naturel, mais en pratique elle est rarement mesurée en raison de la difficulté à déterminer ce qui est et ce qui n'est pas disponible (Krausman, 1999). Par conséquent, la quantification est généralement constituée d'une mesure *a priori* ou *a posteriori* de l'abondance des ressources dans une zone utilisée par un animal, plutôt que de la disponibilité réelle.

I.3.1.4 La qualité de l'habitat

La qualité de l'habitat correspond à la capacité de l'environnement à fournir des conditions appropriées pour que des individus et qu'une population puissent persister (Johnson, 2007). On considère la qualité d'un habitat « faible » quand elle correspond au minimum des ressources disponibles pour la survie ; on la considère moyenne quand elle est basée sur les ressources disponibles en plus pour la reproduction ; et on la considère élevée quand elle est basée sur les ressources disponibles pour la persistance de la population (Hall *et al.*, 1997).

Aussi, **pour être une mesure représentative, la qualité de l'habitat doit être liée à des traits démographiques et pas uniquement à des caractéristiques physiques de l'habitat** (Levins, 1968 ; Huey, 1991). De plus, les habitats non utilisés ou inoccupés sont utiles pour correctement définir la qualité d'un habitat, particulièrement quand les populations ne sont pas à l'équilibre : est-ce qu'un habitat n'est pas utilisé parce qu'il ne correspond pas à un habitat de qualité pour les individus ? ou est-ce qu'il n'est pas occupé parce que la population est en déclin ou a nouvellement dispersé sur la zone ?

I.3.1.5 La sélection d'habitat

La sélection d'habitat est un processus hiérarchique qui implique une série de décisions comportementales innées et acquises faites par un animal selon son utilisation de l'habitat (habitat de reproduction, d'hivernage, corridor de migration...) **à différentes échelles de l'environnement** (Johnson, 1980 ; Hutto, 1985 ; Wiens, 1989 ; Kramer *et al.*, 1997 ; Jones, 2001 ; Krebs, 2001 ; Mueller *et al.*, 2009). Certaines études ont montré que l'hérédité, l'expérience (Klopfer & Ganzhorn, 1985 ; Slagsvold & Wiebe, 2011 ; Miller *et al.*, 2012) et les décisions de recherche de nourriture (Rosenweig, 1985) jouaient un rôle déterminant dans la sélection d'habitat. Cependant, la recherche de nourriture est seulement un des comportements qui entraîne la sélection d'habitat. L'habitat peut être sélectionné pour sa disponibilité en abri, la qualité et la quantité des zones de nourriture, les sites de repos ou de reproduction. Chacun de ces habitats peut varier selon la saison (reproduction *vs.* hivernage par exemple). Si un individu ou une espèce utilise de manière disproportionnée certains facteurs, alors la sélection sera principalement déduite de ces derniers (Block & Brennan, 1993).

Les processus de sélection d'habitat peuvent aussi être structurés en différenciant les facteurs proximaux des facteurs ultimes (Cody, 1985). Les facteurs proximaux (biotiques et abiotiques) vont servir d'indices à l'animal pour qu'il détermine la pertinence d'un site selon son utilisation. Ce sont des facteurs directement utiles à l'animal. Le succès reproducteur et la survie d'un individu sont quant à eux les raisons ultimes qui influencent les individus d'une espèce à sélectionner un habitat (Cody, 1985 ; Krebs, 2001).

Plusieurs facteurs interdépendants vont avoir une influence sur la sélection d'habitat d'un individu. La compétition est importante car chaque individu est impliqué dans des relations inter- et intra-spécifiques qui vont partitionner les ressources disponibles au sein d'un environnement. Par compétition, une espèce peut donc être amenée à occuper un habitat sub-optimale (Block & Brennan, 1993 ; Krebs, 2001) ou à occuper une certaine répartition spatiale au sein de l'habitat (Rosenweig, 1985). La prédation complique également la sélection d'habitat (Block & Brennan, 1993 ; Krebs, 2001). L'existence de prédateurs peut empêcher un individu d'occuper un espace. La survie et le succès reproducteur futurs d'un individu sont les forces motrices qui vont entraîner un individu à évaluer les facteurs biotiques du milieu. Par exemple avec une forte présence de compétiteurs et/ou de prédateurs, un individu peut être contraint de choisir un site qui aura des ressources moins optimales. Si les prédateurs sont amenés à être éliminés les zones qui ont les ressources optimales pourront alors être occupées (Rosenweig, 1985).

La sélection d'habitat est donc un processus de comportement actif d'un animal et une compilation de comportements innés et appris (Krebs, 2001). Un patrimoine génétique donne une préadaptation individuelle à se comporter d'une certaine manière. Par conséquent, la préadaptation à certains signaux de l'environnement joue un rôle important dans la sélection d'habitat, mais le potentiel d'apprentissage existe chez de nombreuses espèces (Klopfer & Ganzhorn, 1985 ; Slagsvold & Wiebe, 2011 ; Miller *et al.*, 2012).

I.3.1.6 La préférence pour un habitat

La préférence pour un habitat est la conséquence d'une sélection d'habitat, qui résulte de l'utilisation disproportionnée de certaines ressources par rapport à d'autres. Les préférences pour un habitat sont observées de façon plus marquées lorsque les animaux passent une plus grande partie de leur temps dans certains habitats qui ne sont pas très abondants au niveau du paysage (Levins, 1968 ; Krausman, 1999 ; Jones, 2001). La préférence pour un habitat peut être dépendante de l'échelle. En effet, Mueller *et al.* (2009) ont montré que dans la forêt primaire de Bialowieza (le long de la frontière entre la Biélorussie et la Pologne), les grands corbeaux *Corvus corax* préfèrent localement nicher dans des habitats dominés par des conifères, alors qu'à plus grande échelle ils préfèrent les habitats dominés par des feuillus pour rechercher leur alimentation.

I.3.2 La sélection d'habitat ou le principe de niche : corrélations vs. mécanismes

Etablir **les relations entre les observations de terrain** (la présence d'une espèce ou les signes d'occupation d'un lieu par une espèce) **et les variables environnementales locales permet de comprendre et prédire la niche réalisée d'une espèce.** Ces relations mathématiques et statistiques sont descriptives et sont à l'origine des modèles corrélatifs (Kearney, 2006) consistant à modéliser la distribution des espèces. Ce concept de modèle descriptif ou corrélatif est à la base des analyses multivariées. Au cours des deux dernières décennies, ces modèles se sont considérablement développés afin de modéliser les exigences environnementales des espèces et d'identifier les zones géographiques qui leur conviennent. Dans la littérature, pour parler de la même chose, on retrouvera différents termes comme modéliser la distribution des espèces, ou modéliser leur sélection d'habitat, ou encore modéliser la fonction de sélection de la ressource (RSF pour « Resource Selection Function »). Chacune de ces techniques de modélisation (**Tableau I.1**) est potentiellement performante, mais leur diversification et l'augmentation de leur utilisation au cours des dernières décennies a contribué à empêcher que ce potentiel soit utilisé pleinement (Guisan & Thuiller, 2005 ; Thuiller, 2003b ; Calenge & Basille, 2008 ; Anderson, 2012).

Pour **modéliser la niche de façon mécaniste (Kearney, 2006)** il est nécessaire de **comprendre la façon dont la morphologie d'un organisme, sa physiologie, et surtout son comportement déterminent son expérience de l'environnement** quand il vit dans un habitat particulier. Il est également nécessaire de comprendre comment ces conditions environnementales affectent sa valeur sélective. Les modèles mécanistes tiennent donc compte des traits démographiques et physiologiques des individus (Kearney

& Porter, 2004 ; Buckley, 2008 ; Buckley *et al.*, 2010) et permettent de spatialiser la niche fondamentale d'une espèce (Kearney, 2006).

Alors que les distributions des espèces peuvent potentiellement être prédites par la modélisation corrélative entre les organismes et les composantes de l'habitat, la niche d'un organisme doit être modélisée de façon mécaniste si l'on veut complètement pouvoir expliquer les limites de sa distribution (**Figure I.11**). **La compréhension des mécanismes de la niche est donc essentielle quand on veut prédire la répartition d'un organisme dans des circonstances nouvelles** telles que l'introduction d'espèces ou le changement global.

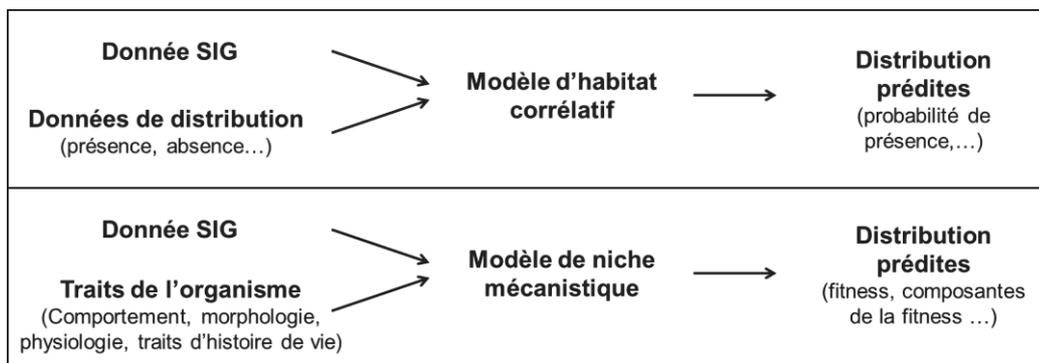


Figure I.11 : Schémas synthétiques présentant les approches de modélisation corrélative et mécaniste pour prédire la distribution des espèces. Dans l'approche corrélative (en haut), les données de distribution (présence, présence/absence, etc.) et les données environnementales spatialisées (SIG) sont associées statistiquement, souvent dans la forme d'un modèle de régression, pour être interpolées à l'ensemble de la zone d'étude couverte par les variables environnementales, de manière à prédire les probabilités de présence ou d'occupation de l'espèce. Dans l'approche mécaniste (en bas), les mécanismes des interactions entre les traits de l'organisme et les conditions environnementales sont modélisés, de manière à déterminer leur conséquence sur la fitness, puis ils sont spatialisés à l'ensemble de la zone d'étude également couverte par les variables environnementales. Source : adapté de Kearney, 2006.

I.3.3 Les modèles corrélatifs de sélection d'habitat

I.3.3.1 Diversité des approches en sélection d'habitat

Aujourd'hui, il existe une impressionnante diversité d'approches pour expliquer et prédire la distribution des espèces (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Guisan & Thuiller, 2005) selon le type de variables réponses et explicatives à notre disposition (Anderson, 2012). Depuis plusieurs années, des spécialistes ont cherché à comparer ces différentes approches, tels que les modèles linéaires généralisés, les analyses de classification en arbre, les réseaux de neurones artificielles, les algorithmes génétiques, et les méthodes basées sur le maximum d'entropie (Maxent), sans parvenir à trouver un accord pour savoir laquelle de ces approches est la plus performante et selon quelles conditions (**Tableau I.1** ; Elith *et al.*, 2006 ; Anderson, 2012).

Tool	Reference	Methods implemented	URL
BIOCLIM	Busby (1991)	CE	www.arcscripsts.esri.com
ANUCLIM	See BIOCLIM	CE	www.cres.anu.edu.au/outputs/anuclim.php
BIOMAPPER	Hirzel <i>et al.</i> (2002)	ENFA	www.unil.ch/biomapper
BIOMOD	Thuiller (2003); Thuiller <i>et al.</i> (2009)	ANN, BRT, CE, CTA, GAM, GLM, MARS, MDA, and RandomForest	www.r-forge.r-project.org/projects/biomod/
DIVA	Hijmans <i>et al.</i> (2001)	CE	www.diva-gis.org
DOMAIN	Carpenter <i>et al.</i> (1993)	CE	www.cifor.cgiar.org/docs/_ref/research_tools/domain/index.htm
GARP	Stockwell and Peters (1999)	GA	www.lifemapper.org/desktopgarp
GDM	Ferrier <i>et al.</i> (2007)	GDM	www.biomaps.net.au/gdm/
GRASP	Lehmann <i>et al.</i> (2003)	GAM	www.cran.r-project.org/web/packages/grasp/index.html
MAXENT	Phillips <i>et al.</i> (2006)	ME	www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/
OPEN MODELLER	Sutton <i>et al.</i> (2007)	ANN, GARP, SVM, and CE	www.openmodeller.sourceforge.net/
SPECIES	Pearson <i>et al.</i> (2002)	ANN	To the discretion of the author
WHY WHERE	David and Stockwell (2006)		www.landshape.org/enm/whywhere-20-server-2/

ANN, artificial neural networks; BA, Bayesian approach; BRT, boosted regression trees; CE, climatic envelop; CART, classification and regression trees; ENFA, ecological niche factor analysis; GA, genetic algorithm; GAM, generalized additive models; GDM, generalized dissimilarity modelling; GLM, generalized linear models; MARS, multivariate adaptive regression splines; MDA, mixture discriminant analysis, ME, maximum entropy; SVM, support vector machine.

Statistical software such as R, Splus, or SAS provides most of these techniques.

Tableau I.1 : Packages publiés de modélisation prédictive de la qualité d'habitat, papiers de référence, reliés aux méthodes de modélisation, et lien *www*. Source : Thuiller & Münkemüller, 2010.

La plupart de ces études comparatives s'intéresse à valider la performance de modèles (mesure de l'ajustement entre les distributions prédites des espèces et celles observées) uniquement pour des données échantillonnées dans des conditions actuelles. En accord avec Thuiller & Münkemüller (2010), nous pensons que dans les conditions actuelles de l'environnement la plupart de ces modèles sont plus ou moins fiables dans leurs projections des distributions avec des différences minimales observées.

I.3.3.2 Choisir la bonne approche n'est jamais simple...

Les différentes approches de modélisation de la qualité de l'habitat diffèrent dans leurs hypothèses sous-jacentes et dans la manière dont elles construisent la niche multidimensionnelle de l'environnement de l'espèce.

Certains modèles supposent des relations linéaires avec des distributions des erreurs paramétriques stochastiques comme les GLM, tandis que d'autres peuvent ajuster des relations plus complexes et non-paramétriques, comme les modèles additifs généralisés (GAM) ou Maxent. Ces derniers sont d'ailleurs plus flexibles. La plupart des outils existants ont des procédures d'optimisation différentes qui sont utilisées d'une part pour sélectionner le meilleur ensemble de variables environnementales, et d'autre part pour estimer leur influence pour que l'ensemble des performances du modèle soit maximisées (par exemple la sélection par étape « stepwise selection » dans les GAM ou les GLM, la sélection par validation croisée « cross-validation » dans les réseaux de neurones).

L'idée sous-jacente est de trouver une représentation qui ajuste les données et qui évitera les surestimations. De plus, tous les modèles sont sensibles à la multi-colinéarité, c'est-à-dire que si des variables sont corrélées entre elles, les modèles ne sauront probablement pas trouver un sous-ensemble significatif de variables. Aussi, il est important de décider quelles variables exercent un effet de causalité direct, et quelles variables sont sélectionnées et montrent une corrélation élevée juste parce qu'elles sont corrélées à la véritable variable qui a un lien de causalité avec la variable à expliquer. En général, il n'y a pas de meilleur modèle universel et la plupart des approches de modélisation ont leurs avantages et leurs inconvénients. Pour être consistant, le choix de l'approche de modélisation doit prendre en compte une série de facteurs, comme l'étendue des connaissances écologiques des espèces, les données de distributions existantes, les échelles spatiales et temporelles ainsi que les objectifs de la modélisation (Pearson & Dawson, 2003).

Certaines modélisations sont basées sur un modèle unique (Tableau I.1 ; GLM, GAM, BRT par exemple), et d'autres sur des approches multi-modèles (Tableau I.1 ; avec BIOMOD par exemple). Ces méthodes possèdent toutes des avantages et des inconvénients. Aussi, plus que de faire un choix sur une bonne approche de modélisation pour modéliser correctement la distribution des espèces, il est aussi et surtout important d'éviter les biais communs à l'ensemble des données utilisées. Si les données sont biaisées, le modèle et ses résultats seront biaisés. Il y a de nombreuses raisons pour lesquelles les données peuvent être biaisées. Par exemple, la non-détectabilité des individus est un problème particulièrement important que l'on rencontre avec les données utilisées pour calibrer les modèles de distribution pour des espèces très mobiles comme les oiseaux.

I.3.3.3 Une histoire de fausses ou de vraies absences

Alors que nous pouvons être plutôt certains de la validité des données de présence d'oiseaux, l'absence d'individus peut avoir trois explications différentes: l'habitat n'est pas adapté, l'habitat est convenable mais l'espèce ne l'a pas encore colonisé, ou l'espèce est présente mais n'a pas été détectée. Les deux derniers cas sont souvent appelés des fausses absences par opposition aux vraies absences (pour le premier cas). Les modèles qui utilisent des données de présence seulement, comme l'ENFA (Hirzel *et al.*, 2002), ne sont pas très sensibles à ces biais tant que les présences enregistrées sont significatives et s'étalent sur une grande partie de la niche de l'espèce. Les modèles qui utilisent les données de présence-absence sont quant à eux plus sérieusement influencés par les fausses absences. Des méthodes ont d'ailleurs été proposées pour faire face à ces fausses absences (Mackenzie *et al.*, 2004 ; Mackenzie, 2005 ; Mackenzie, 2006 ; Royle *et al.*, 2005 ; Royle & Link, 2006 ; Miller *et al.*, 2011).

Dans les cas où les données d'absence ne sont pas fiables (données d'atlas par exemple, ou de sciences participatives), des méthodes ont également été proposées afin de pouvoir tout de même tirer des conclusions sur les présences et les absences enregistrées à une résolution spatiale et temporelle donnée. En effet, pour corriger les fausses absences, des algorithmes ont été créés basés sur les efforts d'échantillonnage ou les comptages d'individus (Vallecillo *et al.*, 2009), sur l'utilisation d'une combinaison de connaissances d'experts et les données existantes (Le Maître *et al.*, 2008), et sur l'utilisation des données de base qui permettent de tenir compte du biais d'échantillonnage (Phillips *et al.*, 2009).

De même, lorsque la présence est mal estimée (fausse présence) à cause de mauvaises identifications par exemple, des solutions sont cherchées (Miller *et al.*, 2011). L'ambiguïté autour de ces problèmes de détectabilité ne rend pas toujours simple une application appropriée des méthodes de sélection d'habitat. Ainsi ces modèles de sélection de la ressource sont parfois controversés à cause de leur définition (cf. I.3.1), de leur compréhension, de l'interprétation et de l'influence du plan d'échantillonnage utilisé pour modéliser (Keating & Cherry, 2004 ; Johnson *et al.*, 2006 ; Lele & Keim, 2006).

I.3.3.4 Les plans d'échantillonnage

Pour promouvoir une meilleure utilisation des modèles, il est important de pouvoir distinguer l'application et l'interprétation de trois différents plans d'échantillonnage très utilisés (l'échantillonnage aléatoire, cas-contrôle, et utilisé-disponible), notamment dans l'utilisation des régressions logistiques (Keating & Cherry, 2004). Sans rentrer dans le détail, il est important ici de retenir certaines différences clés entre ces trois plans d'échantillonnage :

(1) L'échantillonnage aléatoire (« random ») correspond à un échantillonnage des points présences et des points absences dans une proportion proche de celle qui existe dans la zone d'étude. Les études de sélection d'habitat qui utilisent l'échantillonnage aléatoire ou un échantillonnage proche de celui-ci sont relativement peu communes dans la littérature.

(2) L'échantillonnage cas-contrôle (« case-control ») correspond à un échantillonnage de points présences et absences, mais leur relative proportion est déterminée par le chercheur et n'est pas forcément représentative de la population sous-jacente. Ce plan d'échantillonnage n'est pas le plus commun dans les études en milieu sauvage, parce qu'il est strictement applicable uniquement quand les habitats utilisés et non-utilisés sont (ou sont considérées comme) distinguables.

(3) L'échantillonnage utilisé-disponible (« use-availability ») correspond à un échantillonnage aléatoire de points présences et un second échantillonnage aléatoire tiré parmi tous les points de la zone d'étude, en ne sachant pas si les points tirés dans le deuxième échantillon contiennent des points présences. Cet échantillonnage diffère des deux précédents parce que l'échantillonnage des points disponibles peut contenir des observations des deux types, utilisé et non-utilisé. Ce plan d'échantillonnage est peut-être le plus commun dans les études de sélection d'habitat.

Quelque-soit le plan d'échantillonnage adopté, les hypothèses associées doivent toujours être clairement articulées et leur validité discutée de manière à éviter les utilisations erronées. Selon le plan d'échantillonnage utilisé, l'estimation des probabilités de présence *vs.* absence, d'occupé *vs.* non-occupé, ou d'utilisé *vs.* disponible en fonction des variables d'habitat sélectionnées sera différente, de manière à prendre en compte la correction des biais d'échantillonnage dans chacun des modèles constants (voir Keating & Cherry, 2004 ; Johnson *et al.*, 2006 ; Lele & Keim, 2006).

I.3.3.5 La question d'équilibre et les mécanismes densité-dépendants

La théorie de l'équilibre fait le postulat que l'équilibre biologique naturel est atteint lorsque les individus dans un écosystème sont en équilibre dynamique avec la capacité de charge du substrat de l'écosystème (Looman, 1976). En supposant que la qualité des habitats est spatialement hétérogène et que les individus cherchent leur nourriture dans des zones (patch) de qualité élevée ce qui leur permet de maximiser leur fitness, les modèles de sélection d'habitat de reproduction postulent les concepts alternatifs de la distribution idéale libre (Ideal Free Distribution, IFD) et de la distribution idéale despotique (Ideal Despotic Distribution, IDD) (Fretwell & Lucas, 1969 ; Sutherland, 1996) ; (Encadré 3).

I.3.3.5.1 Les concepts de distributions idéales

Selon le concept de l'IFD, les individus sont libres de se déplacer parmi différents sites. Les mouvements qu'ils font sont directement conditionnés par la proportion de ressources alimentaires disponibles dans les patches. Ainsi, la fitness moyenne dans des conditions d'équilibre est égale dans tous les habitats par densité dépendance. Selon le concept de l'IDD, certains individus sont capables d'occuper en premier et de défendre les habitats de meilleure qualité, forçant ainsi les autres individus à s'installer dans des habitats de qualité plus faible, avec en retour une fitness qui sera plus faible.

Jusqu'à récemment, la théorie de la sélection d'habitat se focalisait sur des conditions d'équilibres, négligeant les situations où les habitats ne sont pas saturés par les individus (Ens *et al.*, 1995 ; Leathwick, 1998 ; Guisan & Zimmermann, 2000 ; Guisan & Thuiller, 2005 ; Araujo & Pearson, 2005 ; Oro, 2008). Pourtant, en réponse à une variation stochastique et dynamique du milieu on peut s'attendre à ce qu'une grande partie des espèces sauvages ne soient pas à l'équilibre. En effet, dans le cas des populations en déclin (Beletsky & Orians, 1994) ou quand les populations étendent leur aire de distribution géographique (Williams *et al.*, 1994), les habitats ne devraient pas être saturés. Le cas des espèces invasives est un exemple typique de populations en croissance qui étendent leur aire de distribution géographique (Sakai *et al.*, 2001 ; Smith *et al.*, 2004). La question de considérer un état d'équilibre pour modéliser la distribution de ces espèces se pose de plus en plus (Vaclavik & Meentemeyer, 2012 ; Gallien *et al.*, 2012). Pourtant, relativement **peu d'attention a été donnée à la sélection d'habitat densité-dépendante dans des populations sauvages et dans des conditions qui ne sont pas à l'équilibre** (Messier *et al.*, 1990).

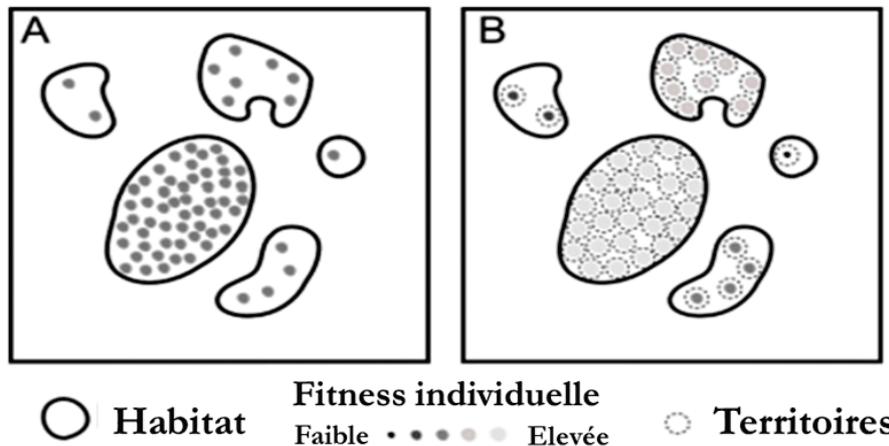
Chez les espèces philopatrides, qui montrent une territorialité flexible, on devrait s'attendre à des densités élevées. Selon l'hypothèse de l'IDD, les individus nouvellement arrivés devraient être contraints par exclusion compétitive à s'installer dans des habitats sous-optimaux (Nummi & Saari, 2003 ; Messier *et al.*, 1990). A l'inverse, dans les populations à faible densité qui souffrent des effets « Allee » (Encadré 3), il serait plus avantageux pour les individus de s'agréger avec leurs congénères (Greene & Stamps, 2001), plutôt que d'explorer des zones avec des habitats appropriés pendant de longues périodes. En adoptant une telle stratégie, les coûts d'installation liés aux déplacements vers d'autre patch sont réduits.

Encadré 3 - Les modèles conceptuels.

Distribution idéale libre

La théorie fondamentale de la sélection d'habitat développée par Fretwell et Lucas (1969) postule que (1) si les organismes sélectionnent un habitat de manière à maximiser leur fitness individuelle dans un paysage avec des patches discrets de fitness potentiellement variable, (2) si la fitness est une fonction décroissante de la densité de la population, et (3) si les organismes sont libres de se déplacer entre les patches d'habitats, alors ils doivent avoir une distribution spatiale où les organismes ont une fitness égale, mais une densité de population qui varie entre les différents patches. Fretwell et Lucas (1969) ont appelé cette condition d'équilibre la distribution idéale libre (Fretwell et Lucas, 1969 ; Sutherland, 1996).

Dire que la distribution est libre implique que les individus résidents dans un patch n'ont pas de fitness plus avantageuse que d'éventuels individus colonisateurs. Parce que cette condition n'est pas souvent valable pour les organismes territoriaux ou ceux qui ont de fortes dominances hiérarchiques (Kaufmann, 1983), plusieurs auteurs ont examiné un cas alternatif, appelé la distribution idéale despotique (Fretwell 1972 ; Sutherland, 1996). Dans ce cas, les colonisateurs qui prospectent perçoivent leur fitness potentielle dans un habitat comme étant inférieure à la fitness des résidents. Cela conduit à un état d'équilibre où la densité de la population et la fitness sont positivement corrélées entre les patches. Les habitats avec une plus grande fitness potentielle (en l'absence de l'influence de conspécifiques) devraient supporter des densités de population plus élevées et ne devraient pas être colonisés par des individus de fitness plus forte .



Distribution idéale libre

Dans le cas de petites populations ces prédictions peuvent être affectées par l'effet Allee (Allee *et al.*, 1949 ; Sutherland, 1996) qui traduit un phénomène de densité-dépendance inverse chez certaines espèces, tel qu'à trop faible densité le taux de survie et la productivité des animaux diminue par la perte des bénéfices associés à la vie de groupes (Stephens & Sutherland, 1999 ; Couchamp *et al.*, 1999). Pour des populations à faible densité et en déclin dans des habitats à capacité d'accueil limitée ou en bordure de distribution, l'effet Allee prédit une augmentation du risque d'extinction (Reed et Dobson, 1993) et une taille de population plus faible qu'attendue.

Il est donc important de comprendre la sélection d'habitat quand la densité des populations varie en utilisant des modèles de distribution d'espèces si l'on veut prédire avec succès la distribution des individus dans les populations menacées (Zimmerman *et al.*, 2003), ainsi que l'impact des changements globaux sur la distribution des populations. Ceci nécessite des suivis de populations rigoureux et à long terme.

I.3.3.5.2 Les approches transversales et longitudinales

La plupart des études de sélection d'habitat densité-dépendante sont basées sur un suivi transversal de plusieurs populations qui ont des densités différentes (Mobæk *et al.*, 2009). Une approche transversale revient en fait à comparer la sélection d'habitat le long d'un gradient de populations de différentes densités, mais avec des populations qui occupent un habitat similaire (Figure I.12). Un suivi longitudinal consiste à comparer la sélection d'habitat à différents intervalles de temps au sein d'une même population à des densités différentes et dans la même zone géographique (Figure I.12). Plus rares sont les études fondées sur le suivi longitudinal de sélection d'habitat, et qui prennent en compte de la densité des populations. Elles sont souvent basées sur des études de recensements à large échelle qui rendent difficile la caractérisation de l'habitat à une échelle correcte à la fois géographiquement et en termes de résolution d'habitat (Chamberlain & Fuller, 1999).

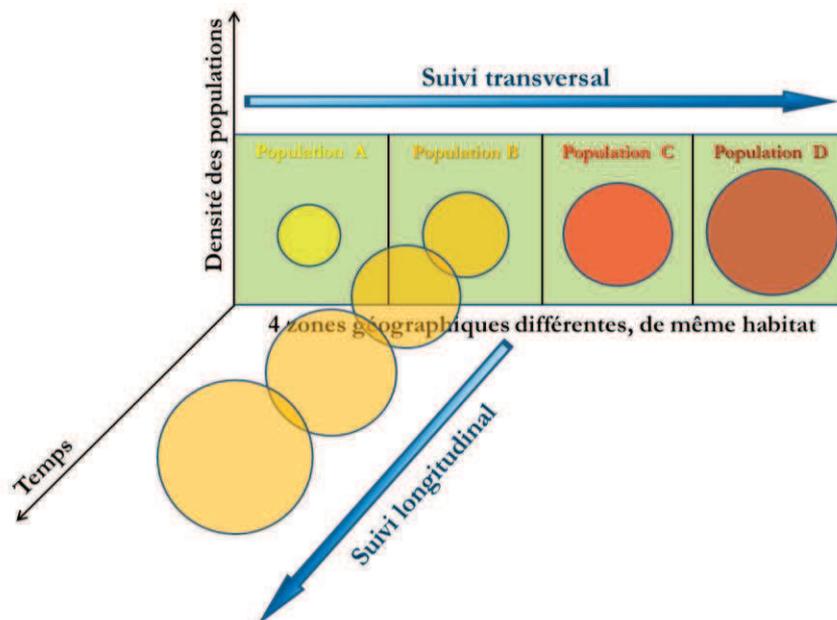


Figure I.12 : Différence entre un suivi transversal et un suivi longitudinal. Chaque couleur de disque représente une population différente nommée A, B, C et D. Les rectangles verts représentent chacun une aire géographique différente, mais un habitat similaire. La taille des disques augmente avec la densité de la population.

Après avoir fait une synthèse de l'ensemble des approches et des concepts liés aux modèles corrélatifs permettant de définir l'habitat sélectionné par des espèces pour comprendre et prédire leur distribution, nous allons maintenant voir comment l'environnement changeant affecte la fitness des individus à travers l'approche mécaniste.

I.3.4 Les modèles mécanistes : effets de l'habitat sur les traits d'histoire de vie

Dans l'approche mécaniste, les interactions entre les traits de l'organisme et les conditions environnementales sont modélisées de manière à déterminer leurs conséquences sur la fitness. Elles sont ensuite spatialisées à l'ensemble de la zone d'étude caractérisée par des variables environnementales (*cf.* **Figure I.11** pour rappel). Ces modèles tiennent compte des traits des individus, qu'il soit démographiques, physiologiques ou comportementaux (Kearney & Porter, 2004 ; Buckley, 2008 ; Kearney & Porter, 2009 ; Buckley *et al.*, 2010). Dans cette partie nous nous focaliserons sur les traits démographiques des individus qui vont directement concerner la thèse.

Les différents facteurs qui peuvent influencer les traits démographiques sont les caractéristiques des individus tels que le sexe, l'âge ou l'expérience (Daan *et al.*, 1995 ; Cordero *et al.*, 2001 ; Wilkin *et al.*, 2009 ; Lecomte *et al.*, 2010 ; Goutte *et al.*, 2011 ; Pardo *et al.*, 2012), les facteurs climatiques (Forchhammer *et al.*, 1998 ; Krebs, 1995, 2002 ; Sæther *et al.*, 2006), les caractéristiques de l'habitat dans lequel évoluent les individus telles que la disponibilité en nourriture, l'abondance des prédateurs, la présence d'agents pathogènes et de parasites, et les compétiteurs (Ims & Andreassen, 1999 ; Kolbe & Janzen, 2002 ; Krebs, 1995, 2002 ; Sibly & Hone, 2002 ; Arlt *et al.*, 2008), ou la densité de la population (Krebs, 1995, 2002). Concernant cette dernière, le paradigme densité-dépendant s'appuie sur l'hypothèse centrale qu'il existe un point d'équilibre vers lequel une population retourne, du fait d'un effet rétroactif négatif de sa densité sur ses processus démographiques (**Figure P.1**). La densité-dépendance fait référence ici à la réponse fonctionnelle d'un paramètre démographique en fonction de la densité. Avec une augmentation de la densité, l'accès à la ressource diminue, ce qui peut entraîner de la compétition entre les individus et amener à une diminution de la survie ou du succès reproducteur, rejoignant la théorie de l'IDD (Sinclair & Pech, 1996, Sutherland, 1996). Tous les individus d'une même population ne sont pas forcément affectés de la même façon (Bonenfant *et al.*, 2002 ; Coulson *et al.*, 2001) et dans les populations de petite taille, la faible densité peut aussi avoir un effet positif sur la population (Courchamp *et al.*, 1999 ; Stephens *et al.*, 1999 ; Kramer *et al.*, 2009).

Les approches mécanistes visent à établir des relations fonctionnelles entre ces facteurs individuels, climatiques, d'habitats, et de densités et les paramètres démographiques liés à la fitness des individus et à la dynamique des populations. Les modèles mécanistes d'habitat capturent donc explicitement les principaux processus par lesquels les caractéristiques de l'habitat interagissent pour déterminer la variation des traits démographiques et potentiellement la distribution et la dynamique des populations et des espèces (Kearney & Porter, 2009). Un habitat qui est occupé par une espèce particulière s'étend souvent sur un gradient de mauvaise à bonne qualité. Un habitat de bonne qualité favorise la survie et les performances de reproduction d'un individu, ce qui permet d'augmenter sa contribution aux générations futures (Van Horne, 1983). L'habitat est donc un élément clé qui façonne la fitness des individus.

La variation des traits démographiques des individus et des populations est potentiellement déterminée par les variations spatiales et temporelles de l'habitat ainsi que par les caractéristiques de chaque individu (Łomnicki, 1988 ; Sutherland, 1996). Ces variations temporelle, spatiale et individuelle, se décomposent en variations de processus, $\sigma_{processus}^2$ qui sont les variations d'un paramètre donné θ dans le temps, l'espace et selon des traits individuels, et les variations de l'échantillon $var \theta \theta$, qui sont les variations dues à l'estimation d'un paramètre à partir des données de l'échantillon (Franklin *et al.*, 2000 ; White, 2000). Lorsque l'intérêt se porte sur la variabilité naturelle (estimée comme variation de processus) des traits démographiques et des mesures de fitness, alors les variations de l'échantillon de données n'ont que peu d'intérêt. Elles doivent cependant être correctement traitées pour estimer les variations des processus.

La variation des processus dans les paramètres démographiques peut être décomposée en plusieurs composantes additionnelles d'intérêt (Franklin *et al.*, 2000), tel que :

$$\sigma_{processus}^2 = \sigma_{individuelle}^2 + \sigma_{temporelle}^2 + \sigma_{spatiale}^2$$

Une telle décomposition des composantes de la variance est appelée une analyse des composantes de la variance (Searle *et al.*, 1992).

Potentiellement l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'habitat peut influencer les variances temporelles et spatiales de la variance de processus d'un trait démographique. Il peut également exister des interactions entre ces variances, par exemple entre les variances d'origine individuelle et d'origine temporelle liée à la variation de l'habitat dans le temps (tous les individus ne réagissent pas forcément de la même manière lorsque l'habitat dans lequel ils évoluent change).

L'objectif des modèles mécanistes d'habitat est donc de déterminer l'importance relative des composantes de la variance tout en tenant compte des variations non-expliquées par chacun des facteurs (individuel, temporel, spatial) dans le modèle (Franklin *et al.*, 2000). Ces parts de variation, expliquées ou non, peuvent être représentées ainsi :

$$\sigma_{processus}^2 = \sigma_{modèle}^2 + \sigma_{résiduelle}^2$$

où $\sigma_{processus}^2$ représente chacune des variations des processus individuelle, spatiale ou temporelle, $\sigma_{modèle}^2$ la quantité de variation des processus théoriquement expliquée par le modèle d'habitat incorporant les facteurs considérés comme étant responsable de la variation, et $\sigma_{résiduelle}^2$ la quantité de variation $\sigma_{processus}^2$ non expliquée par le modèle.

L'intérêt ici est de comprendre l'importance des processus de variation dans les traits démographiques et de déterminer les facteurs d'habitat qui les affectent.

Fretwell & Lucas (1969) ont combiné les concepts d'habitat et de fitness des individus de façon que la qualité de l'habitat occupé par des individus d'une espèce donnée, soit liée à la contribution potentielle moyenne de cet habitat au pool génétique des générations futures. Selon la sélection d'habitat densité-dépendante, les individus devraient occuper uniquement les habitats qui maximisent leur fitness (Morris, 1989).

Si on suppose que le gradient de tous les habitats potentiellement favorables à une espèce est entièrement occupé, alors la théorie de l'IFD prédit que la variation du processus spatial (la variation entre les sites) dans le potentiel de la qualité de l'habitat (ou de la fitness) devrait être pratiquement nulle (Franklin *et al.*, 2000). Selon l'IDD, la qualité potentielle des habitats devrait être inégale entre les sites et la variation du processus spatial devrait alors être supérieure à zéro (Franklin *et al.*, 2000). Selon qu'une espèce suive une IFD ou une IDD, les implications pour la dynamique des populations seront importantes. Selon l'IFD les individus sont supposés avoir la même fitness (Fretwell & Lucas, 1969) et celle-ci est alors une fonction de l'habitat et de la densité (Franklin *et al.*, 2000). Selon l'IDD les individus dans des habitats de bonne qualité vont avoir une meilleure fitness et celle-ci est alors une fonction à la fois de l'individu et de l'habitat qu'il occupe (Franklin *et al.*, 2000).



Chapitre II

Matériel d'étude et méthodes

Contenu

II.1	Le site et le modèle d'étude	50
II.2	Les zones humides charentaises	50
	II.2.1 Un peu d'histoire.....	50
	II.2.2 Aujourd'hui	51
	II.2.3 Une multiplicité d'utilisateurs en interaction.....	55
	II.2.4 Milieux riches, corridors pour des oiseaux migrateurs	55
II.3	La Cigogne blanche, une espèce emblématique.....	55
	II.3.1 Petit historique de l'espèce en France et dans la zone d'étude.....	56
	II.3.2 Biologie de l'espèce.....	63
	II.3.3 Suivi de la population étudiée.....	67
II.4	Environnement et de la population de cigognes blanches	70
	II.4.1 Les données environnementales spatialisées et temporelles	72
	II.4.2 Paramètres démographiques utilisés en tant que covariables	83
II.5	Procédures analytiques.....	85
	II.5.1 Colinéarité des covariables.....	85
	II.5.2 Relations linéaires et non linéaires	86
	II.5.3 La sélection des modèles : statistiques descriptives et inférentielles.....	87
II.6	Les modèles d'habitat.....	89
	II.6.1 Justification de nos choix méthodologiques	89
	II.6.2 Modélisation de la probabilité de sélectionner un site de nidification.....	91
	II.6.3 Tester la sélection d'habitat densité-dépendante	93
	II.6.4 Autocorrélation spatiale	94
II.7	Modélisation des relations dynamiques entre population et environnement..	95
	II.7.1 Caractérisation des traits d'histoire de vie comme variables réponses	95
	II.7.2 Des modèles adaptés aux données	100
	II.7.3 Construction multi-échelle des modèles	101

II.1 Le site et le modèle d'étude

Cette thèse a porté sur l'utilisation de l'habitat d'un oiseau inféodé aux zones humides, la cigogne blanche *Ciconia ciconia*. Ce modèle biologique présente trois avantages par rapport à nos objectifs cités précédemment :

- Cette espèce fait l'objet d'un programme de suivi populationnel et individuel par capture-marquage-recapture effectué dans les zones humides de Charente-Maritime depuis plus de trente ans, initié par le Groupe Ornithologique Aunis-Saintonge (GOAS) et le Centre de Recherches par le Bagueage des Populations d'Oiseaux (CRBPO), actuellement poursuivi par le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC). Ce suivi permet d'avoir accès à la position et à l'état d'occupation de chaque nid depuis la première installation d'un couple reproducteur en 1978, et permet de connaître les histoires de vie d'un grand nombre d'individus et de nids.
- Cette espèce n'a été suivie que dans un but d'étude démographique de la population sur le long terme sans approche expérimentale ayant pu affecter la fécondité ou la survie des individus. Ce fait est important d'un point de vue conceptuel, car il est nécessaire de ne pas biaiser les paramètres démographiques d'une espèce lorsqu'on étudie les mécanismes de distribution.
- Il s'agit d'une espèce à forte valeur patrimoniale en France qui constitue un des rares exemples de populations ayant subi des effets néfastes des changements globaux suivis d'effets bénéfiques sur certaines populations aujourd'hui. Cette espèce, généraliste, protégée et peu prédatée est un parfait exemple d'une réussite, et ce qui peut sembler paradoxal, dans un milieu qui disparaît.
- Enfin cette espèce est particulièrement présente en zones humides, qui comme nous l'avons vu précédemment font parties des milieux sensibles qui sont et seront principalement touchés par les changements globaux. De plus, les zones humides sont d'un intérêt majeur en écologie de la conservation, notamment parce qu'elles hébergent une biodiversité particulièrement riche et qu'au cours des 30 dernières années elles ont diminué de moitié en Europe et dans le monde.

II.2 Les zones humides charentaises

II.2.1 Un peu d'histoire

Les zones marécageuses en France, avant que ne soient entrepris les grands travaux d'assèchement à la fin du XIX^{ème} siècle sous l'impulsion de la révolution industrielle, occupaient de vastes étendues. Ces étendues jouissaient d'une très mauvaise réputation et les transformer pour exploiter le sol semblait être la meilleure gestion pour ces terres humides, d'où leur forte régression (Bernard, 1994). Depuis plus de mille ans, les zones humides françaises ont profondément été modifiées, mais de manière différente dans l'espace et dans le temps. Dans les régions littorales comprises entre la Loire et la Gironde notamment, les premières modifications à grande échelle ont consisté à aménager des bassins pour la production salicole et à assécher les zones humides pour une utilisation agricole. Ces régions ont changé d'aspect à partir du Moyen Age (Bernard, 1994). Ces systèmes modifiés, mais biologiquement riches, avaient atteint un nouvel équilibre fragile, bien que ces paysages soient fondamentalement différents de ceux constitués par les marais d'origine (Bernard, 1994). Certains marais salés originels ont été drainés par des canaux à

ciel ouvert, devenant ainsi marais continentaux, puis marais temporaires, avant d'atteindre le stade dit « marais desséchés » (exemple du Marais Poitevin en région Poitou-Charentes). Malgré cette appellation, ces derniers étaient encore constitués de prairies temporairement inondables, intéressantes à la fois sur le plan économique (zone de pâture, production de lait), et biologique (parmi les zones françaises les plus importantes pour l'accueil des oiseaux d'eau). Récemment, les nouvelles techniques de drainage ont en quelques années fait basculer l'équilibre établi (pour exemple, de 1973 à 1990, dans le marais Poitevin, le pourcentage en surface de prairies est passé de 75 % à 40 %). L'agriculture s'est également développée durant le dernier siècle au niveau des marais charentais.

Finalement, en plus des arguments d'ordre agro-économique avancés pour transformer ces terres humides considérées comme improductives, l'argument de la salubrité publique (la peur des eaux stagnantes et le souci de la santé collective) pèsera lourd dans la destruction des marais (Bernard, 1994).

La prise de conscience de l'intérêt des zones humides en tant que zones de transition entre la terre et l'eau et leur rôle notamment dans la régulation des flux, des transferts et des échanges d'eau, n'a été que très récente dans les années 80, lors de l'adhésion de la France à la convention de Ramsar en 1986. Face à la disparition des zones humides et surtout au rythme de leur régression, une prise de conscience s'est déclenché, ainsi qu'un besoin d'agir pour leur sauvegarde.

II.2.2 Aujourd'hui ...

Les zones humides qui demeurent aujourd'hui en France ne sont pas, pour la plupart, des espaces « naturels » au sens strict du terme : elles sont le fruit des transformations faites par l'Homme au cours des siècles dans des buts précis (agriculture, pisciculture, saliculture, etc.).

La France, après avoir ratifié la convention de Ramsar, a également adhéré, en 2003, à l'AEWA (African-Eurasian Waterbird Agreement), accord sur la conservation des oiseaux d'eau migrateurs d'Afrique-Eurasie, traité international indépendant qui a été développé sous l'égide du Programme des Nations unies pour l'environnement (PNUE) et dans le cadre de la convention sur les espèces migratrices. Cette convention et cet accord concernent la protection et l'utilisation raisonnées des zones humides et la conservation des espèces d'oiseaux migrateurs écologiquement dépendantes de ces milieux le long de leurs itinéraires de migration et pendant leur reproduction.

Ces engagements internationaux en faveur de la conservation des oiseaux d'eau et de la préservation des zones humides se sont concrétisés en France par des mesures de protection. En ce qui concerne les zones humides en Charente-Maritime (**Figure II.1**), toutes les zones de marais ne sont pas concernées au même niveau en ce qui concerne leur statut de protection. Jusqu'à récemment, 5 à 15 % des surfaces en zone humide des abords de la Charente et de la Boutonne, et 15 à 25 % des surfaces en zones humides des marais de Rochefort, de Brouage et de la Seudre bénéficiaient d'une protection, contre 0 à 5 % pour les marais de l'Estuaire de la Gironde (Bernard, 1994). Par contre, pour chacune de ces zones, il est prévu que leur dégradation soit stoppée et que leur état soit stabilisé, voire

Chapitre II. Matériel d'étude et méthodes

amélioré, mis à part les marais de Rochefort qui sont catégorisés comme ayant un avenir incertain (Bernard, 1994). En effet, même dans le cas où des possibilités tangibles de stabilisation seraient identifiées, si d'autres facteurs identifiés prioritaires voyaient le jour (besoin de terre pour des cultures), alors les processus de stabilisation de ces zones humides pourraient se voir bloqués. Les marais charentais sont répartis en plusieurs catégories selon leur typologie (Bernard, 1994):

- Les marais de la Charente et la Boutonne sont de type « plaines humides mixtes liées aux cours d'eau »
- Les marais de Brouage et de Rochefort sont du type « marais agricoles aménagés »
- L'Estuaire de la Gironde correspond au type « grands estuaires »
- Les marais de la Seudre correspondent aux types « marais saumâtres aménagés ».

Ces différents marais sont tous considérés comme des zones humides nettement dégradées (Bernard, 1994).

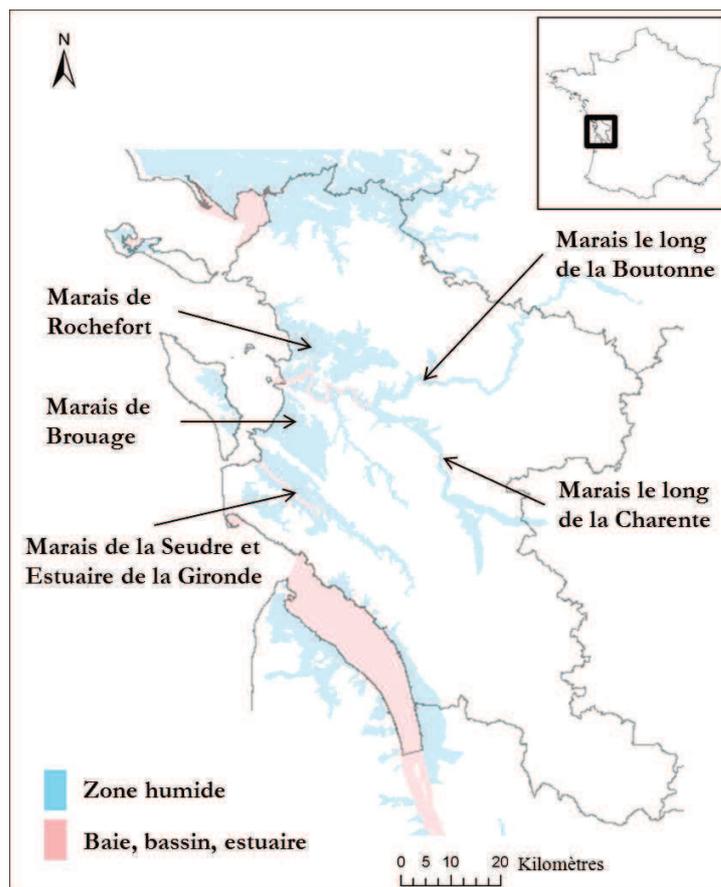


Figure II.1 : Cartographie des différentes zones humides en France identifiées à partir d'inventaires nationaux. Le rectangle noir situe le département de la Charente-Maritime et les ellipses de couleur représentent chacune l'une des cinq zones de marais où nous avons effectué nos travaux sur le terrain. Source : d'après le site interactif du Forum des Marais Atlantiques (<http://www.sig.forum-marais-atl.com/RPDZH.php>).





II.2.3 Une multiplicité d'utilisateurs en interaction

Aujourd'hui, outre les nombreuses fonctions et services marchands et environnementaux que rendent les zones humides (*cf.* chapitre I), elles rendent également des services culturels (Aoubid & Gaubert, 2001). Il peut s'agir de services récréatifs ou éducatifs, les zones humides étant des milieux très utilisés pour la pratique de diverses activités récréatives (chasse, pêche, navigation, tourisme, naturalisme). Ces activités peuvent générer un profit important qui va peser dans la balance au moment où des décisions doivent être prises concernant ces milieux. Les zones humides sont également des milieux propices pour l'enseignement de la biodiversité, de la dynamique et du fonctionnement des écosystèmes (Aoubid & Gaubert, 2001). De par le nombre d'usagers dans ces milieux, les conflits d'usages peuvent être nombreux, avec des implications parfois conséquentes pour la mise en place des différentes mesures de protection et pour la faune sauvage.

II.2.4 Milieux riches, corridors pour des oiseaux migrateurs

Les zones humides étant parmi les milieux naturels les plus riches et les plus productifs au monde, tracent à la surface de la Terre des corridors que suivent depuis des siècles les oiseaux migrateurs (Gibbs, 2000 ; Elphick, 2007). La France est l'un des pays européens qui voit passer le plus grand nombre d'oiseaux migrateurs paléarctiques entre leurs zones de reproduction, qui peuvent s'étendre jusqu'aux confins de la Sibérie, et leurs zones d'hivernage jusqu'à l'extrémité sud du continent africain (Elphick, 2007 ; Zwarts *et al.*, 2009). La survie de ces oiseaux et le maintien des populations dépendent d'un vaste réseau de zones humides, certaines étant utilisées seulement quelques jours pour des haltes migratoires, d'autres étant utilisées pour la reproduction. Ces zones doivent donc être protégées des altérations ou des destructions sans quoi la pérennité des populations d'oiseaux migrateurs qui en dépendent risque d'être menacée. Actuellement, plus de 150 espèces d'oiseaux fréquentent les marais charentais. C'est un lieu privilégié de nidification et également de migration et de stationnement pour une partie des populations européennes. Parmi ces oiseaux migrateurs, après avoir déserté la région pendant plusieurs décennies, la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* y revient nicher depuis 1978 (Barbraud, 1978).

II.3 La Cigogne blanche, une espèce emblématique

Qui n'a jamais vécu sans voir, lire, ou entendre parler de la Cigogne blanche ? L'image de cet oiseau sauvage, mais proche de l'Homme, est connue de tous et depuis de longue date autour de mythes, traditions et croyances anciennes. C'est un oiseau qui a fasciné et qui fascine encore qui le côtoie ! Aujourd'hui, à l'automne et au printemps, il n'est plus rare de rencontrer cet oiseau dans la plupart des marais français. Et pourtant, la Cigogne blanche revient de loin, même si sa présence en France aujourd'hui ne semble plus exceptionnelle.

II.3.1 Petit historique de l'espèce en France et dans la zone d'étude

II.3.1.1 Avant 1974

Les premiers écrits attestant de la présence de la Cigogne blanche en France datent du XIII^{ème} siècle et concernent l'Alsace. Elle est ensuite signalée de manière sporadique comme nichant dans d'autres régions de France comme la Lorraine et la Bourgogne au XV^{ème} siècle, puis également en Champagne-Ardenne, Picardie et en Bretagne au XIX^{ème} siècle. Il n'existe cependant que très peu d'écrits attestant de la présence de cet oiseau avant le XX^{ème} siècle (Yeatman, 1971 ; informations synthétisées dans Roi, 2007). Aussi, les rares chiffres dénotant de la présence de la Cigogne blanche en France avant le XX^{ème} siècle sont probablement sous-estimés au vu de l'étendue massive des zones humides avant les travaux importants d'assèchement de la fin du XIX^{ème} siècle (Géroutet 1978). En Poitou-Charentes, la cigogne apparaît seulement en tant qu'oiseau de passage au cours de sa migration à partir du milieu du XIX^{ème} siècle.

Les données disponibles au cours du XX^{ème} siècle présentent la Cigogne blanche comme nicheuse en faibles effectifs en Normandie, Picardie, Champagne-Ardenne, Lorraine, et Franche-Comté entre les années 1925 et 1935 (Yeatman, 1971 ; informations d'observateurs rassemblées dans Muller & Schierer, 2002). Outre ces régions, entre 1940 et 1950, quelques couples s'installent de façon très ponctuelle dans d'autres régions (Nord-Pas-de Calais, Pays-de-la-Loire) (Kowalski, 1971 ; Tombal, 1996). En Alsace, alors que la population est signalée en régression dès les années 1901, les effectifs atteignent 150 nids environ entre les années 1927-1932. En 1937 sont recensés 120 nids (Heim de Balsac, 1934 ; Zuber, 1938). A partir de 1948 commence un recensement systématique de cette espèce en Alsace, laquelle héberge 151 couples nicheurs à cette date (Schieerer, 1971 ; Yeatman, 1976). A partir de là va s'en suivre un recul assez rapide de la population alsacienne comme partout en France. En effet, en 1950, 103 couples nicheurs sont recensés et 98 en 1954 (Schieerer, 1971 ; 1986). Dans les années 1960, une nouvelle remontée des effectifs apparaît avec 145 couples recensés en Alsace et quelques nouveaux cas de nidification isolée en Charente-Maritime et seules quelques observations sporadiques isolées sont mentionnées en Champagne-Ardenne, Lorraine, Bourgogne, Normandie, Bretagne, Aquitaine et Rhône-Alpes (Muller & Schierer, 2002). Les effectives de cigognes nicheuses rechutent ensuite rapidement pour atteindre 9 couples en Alsace en 1974 (Schieerer, 1975 ; 1986), et un couple en Aquitaine, en Bretagne et en Normandie. Cette année fut une année catastrophique pour la Cigogne blanche en France et elle laissait entrevoir l'extinction de l'espèce (Yeatman, 1976 ; Schierer, 1986). Ce déclin s'est produit dans toute l'Europe occidentale à la même période (Bairlein 1991).

II.3.1.2 Raisons du déclin

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la disparition progressive de la Cigogne blanche des paysages français, tout comme celle des populations de l'Europe de l'Ouest lors des années 1970. La plupart des causes de mortalité trouvent leur origine dans les activités humaines et dans des changements important au niveau du climat.

II.3.1.2.1 A cause des activités humaines...

On l'a vu précédemment, à partir de la révolution industrielle, l'augmentation des besoins de consommation humaine et la modernisation de l'agriculture ont engendré une modification profonde des paysages français dont les zones humides, ce qui n'a pas favorisé la cigogne. Cette modification a été accompagnée du remembrement des parcelles de terres, de l'élimination des haies, de l'assèchement des marais, de l'appauvrissement et la pollution des sols (Aoubid & Gaubert, 2001), ce qui a contribué à l'uniformisation des paysages et à la spécialisation des pratiques agricoles vers des modes de cultures uniques (Gibbs, 2000 ; Tilman *et al.*, 2001 ; Eppink *et al.*, 2004). Toutes ces modifications ont fortement contribué à faire diminuer voire disparaître, des sources de nourriture, des lieux de haltes migratoires et de reproduction pour la Cigogne blanche (Dallinga & Schoenmakers, 1987 ; Senra & Alés, 1992). Un exemple de modification des paysages de zones humides est celui des Rieds alsaciens¹ où la destruction des prairies humides sur ces sites de nidification a entraîné la raréfaction de la nourriture et une baisse de la productivité des cigognes (Jakob, 1992, Massemin-Challet *et al.*, 2006). D'un point de vue démographique Lebreton (1981) montra qu'une importante diminution de la survie des adultes au cours de l'hivernage accompagnée d'une baisse de la fécondité et d'un rajeunissement des reproducteurs a entraîné la forte régression de la population alsacienne dans les années 70.

Le développement des lignes électriques associé à l'accroissement de l'urbanisation a provoqué et provoque encore aujourd'hui la mort de nombreuses cigognes chaque année (Dallinga & Schoenmakers, 1987 ; Feld, 1991 ; Fiedler, 1991 ; Garrido & Fernandez-Cruz, 2003), ce qui peut avoir des conséquences sur les paramètres démographiques de certaines populations (Schaub & Pradel, 2004). Ces mortalités se produisent soit parce que les oiseaux entrent en collision avec les lignes à haute et moyenne tension, soit, plus fréquemment, parce qu'ils s'électrocutent directement en cherchant à se percher ou à construire un nid sur un poteau électrique. Aujourd'hui, certains systèmes installés autour des câbles électriques et sur les poteaux diminuent ces cas de mortalité.

Enfin, de manière plus anecdotique mais difficilement quantifiable, l'indépendance des états d'Afrique de l'Ouest dans les années 1950-1960 et la multiplication des armes à feu dans ces pays ont contribué à une mortalité plus élevée de cigognes en période d'hivernage par acte de chasse (Schierer, 1972 ; Géroudet, 1978 ; Fry, 1982).

II.3.1.2.2 ...et les humeurs climatiques

L'Afrique sub-saharienne est régulièrement soumise à des épisodes de sécheresse faisant diminuer la ressource en eau, ce qui constitue un risque majeur pour les oiseaux hivernants. En effet, sur les zones d'hivernage au Sahel, les précipitations (**Figure II.2**) vont intégralement déterminer le développement de la végétation, l'abondance des espèces qui s'en nourrissent et celle de leurs prédateurs. Ainsi la cigogne est très sensible aux conditions climatiques en hivernage, en particulier au Sahel.

¹ La dénomination ried s'applique à des régions de prés inondables et, ou de forêts tunnels à la végétation luxuriante en pays tempérés. Le « Petit Ried », au nord de Strasbourg, et le « Grand Ried », au sud, ont été modelés par les divagations du Rhin dans sa zone d'épandage, avant sa canalisation.

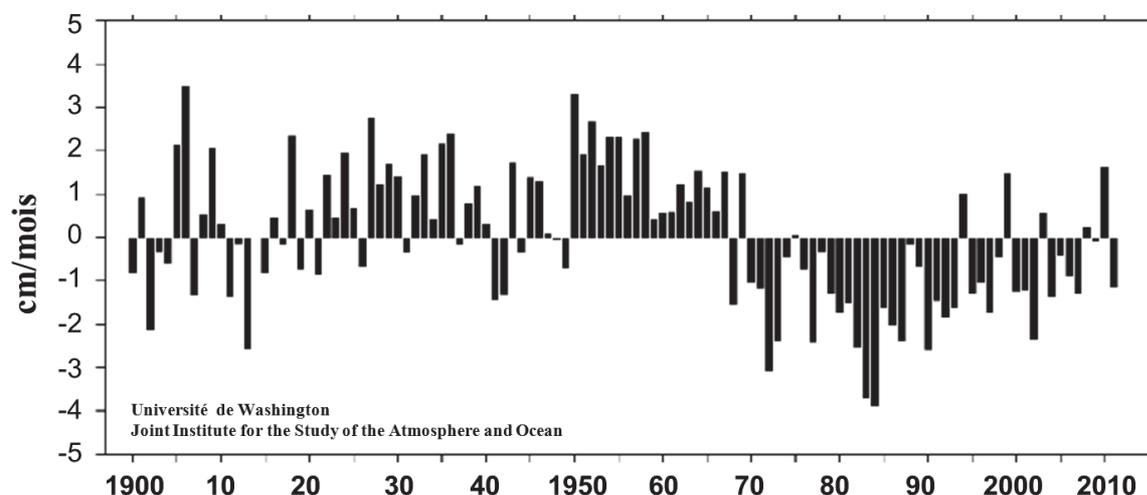


Figure II.2 : Variations des anomalies de pr cipitation au Sahel au cours du dernier si cle. D'apr s <http://jisao.washington.edu/data/sabel/>

Dans cette r gion, la pluie est un facteur environnemental limitant la survie des cigognes (Dallinga & Schoenmakers, 1985 ; Bairlein, 1991 ; Kanyamibwa *et al.*, 1990, 1993 ; Barbraud *et al.*, 1999 ; Schaub *et al.*, 2005 ; S tther *et al.*, 2006), ainsi que celle d'autres populations d'oiseaux migrateurs du pal arctique (Newton, 1998, 2004, 2007 ; Grosbois *et al.*, 2006). L' pisode de s cheresse tr s marqu  qui a eu lieu entre les ann es 1970 et 1990 au Sahel, concorde avec la forte mortalit  des cigognes en Europe de l'Ouest des ann es 1970 (**Figure II.2** ; L'Hote *et al.* 2002).

II.3.1.3 Le retour d'une esp ce qui a fr l  l'extinction

Apr s cette inqui tante dynamique n gative des cigognes blanches nicheuses en France, la tendance s'est compl tement invers e dans les ann es 1980 (**Figure II.3 et II.4**). D'abord en Alsace, o  les effectifs de la population  taient remont s   146 couples nicheurs en 1990 (Schierer, 1992), mais  galement en Aquitaine (Roques & Petit, 1992), puis dans d'autres r gions de France (M ller & Schierer 2002), dont en Charente-Maritime (Barbraud, 1992).

Les conditions climatiques au Sahel   partir des ann es 1990 sont devenues plus favorable et moins contraignantes pour les populations de Cigogne blanche, avec une augmentation progressive des pr cipitations sur la zone (Ozer *et al.* 2003) et une diminution progressive de l'impact des conditions au Sahel sur la survie des cigognes (Nevoux *et al.*, 2008). Il s'en est suivi une augmentation de la survie des individus hivernant en Afrique et par cons quent une r percussion sur les effectifs reproducteurs en Europe de l'Ouest (Nevoux *et al.*, 2008). La chute des effectifs de cigognes, oiseau embl matique, partout en France a mobilis  une partie de l'opinion publique et les Hommes ont pris certaines mesures qui ont contribu    la stabilisation des populations dans un premier temps, celles-ci ayant tr s certainement contribu    son augmentation dans un second temps.

II.3 La Cigogne blanche, une espèce emblématique

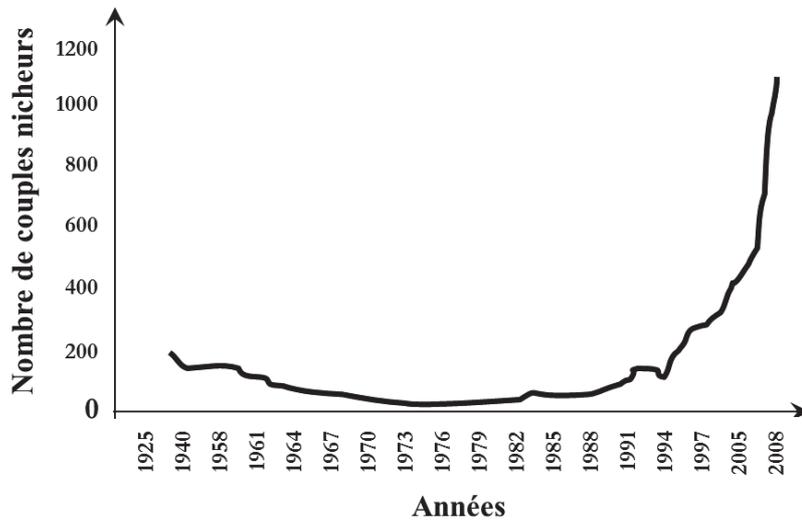


Figure II.3 : Variations temporelles du nombre de couples nicheurs de cigognes blanches en France

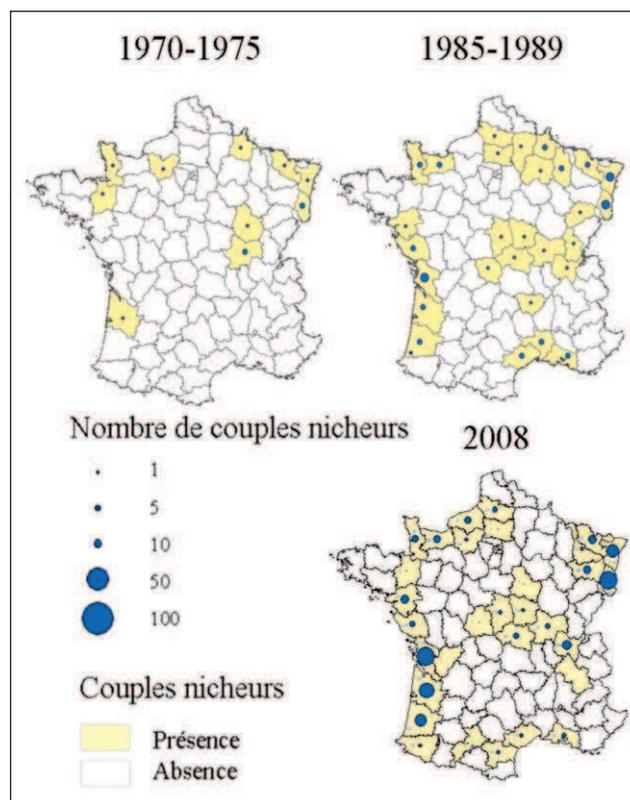


Figure II.4 : Variations spatiales du nombre de couples nicheurs de cigognes blanches en France.

Chapitre II. Matériel d'étude et méthodes

La première mesure a consisté au renforcement des populations en Alsace. En effet, suite à la régression catastrophique de cette population, une expérience de réintroduction a été initiée dans les années 1950 en prélevant des œufs dans des nids au Maroc pour les mettre à incuber artificiellement en Alsace (Strasbourg), ce qui a échoué (Schierer, 1992). En 1957 la tentative a été renouvelée, mais en important des cigogneaux et non des œufs. Cette tentative réussie a été réitérée 4 années de suite avec un total de 99 jeunes cigognes nées en Algérie qui ont été élevées en Alsace jusqu'à leur envol (Schierer, 1992). Par la suite, c'est en utilisant des enclos de réintroduction que la population alsacienne a été renforcée avec des oiseaux locaux. Des couples reproducteurs étaient maintenus en captivité et leurs progénitures étaient relâchées en liberté après leur envol. Ces jeunes oiseaux étaient alors capables de partir en migration, comme ceux nées en milieu naturel en dehors des enclos, et sont revenus après quelques années se reproduire dans leur région d'origine pour la plupart, avec quelques cas de dispersion (Schierer, 1992). Les oiseaux adultes maintenus en captivité pendant plusieurs années à des fins de reproduction pour le renforcement des populations ont perdu leur instinct migratoire. Aussi, ils ont été relâchés et des plateformes artificielles ont été créées pour faciliter leur installation dans le milieu naturel. Chaque hiver le manque de nourriture naturelle pour ces cigognes était comblé par des nourrissages artificiels (Schierer, 1992). La prise de conscience de l'intérêt des zones humides à ces mêmes périodes a contribué à ce que les zones humides restantes soient préservées, limitant ainsi la perte d'habitat pour de nombreux oiseaux d'eau dont les cigognes.

Enfin, grâce au baguage, l'observation en France de cigognes baguées à l'étranger a montré que les effectifs français ont été renforcés par des individus originaires de l'Est et également du Sud de l'Europe (Bairlein 1991 ; Schmid *et al.*, 1998 ; Schulz, 1999). En effet, certaines cigognes pionnières, qui n'obéissent pas à la philopatrie, sont allées à la recherche de nouveaux territoires, dont la France. En Suisse, comme en Allemagne, les mesures de renforcement des populations débutées dans les années 1950 - alors que cette espèce se trouvait également au bord de l'extinction, par l'aménagement de vastes volières, servant là aussi au maintien en captivité des couples de cigognes et leur progéniture pendant plusieurs années - a permis d'éviter à ces oiseaux le risque de périr au cours de leur migration, et à contribuer à la multiplication des naissances, à l'augmentation des populations locales, en les sédentarisant, par perte de leur instinct de migration (Schmid *et al.*, 1998 ; Schulz, 1999). Le rétablissement progressif des populations de Cigogne blanche dans ces pays, au milieu des années 1990, a contribué au renfort des populations françaises. En ce qui concerne les cigognes d'Espagne, il a été beaucoup plus difficile de les identifier, car tous les cigogneaux de la péninsule ibérique ne sont pas bagués pour des raisons logistiques et économiques, à cause de la taille des populations espagnoles (il s'agit du pays d'Europe de l'Ouest qui compte le plus grand nombre de couples nicheurs avec environ 8000 nids en 1990). Etant donné que les Cigognes françaises, hollandaises (en nombre beaucoup plus limité, Schulz, 1999), suisses et allemandes étaient en majorité baguées, il est fort probable que les cigognes qui sont venues s'installer et s'installent encore sur la façade atlantique soient originaires d'Espagne (Martinez Rodriguez, 1995 ; Snow & Perrins, 1998). En France, la mise en place de plateformes artificielles a également été un facteur de retour de l'espèce, favorisant ainsi leur installation en augmentant la disponibilité de support pour leur nidification (Barbraud & Barbraud, 1991 ; Barbraud *et al.*, 1999).

Enfin, d'autres facteurs, tel que l'accessibilité à de nouvelles ressources alimentaires, ont largement contribué au renforcement des populations françaises. Nous citerons notamment l'introduction des écrevisses, espèces exotiques envahissantes (**Encadré 2** chapitre I), qui ont largement colonisé l'ensemble des marais français, et ont contribué, en tant que proies, à rendre une nouvelle ressource disponible pour beaucoup de prédateurs des marais, dont la Cigogne blanche (Géroudet, 1994 ; Barbraud & Barbraud, 1997 ; Barbraud *et al.*, 2002 ; 2003). Cet oiseau a également su profiter de la présence de vastes décharges à ciel ouvert, en France et en Espagne notamment, encore en fonction pour certaines, pour s'alimenter, imitant milans et goélands. Même si des cas de mortalité de certains oiseaux ont été recensés, à cause d'ingestion de débris nocifs et non assimilables par la Cigogne (Peris, 2003), la présence de ces décharges à ciel ouvert avec leurs déchets organiques comestibles reste très bénéfique pour ces oiseaux, contribuant à 68% de leurs besoins alimentaires (Blanco, 1996 ; Tortosa *et al.*, 2002). Il a été noté que cette ressource de nourriture disponible toute l'année a contribué à la modification des conditions d'hivernage de la cigogne (Martinez Rodriguez, 1995 ; Archaux *et al.*, 2004 ; Gordo *et al.*, 2007).

II.3.1.4 L'installation de la Cigogne blanche en Charente-Maritime

Les zones humides charentaises présentent d'excellentes conditions de reproduction pour les cigognes, notamment parce qu'elles sont pour une grande part recouvertes de prairies humides (Ximenès *et al.*, 2007). De plus, la région est située sur la route migratoire ouest européenne des oiseaux, ce qui contribue largement à ce que des individus visitent la zone et décident de venir s'y reproduire. La Cigogne blanche a toujours été observée dans ce département en migration avec quelques cas isolés de reproduction au cours des années 1960 (Barbraud & Barbraud 1991). A partir de l'année 1978 l'espèce a commencé à se reproduire de manière régulière avec une première reproduction qui s'est déroulée dans le marais de Brouage (Barbraud, 1978 ; Barbraud & Barbraud, 1987). Le nombre de nids avec reproduction a ensuite augmenté de manière régulière jusqu'à atteindre un minimum de 320 en 2012 dans l'ensemble des marais charentais.

Lors de l'installation du premier couple reproducteur le faible nombre de supports favorables à l'installation de nids (disparition de nombreuses haies, graphiose des ormes) et le statut précaire de la population à l'échelle ouest européenne a stimulé la construction et la pose de plateformes artificielles.

Ceci a probablement permis de donner un coup de pouce à l'installation de plusieurs couples nicheurs et de fidéliser un nombre de couple croissant sur la zone (Barbraud *et al.*, 1999). La mise en place des plateformes a été faite dans la zone d'étude de 1980 à 1996 en veillant à ne pas entraîner une densité trop forte de couples nicheurs en les installant à une distance minimum d'1 km les unes des autres. Au cours de ces années à partir du mois de février (arrivée des reproducteurs) une prospection de terrain permettait de repérer les nouveaux reproducteurs potentiels et d'estimer le manque de support. A cette occasion, avec l'accord des propriétaires fonciers, il a été possible petit à petit d'installer environ 70 plateformes sur les 15 ans. Au cours des dernières années les nouvelles installations étaient plus sporadiques jusqu'à l'arrêt en 1996 d'installation de nouvelles plateformes. On estime

qu'en 1990, la quasi-totalité des plateformes étaient déjà en place. Les installations ont principalement été effectuées par le GOAS et la LPO (Ligue pour la Protection des Oiseaux) mais également par des particuliers espérant voir un couple de cigognes nicher dans leur jardin ou champ (Barbraud & Barbraud, 1991).

Durant la période d'installation massive des plateformes artificielles (1980-1996), le nombre de nids sur des supports artificiels a toujours été supérieur au nombre de nids occupés sur des supports naturels. Par conséquent, la disponibilité des supports de nidification n'était pas un facteur limitant pour les cigognes blanches qui avaient l'intention de se reproduire (Barbraud *et al.*, 1999). La mise en place de plateformes n'a pas empêché les cigognes blanches d'utiliser des structures naturelles ou artificielles (par exemple, des pylônes électriques) pour nicher en Charente-Maritime. Entre les années 1980 et les années 2000, la proportion de nids construits sur des structures artificielles (plateformes, pylônes électriques et bâtiments) est ainsi passée de 90 % à 53 %, alors que les constructions sur des arbres sont passées de 10 % à 47% (Annexe 5). Suite à l'ouragan Martin de décembre 1999 dans l'Ouest de la France et aux vents violents qui ont cassé ou décapité de nombreux arbres, les cigognes ont utilisé ces nouveaux supports disponibles pour installer leur nid (en 2011, 185 nids sont sur des arbres contre 98 sur plateformes artificielles). Parallèlement, le nombre de nids installés sur les pylônes électriques a augmenté pour atteindre 32 nids en 2011. Ces lignes électriques haute tension ont été installées dans les marais charentais avant 1990 et équipées de dispositifs de protection contre la collision et l'électrocution afin de limiter la mortalité aviaire.

II.3.1.5 Origine des cigognes nichant en Charente-Maritime

Le baguage des oiseaux initié dans tous les pays européens a permis de répondre en partie à cette question. En Charente-Maritime, le baguage a débuté en 1982 sous l'égide d'un programme du CRBPO (Centre de Recherches par le Bagueage des Populations d'Oiseaux). Au fur et à mesure des années, des individus bagués dans d'autres départements français et dans d'autres pays européens (Espagne, Suisse, Pays-Bas, Pologne, Hollande) ont été observés se reproduisant en Charente-Maritime (Barbraud *et al.*, 1999). Cependant l'augmentation de la population nicheuse locale a fortement contribué au retour de nombreux poussins revenant se reproduire à proximité de leur lieu de naissance, la Cigogne blanche étant une espèce philopatride (Barbraud *et al.*, 1999). Contrairement à ce qui a été fait en Alsace ou dans d'autres pays européens, aucun renforcement de population n'a été effectué en Charente-Maritime.

II.3.2 Biologie de l'espèce

II.3.2.1 Répartition, cycle annuel et migration

La Cigogne blanche fait partie des Ciconiiformes et est largement présente dans toute l'Europe où elle se reproduit pendant l'été (**Figure II.5**). Les individus pèsent de 3 à 3.5 kg pour une envergure de 195 à 215 cm. Elle pond en moyenne 3 à 5 œufs (7 au maximum), chaque œuf étant pondu avec un écart de 48h (Schierer, 1967). L'incubation dure entre 30 à 32 jours (Schierer, 1967). Le nombre de jeunes à l'envol est en moyenne de 3 à 4 et peut atteindre 6 jeunes dans de rares cas. L'élevage des jeunes avant envol va durer de 54 à 68 jours (Schierer, 1967). Comme l'incubation débute dès la ponte du premier œuf, il existe des différences importantes de taille entre les poussins d'une même nichée. Incubation et élevage sont assurés par les deux adultes qui se relayent régulièrement.

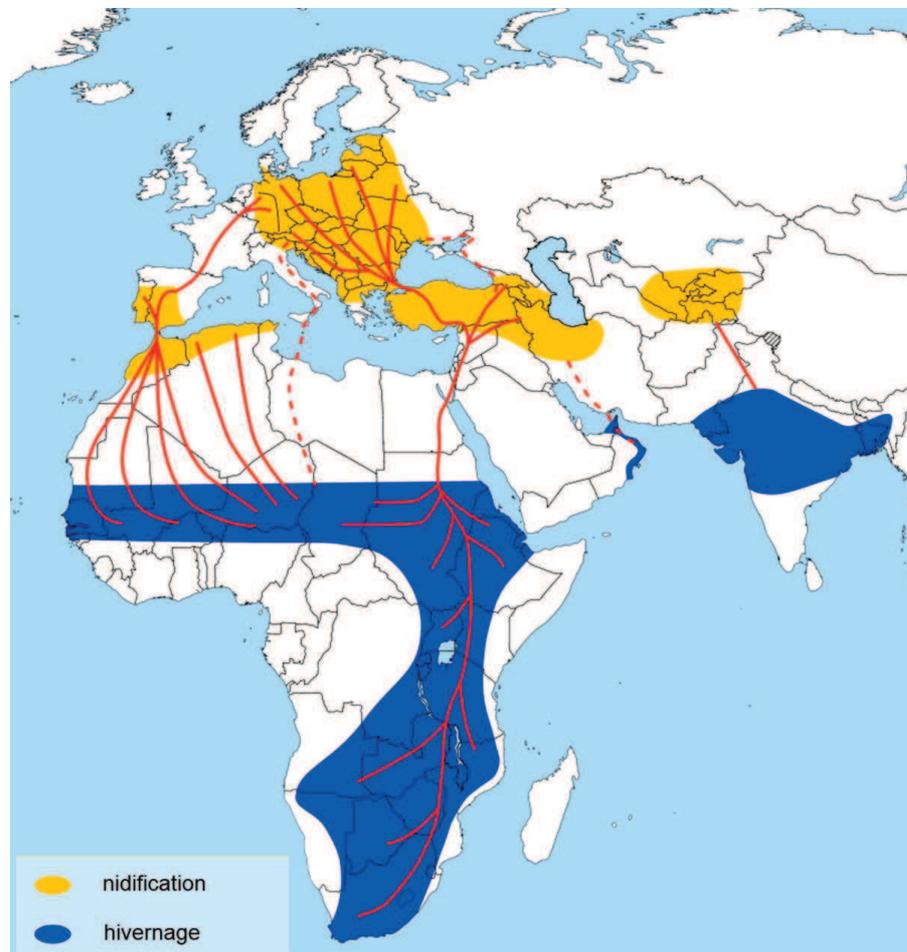


Figure II.5 : Distribution de la Cigogne blanche. Les zones de reproduction sont indiquées en jaune, les zones d'hivernage en bleu et les principales voies migratoires en rouge. Les populations se reproduisant dans le Turkestan et hivernant en Inde appartiennent à la sous-espèce *Ciconia ciconia asiatica*, les autres populations à la sous-espèce *Ciconia ciconia ciconia*. Modifié d'après [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:White Stork_distribution_map-fr.svg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:White_Stork_distribution_map-fr.svg)

La Cigogne blanche est un oiseau migrateur longévif, l'espérance de vie en milieu sauvage pouvant dépasser 20 ans et le record de longévité étant de 39 ans (Fransson *et al.*, 2010 ; <http://www.euring.org>). Elle migre en hiver vers l'Afrique via deux principales voies de migration. L'une concerne les populations d'Europe de l'Ouest (Allemagne occidentale, France, Espagne, Portugal) qui passent par le détroit de Gibraltar pour gagner des zones d'hivernage au Sahel occidental.

L'autre concerne les populations d'Europe de l'Est (Allemagne, Suisse, Hongrie, Pologne...) qui contournent la Méditerranée par l'Israël via le détroit du Bosphore pour aller rejoindre des zones d'hivernage en Afrique de l'Est et parfois même jusqu'en Afrique du Sud (Géroudet, 1994 ; Berthold *et al.*, 2001, 2002, 2004). Depuis quelques années un nombre croissant d'oiseaux hivernent en Europe du sud où ne partent de leur aire de reproduction que pendant une période très courte d'un mois tout au plus (Schierer, 1991 ; Tortosa *et al.*, 1995 ; Archaux *et al.*, 2004 ; Fiedler *et al.*, 2004).

II.3.2.2 Régime alimentaire

La Cigogne blanche possède un large éventail de proies pour se nourrir et nourrir sa progéniture. Elle est un prédateur actif, recherchant sa nourriture en parcourant les zones alimentaires. Sur les zones de reproduction, elle consomme principalement des vers de terre, des insectes aquatiques, des amphibiens, des petits crustacés et des micromammifères (Cramp & Simmons, 1977 ; Géroudet, 1994 ; Barbraud & Barbraud, 1997 ; Antczak *et al.*, 2002 ; Barbraud *et al.*, 2002). Elle est opportuniste et est capable de s'installer dans des zones urbanisées (Géroudet, 1994), profitant ainsi des décharges à ciel ouvert pour s'alimenter (Tortosa *et al.*, 2002 ; Archaux *et al.*, 2004). Dans certaines parties de son aire de reproduction son régime alimentaire dépend aujourd'hui beaucoup des écrevisses américaine et de Louisiane, comme cela est le cas en Charente-Maritime (**Encadré 2**, chapitre I, Barbraud *et al.*, 2002). Sur les zones d'hivernage et de migration, dans la zone sahéenne, elle consomme principalement des insectes (sauterelles et criquets essentiellement). Avec la présence des décharges à ciel ouvert, en Espagne notamment, les cigognes sont observées en grand nombre sur ces sites, se nourrissant de déchets non comestibles, et des matières organiques qu'elles digèrent très bien, au point d'hiverner sur ces zones. (Cramp & Simmons, 1977 ; Martinez Rodriguez, 1995 ; Ciach & Kruszyk 2010). La Cigogne blanche est donc une espèce assez généraliste, opportuniste.

II.3.2.3 Distance de recherche alimentaire

Pendant la reproduction, les cigognes blanches sont des animaux s'alimentant depuis une place centrale (« central-place foragers »). La qualité du patch utilisé par les individus pour se nourrir et la distance de ce patch au nid sont des paramètres importants qui influencent l'apport énergétique délivré aux poussins (Johst *et al.*, 2001). En moyenne, la distance de recherche alimentaire est de 1 à 2 km et ne dépasse généralement pas les 5 km autour du nid (Alonso *et al.*, 1991 ; Johst *et al.*, 2001 ; Denac, 2006). Dans la zone d'étude sur laquelle nous avons travaillé il arrive très fréquemment de voir les cigognes se nourrir à une distance inférieure à 500 m de leur nid (**Annexe 5**).





II.3.2.4 Colonialité et territorialité

Dans son aire de distribution la Cigogne blanche peut nicher en colonie avec plusieurs nids à quelques mètres les uns des autres sur un même arbre ou sur un même bâtiment (Jovani & Tella, 2007) ou de façon isolée, les nids étant séparés les uns des autres de plusieurs centaines de mètres ou kilomètres (Johst et al., 2001). Dans la zone d'étude la totalité des nids étaient isolés jusqu'à l'année 2000, la distance moyenne entre les nids étant de $1,9 \pm 1,7$ km. Malgré l'installation de la première colonie en 2000 (un arbre avec deux nids) et jusqu'à quatre colonies en 2006 (12, 5, 5 et 3 nids), la majorité des nids dans la zone d'étude (98% en 2000 et 86% en 2006) restent isolés (Annexe 5).

Bien que les cigognes puissent choisir de s'établir en colonie, elles s'installent surtout de manière isolée en Charente-Maritime, où elles développent un comportement de territorialité très marqué pour ces nids isolés (Carrascal et al., 1990). Les cigognes vont défendre un territoire de plusieurs dizaines voire centaines de mètres autour de leur nid, alors que lorsqu'elles nichent en colonie, ce comportement n'est que très peu marqué : elles se limiteront à défendre l'emplacement de leur nid uniquement (observations personnelles). Sur les sites d'alimentation, par contre, la cigogne a un comportement de territorialité beaucoup moins marqué. Au contraire, même si elles s'alimentent parfois en solitaire, des groupes de cigognes sont régulièrement observés, en période de reproduction, en train de s'alimenter ensemble. Il n'est pas rare d'observer des cigognes en vol qui, à la vue d'autres oiseaux s'alimentant, descendent faire de même. Carrascal et al. (1990) a d'ailleurs montré que plus la taille du groupe en train de se nourrir augmente, plus les cigognes en tirent un bénéfice, privilégiant la recherche de nourriture à la vigilance. Ils ont également montré, que plus la distance d'alimentation par rapport à la zone de nidification était élevée, plus la taille de l'agrégation pour l'alimentation était importante. La cigogne semble donc pouvoir tolérer ses congénères et modifier son comportement en fonction d'une réponse à une pression de prédation et comme une stratégie pour améliorer son efficacité à rechercher son alimentation (Carrascal et al., 1990).

II.3.3 Suivi de la population étudiée

II.3.3.1 Recensement des nids

A partir de 1978 (installation du premier couple reproducteur) une étude démographique sur le long terme a été mise en place (Barbraud, et al. 1999). Chaque année, deux à trois observateurs suivent d'une manière quasi-exhaustive tous les nids de cigognes blanches qui ont été occupés au moins une fois au cours des années précédentes et tous les lieux qui pourraient accueillir des cigognes blanches. Chaque nid détecté est géo-référencé. Les nids étant faciles à détecter en raison de leur grande taille et de celle des oiseaux, nous estimons que seule une infime proportion de nids n'a pu être détectée chaque année étant donné le nombre de passages de prospection effectués lors de la période de reproduction. Nous avons ainsi estimé que > 99 % des couples ont été détectés jusqu'au début des années 2000 (Nevoux et al., 2008). Par la suite, étant donné la forte croissance de la population (Figure II.6), nous avons estimé pouvoir manquer un maximum de 2% des nids (Annexe 5).

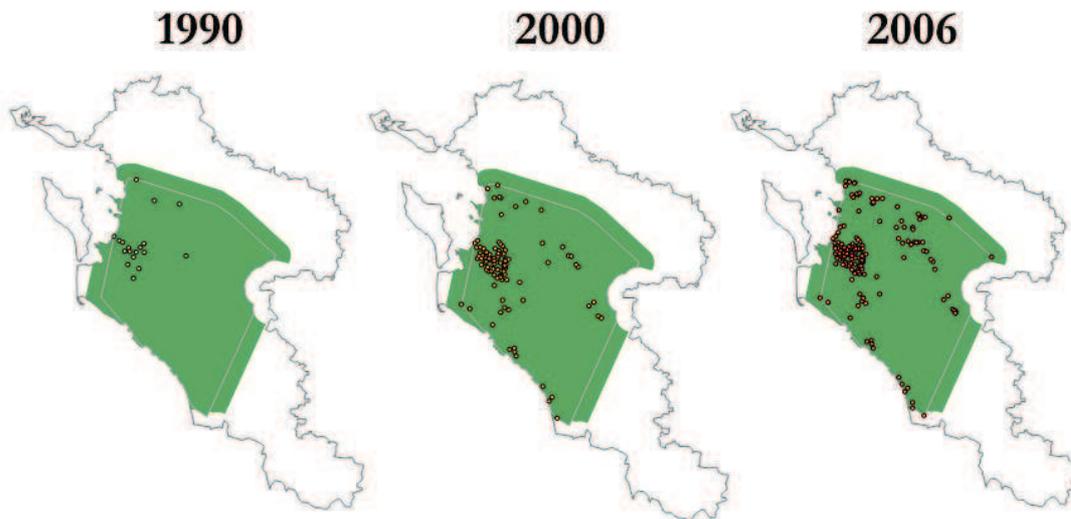
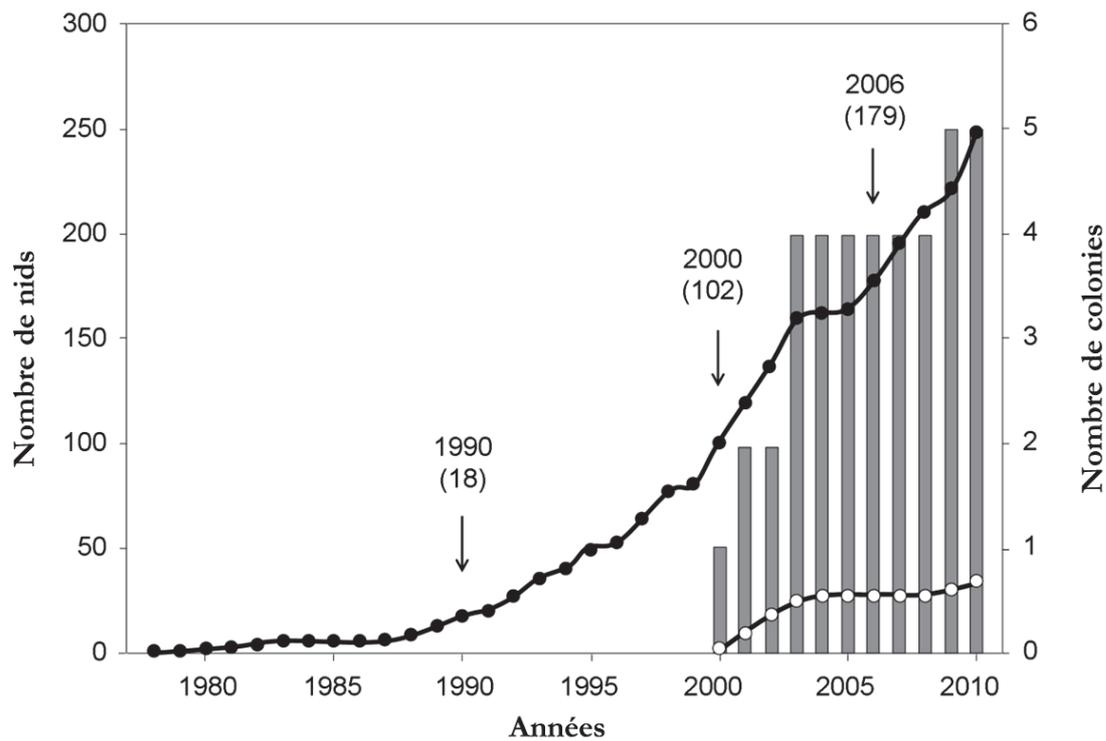


Figure II.6: (En haut) Nombre de nids de Cigogne blanche recensés chaque année en Charente-Maritime depuis 1978. Les cercles noirs représentent la variation du nombre de nids recensés chaque année. Les flèches indiquent 3 années (1990, 2000 et 2006) pour lesquelles des données sur l'habitat des cigognes étaient disponibles (données que nous avons utilisées par la suite pour effectuer nos modèles d'habitats). Les barres grises représentent le nombre de colonies dans la zone d'étude, associé au nombre de nids par rapport aux nombre de colonies dans la même période (représenté par les cercles blancs). (Source : **Annexe 5**), (en bas) Cartes de répartition des nids de Cigogne blanche en 1990, 2000 et 2006 dans la zone d'étude.

II.3.3.2 Suivi des nids et de leur statut

La saison de terrain commence l'hiver avant le retour de migration des cigognes blanches. Il s'agit en cette période d'aller contrôler l'ampleur des nids sur supports artificiels et de vérifier l'état des plateformes, souvent malmenées par les tempêtes hivernales. Tout au long de la saison de reproduction les cigognes apportent des matériaux divers sur leur nid. Au cours des années le nid ne fait que grandir et peut prendre des proportions très imposantes (jusqu'à environ 2 m de diamètre et près de 500 kg). Aussi, en hiver, les plateformes instables sont redressées, les nids trop imposants sont en partie déblayés afin d'éviter que le poids des nids ne fragilise les plateformes, et les clôtures autour des plateformes (qui empêchent les bovins de venir se frotter risquant de fragiliser la plateforme) sont réparées. A cette occasion il arrive que des poussins morts au nid soient retrouvés ce qui permet également d'avoir des informations supplémentaires sur le suivi démographique.

Au cours de la saison de reproduction (généralement fin mars à début avril), après avoir constaté que la reproduction avait bien lieu et qu'un adulte couvait sur le nid, une mesure de la taille de ponte est effectuée sur une cinquantaine de nids répartis de manière hétérogène sur la zone d'étude. Ceci permet de connaître le nombre d'œufs pondus pour chacun de ces nids, paramètre important pour pouvoir correctement estimer le succès reproducteur des nicheurs. Le contrôle des pontes se fait à l'aide d'un miroir monté à la verticale d'une perche télescopique qui permet de voir le contenu du nid à partir du sol.

A partir de fin avril un contrôle des nids est effectué à distance à l'aide d'une paire de jumelles et d'une lunette afin d'estimer l'âge des poussins en fonction de leur comportement au nid et du stade de pousse de leurs plumes (Cramp & Simmons, 1977, Géroutet, 1978). On estime à plus ou moins 5 jours l'erreur d'âge donnée par cette technique.

Le seul passage au nid qui nécessite de manipuler les oiseaux est le moment du baguage qui a généralement lieu de fin mai à fin juin. Sur la totalité des nids occupés dans la zone d'étude seuls les poussins situés sur des nids accessibles (en grande majorité ceux situés sur des plateformes artificielles) sont bagués.

II.3.3.3 Suivi des individus par capture-marquage-recapture

Chaque année depuis 1978 les poussins sont marqués individuellement à l'aide de deux type de bagues : une bague métallique du CRBPO posée sur une patte et une bague plastique gravée type Darvic (depuis 2000) ou une combinaison de bagues couleurs (de 1978 à 2001) posées sur l'autre patte, ce qui permettra d'identifier les oiseaux à distance à l'aide d'une paire de jumelles ou d'une longue-vue (Figure II.7). Les individus bagués sont contrôlés au cours des visites successives qui sont faites aux nids suivis et de manière opportuniste dans la zone d'étude lorsque des cigognes blanches sont observées. Lors des observations d'accouplement ou lorsque les deux individus d'un couple sont présents sur le nid les individus bagués sont sexés (les mâles sont légèrement plus grands que les femelles, Cramp & Simmons, (1977). De plus, de nombreux observateurs en France et en Europe communiquent régulièrement des contrôles de bagues soit directement soit par l'intermédiaire du CRBPO.



Figure II.7: Marquage d'un poussin de Cigogne blanche : représentation (à gauche) d'une bague Darvik, d'une bague métallique (au milieu), et de bagues plastiques couleurs (à droite).

Depuis 2004, les cigognes blanches sont quasi-systématiquement sexées par analyse génétique à partir de prélèvements de plumes de couverture au niveau de l'aile des poussins lors du baguage. Avant 2004, nous avons réussi à obtenir des nichées entières sexées à l'aide des sexages effectués par observation, ce qui a permis d'augmenter notre base de données de sex-ratio par nid selon les années. Depuis 2005, chaque poussin bagué fait l'objet de deux mensurations : la masse à l'aide d'un peson Pesola (± 50 g) et la longueur du tarse à l'aide d'un régle gradué (± 1 mm).

Ce programme à long terme, dont l'objectif principal est de comprendre la dynamique de cette population afin d'identifier les facteurs qui peuvent l'affecter et de définir des stratégies de conservation, a déjà permis d'obtenir des informations essentielles sur l'écologie des cigognes blanches (Barbraud *et al.*, 1999 ; Saether *et al.*, 2006 ; Nevoux *et al.*, 2008a ; 2008b). Au cours de ma thèse j'ai participé chaque année à la quasi-totalité des opérations de recensement, de suivi des nids et de baguage des poussins.

II.4 Caractérisation de l'environnement et de la population de cigognes blanches

Avant de caractériser l'habitat et la population de cigognes en Charente-Maritime il a été nécessaire de bien délimiter spatialement la zone d'étude (**Figure II.8**). Pour cela nous avons utilisé l'outil 'Hawths Tools' ('Create Minimum Convex Polygons') du logiciel ArcView (ESRI Spatial Analyst 2008. ArcGIS Desktop: Release 9.3). Ceci nous a permis de construire le polygone convexe minimum (MCP) à partir de la position des sites de nidification de l'année 2006, qui correspond à l'année avec le plus important nombre de nids utilisés pour les modèles d'habitats (Cf. Chapitre III). Un MCP est le plus petit polygone dans lequel aucun angle ne dépasse 180 degrés et contenant tous les sites d'occurrence. Une zone tampon de 5 km autour de la zone d'étude a été ajoutée pour tenir compte de la distance maximum de recherche alimentaire des cigognes (**Figure II.8**, polygone noir).

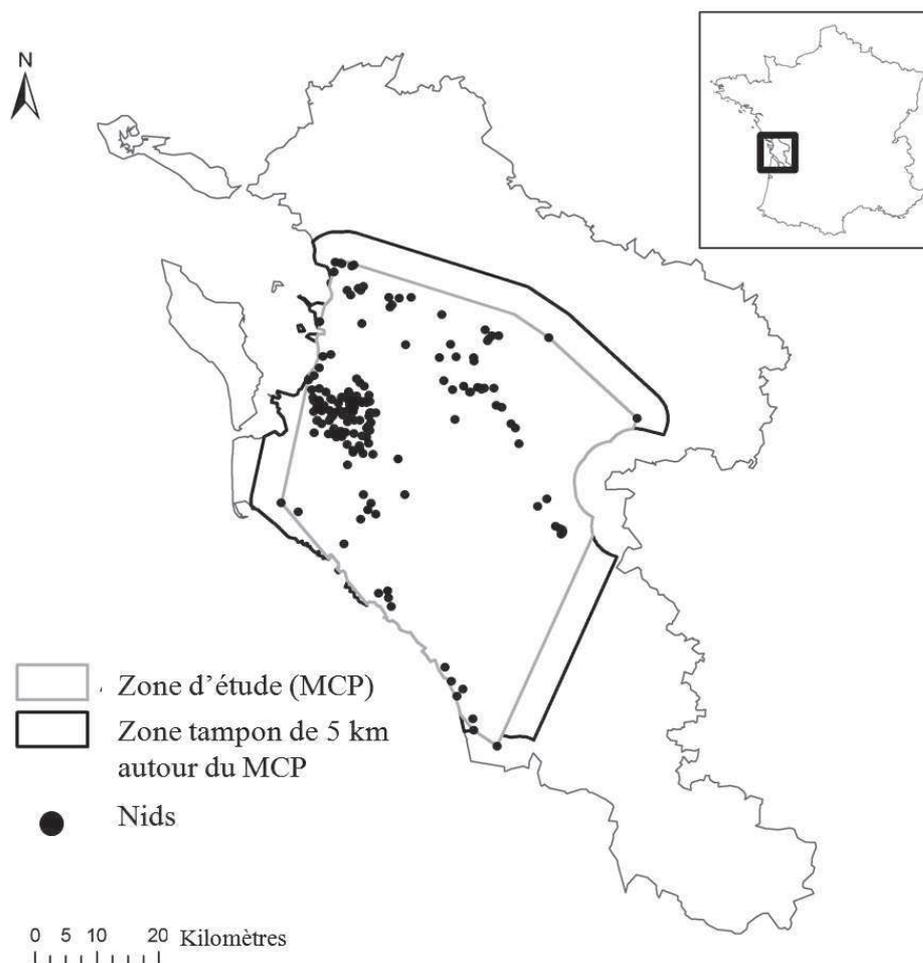


Figure II.8 : Distribution des nids de cigognes blanche en Charente-Maritime en 2006. Les points noirs représentent la localisation des nids en 2006. Le polygone gris clair représente le polygone convexe minimum (MCP), c'est-à-dire le polygone qui enferme tous les points fixes obtenus en liant tous les sites de nidification extérieurs. On retire de ce polygone les zones non-prospectées. Le polygone noir représente la zone tampon de 5 km du MCP utilisée pour générer aléatoirement les sites de nidification non-sélectionnés.

L'étude est basée sur les données issues du suivi de terrain de 1978 à 2006 sur une zone de plus de 2724 km² en Charente-Maritime (**Figure II.8**). Dans cette région, le paysage constitue une mosaïque complexe de zones agricoles, de forêts, de prairies, de zones humides et de zones urbaines. Le climat est sous influence océanique avec des hivers pluvieux (valeurs annuelles : 750 à 950 mm) et des températures douces (moyenne : 5° C en hiver, 20° C en été). Le gradient altitudinal est faible allant de 0 m à 173 m d'altitude.

II.4.1 Les données environnementales spatialisées et temporelles

Afin d'éviter le problème dû à l'excès et à la diversité des variables d'intérêt pouvant expliquer les variations de distribution et de traits démographiques observés chez la cigogne, nous avons veillé à discriminer les variables essentielles parmi celles disponibles.

Cette tâche en amont est très importante quand on s'intéresse à décrire la distribution d'une espèce ou à expliquer la variation de ses traits démographiques, ce qui est notre cas dans cette thèse, car dans ce type d'études le nombre potentiel de variables explicatives peut souvent être très important (Rushton *et al.*, 2004).

Il nous a donc semblé essentiel de bien caractériser et de justifier le choix de l'utilisation des variables explicatives utilisées afin de pouvoir proposer des interprétations cohérentes des relations que nous exploiterons par la suite. De plus, il est essentiel de restreindre le nombre de paramètres que l'on intègre dans un modèle, en fonction de leur pertinence biologique et écologique afin que les relations aient un sens et ne soient pas juste dues au hasard (Stenseth *et al.*, 2003 ; Grosbois *et al.*, 2008).

Pour caractériser les conséquences des changements globaux sur les paramètres de fitness de la population, nous nous sommes intéressés à l'impact du climat et à la qualité de l'habitat sur cette population en expansion.

II.4.1.1 Le choix des indices climatiques

Les indices climatiques sont utilisés pour caractériser les fluctuations de l'environnement auxquelles sont soumis les animaux (*cf.* chapitre IV). En se basant sur le cycle annuel de la cigogne et en utilisant nos connaissances antérieures sur l'espèce, nous avons sélectionné un ensemble d'indices pour décrire la variabilité climatique sur la zone de reproduction, pendant et en dehors de la période de reproduction, à cause de l'impact que cette variabilité peut avoir sur la disponibilité de la ressource. En effet, aucune donnée quantitative n'est disponible décrivant la variabilité temporelle de l'abondance des proies consommées par les cigognes. Nous avons donc choisi d'utiliser certaines variables climatiques comme proxys de la disponibilité en nourriture. Nous avons divisé le cycle annuel de la cigogne en périodes basées sur les conditions météorologiques déterminantes pour la vie de ses proies principales dans la zone d'étude, et aussi spécifiques à la phénologie de la Cigogne blanche.

II.4 Environnement et population de cigognes blanches

Nous avons donc choisi de définir 2 périodes essentielles :

- **La période d'arrivée hivernale jusqu'à la date de ponte**, de décembre à mars, correspond à la période qui précède la reproduction, notamment le retour de la migration des oiseaux au site de reproduction. Les conditions du milieu à cette période sont importantes car elles vont déterminer l'abondance des proies à une période où les oiseaux, ne faisant pas de réserves pour leur reproduction à venir, vont avoir besoin de se nourrir pour combler le coût énergétique du voyage et pour leur permettre d'initier la reproduction.
- **La période de nidification**, d'avril à juin, correspond à la période de reproduction (de la ponte jusqu'à l'envol des jeunes). C'est une période où l'abondance de la nourriture et son accessibilité sont des déterminants essentiels pour l'approvisionnement des jeunes et pour le succès de la reproduction.

Une fois ces périodes déterminées nous avons ensuite retenu **trois covariables climatiques locales** : les données de précipitation (PRCP), un indice du contenu global en humidité du sol (GMSM) et un indice de production primaire, l'indice de différenciation normalisée de la végétation (NDVI). Nous avons également choisi **un indice global du climat**, l'indice d'oscillation nord atlantique (NAO ; **Tableau II.1**). Ces covariables ont été standardisées indépendamment pour chaque modèle où elles ont été testées dans le but de pouvoir comparer l'estimation des pentes correspondantes.

Covariables	Description	Unité	Source
<i>Covariables d'habitats</i>			
Agriculture hétérogène	Systèmes de cultures complexes et zones essentiellement agricoles, interrompues par de grands espaces naturels	m ²	CLC
Agriculture intensive	Terres arables irriguées	m ²	CLC
Agriculture permanente	Vignobles, vergers	m ²	CLC
Prairies et pâtures	Prairies et pâturages naturels	m ²	CLC
Zone urbaine	Zone urbaine et péri-urbaine, zone industrielle	m ²	CLC
Zone aquatique	Cours d'eau, voies navigable	m ²	CLC
Zone buissonnante	Buissons, landes	m ²	CLC
Forêts	Forêt de feuillus, de conifères ou mixte	m ²	CLC
Marais	Marais d'eau douce	m ²	CLC
Zone de sols à nu	Espaces ouverts avec peu ou pas de végétation	m ²	CLC
Fossés	Fossés permanents ou temporaires, naturels ou artificiels	km	BD TOPO
Surfaces en eau	Zone de surface de l'eau, naturelle ou artificielle (lacs, étangs, grands cours d'eau)	km ²	BD TOPO
Éloignement à la route	Éloignement de la route (ensemble du réseau routier : routes, autoroutes, etc)	km	BD TOPO
Pylône	Pylônes haute tension	Nombre	BD TOPO
<i>Covariables climatiques</i>			
PRCP	Taux de précipitation	mm/jour	NOAA Climate Prediction Center
GMSM	Indice de teneur en humidité du sol	mm dans 1 m	NOAA Climate Prediction Center
NDVI	Indice de végétation, différence normalisée	sans unité	Université du Maryland
NAO	Oscillation nord-atlantique d'Hurrell	sans unité	Unité de Recherche Climatique

Tableau II.1: Tableau décrivant l'ensemble des covariables d'habitats et climatiques utilisées dans le cadre de la thèse et testées dans les chapitres suivants. Les covariables d'habitats qui ont pour source la base de données CLC sont issues de regroupement de la nomenclature CLC de l'**Annexe 1**.

- ***Les précipitations locales (PRCP) (Annexe 4)***

Il a été démontré que les précipitations locales durant la période de reproduction affectaient la taille des populations (Sæther *et al.*, 2006) et le succès reproducteur (Nevoux *et al.*, 2008) des cigognes, car ce paramètre contrôle en partie la ressource disponible dans les écosystèmes de zones humides. Ces indices de précipitations peuvent donc correspondre à un proxy de la disponibilité en nourriture dans les zones humides considérées. Dans le contexte où les précipitations peuvent beaucoup varier entre les années et les saisons, et parce que la disponibilité des ressources dans les zones humides pendant la période de reproduction dépend aussi des provisions en eau dans l'habitat, nous avons utilisé des données de cumul de précipitations mensuelles moyennées selon les deux différentes périodes mentionnées précédemment. Les données sont issues de stations météorologiques locales situées entre les longitudes 0.5°W et 1.0°W et entre les latitudes 45.5°N et 46.0°N. Les données ont été obtenues à partir du National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) (Chen *et al.*, 2002 ; données : <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.CPC/.PRECL/.prcp>).

- ***Indice du contenu global en humidité du sol (GMSM) (Annexe 4)***

Cet indice de teneur en humidité du sol indique la quantité d'eau présente dans la couche supérieure du sol. Il est couramment exprimé comme la quantité d'eau (en mm de hauteur d'eau) présente à une profondeur d'un mètre du sol. Bien que selon leur structure et leur composition, les types de sols diffèrent nettement dans leur bilan hydrique ; on peut raisonnablement penser que l'humidité du sol a probablement un effet sur la quantité et la qualité des proies, notamment elle peut influencer sur la disponibilité des insectes (Berndt & Hölzel, 2012). Bien que cet indice soit construit à partir des indices de précipitations et de températures, il n'en est pas moins complémentaire à l'indice de précipitations locales précédemment évoqué. Ceci est particulièrement le cas dans des zones humides où le sol va être plus facilement saturé en eau que dans d'autres types de milieux. Nous utilisons donc cet indice comme un proxy de la production primaire et des proies dont se nourrissent les cigognes blanches. Les données correspondent à des moyennes mensuelles pour une zone située entre les longitudes 0.5°W et 1.0°W et entre les latitudes 45.5°N et 46.0°N. Les données ont été obtenues à partir du National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) (Fan & van den Dool, 2004 ; données : <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.CPC/.GMSM/.w/>).

- ***Indice local de production primaire (NDVI) (Annexe 4)***

Le NDVI reflète la production primaire (Tucker *et al.*, 2005). Des études montrent que les variations dans la production primaire sur une zone de transit ou sur une aire d'hivernage dans l'est du Sahel au cours des périodes respectives d'escale des oiseaux, contribuent fortement à la variation temporelle des paramètres démographiques chez la Cigogne blanche : taille de population (Nevoux *et al.*, 2008), taux de survie (Schaub *et al.*, 2005), date d'arrivée des migrants dans les régions de reproduction européennes (Gordo & Sanz 2005).

A notre connaissance, l'indice de production primaire caractérisant la zone de reproduction durant les deux périodes citées précédemment n'a jamais été pris en compte comme possible explication de la variation des traits d'histoire de vie chez la cigogne, ce que nous allons tester dans les travaux qui suivent. Les données NDVI correspondent à des moyennes mensuelles pour une zone située entre les longitudes 0.5°W et 1.0°W et entre les latitudes 45.5°N et 46.0°N. Elles ont été obtenues à partir de :

<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UMD/.GLCF/.GIMMS/.NDVIg/.global/.ndvi/>.

- ***Indice global de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) (Annexe 4)***

Enfin, nous avons utilisé l'indice d'oscillation nord atlantique en hiver (NAOw). Etant donné que cet indice ne décrit que des conditions d'oscillation hivernale, nous l'avons utilisé uniquement pour la première période (période d'arrivée hivernale jusqu'à la date de ponte, de décembre à mars). Cet indice est basé sur les différences de pression normalisées au niveau de la mer entre Lisbonne (Portugal) et Stykkisholmur/Reykjavik (Islande) (Hurrell, 1995 ; Hurrell & Deser, 2009). Il décrit des variations naturelles du climat qui a des impacts importants sur le climat de l'Europe de l'Ouest, des environs du Nord de l'Afrique et de l'Est de l'Amérique du Nord. Cette oscillation va déterminer le positionnement et la trajectoire des dépressions de l'hémisphère Nord. Une oscillation positive signifie que des vents d'Ouest important soufflent vers l'Est en apportant la douceur de l'océan Atlantique sur l'Europe centrale et méridionale, et la pluie sur l'Europe du Nord, en repoussant l'air froid venu de la Sibérie. Une oscillation négative signifie que les vents d'Ouest sont faibles ; et que l'anticyclone de la Sibérie amène de l'air froid et sec sur l'Europe. Les perturbations s'engouffrent plus au Sud, apportant alors des pluies sur les régions méditerranéennes. Cet indice est connu pour affecter de nombreuses populations animales marines et terrestres de l'ouest de l'Europe (Ottersen *et al.*, 2001 ; Thompson & Ollason, 2001 ; Stenseth *et al.*, 2002) et aussi pour décrire les conditions à large échelle auxquelles les populations d'oiseaux font face sur leurs zones de reproduction en Europe. Notamment, il a été relié à la taille des populations de cigognes européennes (Sæther *et al.*, 2006, Nevoux *et al.*, 2008). Les données NAOw ont été obtenues à partir de :

<http://www.cru.uea.ac.uk/~timo/datapages/naoi.htm>.

II.4.1.2 Le choix des covariables d'habitat

Caractériser l'habitat a attiré toute notre attention étant donné le travail qu'a nécessité cette étape en termes de temps d'apprentissage de gestion des données spatialisées et des outils nécessaires au traitement de ces données, et en termes de temps d'analyse. Ce travail a été crucial dans la thèse étant donné que les 2 chapitres qui suivent et que tout le travail d'analyse de la thèse en sont complètement dépendants. Ces variables une fois définies nous ont permis dans un premier temps de pouvoir modéliser la sélection d'habitat des cigognes (*cf.* chapitre III) et dans un second temps d'expliquer si la variabilité environnementale peut expliquer une part de la variabilité spatiale des paramètres démographiques (*cf.* chapitre IV).

Un des objectifs de la thèse est de déterminer l'habitat de reproduction que les cigognes sélectionnent sur différentes années pour pouvoir définir et prendre en compte les possibles variations temporelles de sélection dans une population qui n'est pas à l'équilibre démographique. Il est donc important de préciser dès maintenant, pour bien comprendre les étapes qui vont suivre, le choix que nous avons fait de caractériser la sélection d'habitat entre les sites sélectionnés pour la nidification et ceux qui ne le sont pas. Les sites sélectionnés correspondent aux localisations des nids connues par années. Les sites non-sélectionnés correspondent à des localisations tirées au hasard dans le reste des localisations sans nid selon les années également. Les analyses sont donc basées sur la comparaison des caractéristiques d'habitat au niveau de points aléatoires et de localisations de sites de nidification, en utilisant une structure en grille contenant tous les points de données (sites sélectionnés et non-sélectionnés). Nous avons utilisé 1000 points générés et tirés au hasard à partir des centroïdes (centre de gravité) des cellules de la grille (**Figure II.9**).

Chaque année de nouveaux nids apparaissent, mais entre 1990 et 2006 aucun nid ne disparaît. Les nids sélectionnés en 2006 et 2000 et respectivement non-sélectionnés en 2000 et 1990 sont donc considérés comme des points non-sélectionnés ces deux dernières années qui viennent s'ajouter aux 1000 points générés aléatoirement.

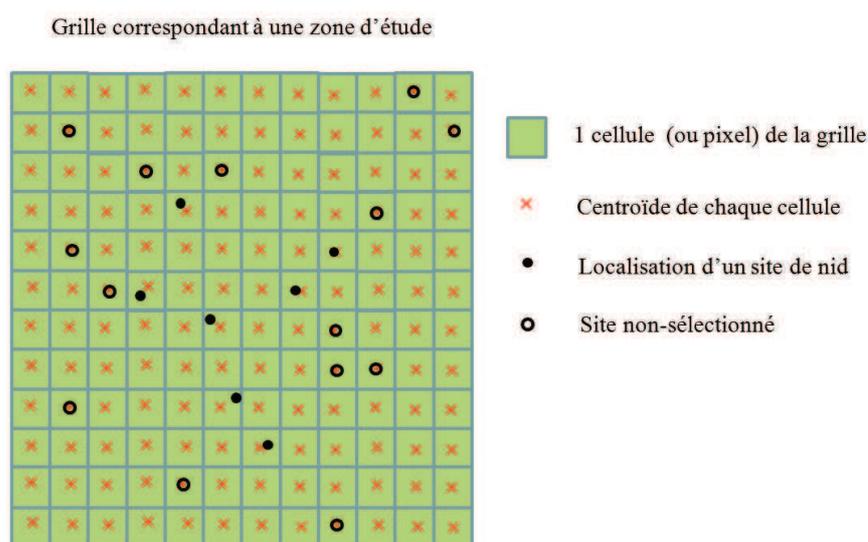


Figure II.9 : Représentation d'une structure en grille contenant des points de données : des sites sélectionnés (points noirs) et des sites non-sélectionnés tirés aléatoirement (points transparents cerclé de noir) à partir des centroïdes (croix rouges) des cellules de la grille (carrés verts).

- ***Les variables issues de Corine Land Cover***

La base de données spatialisées, Corine Land Cover Europe (CLC,) permet de caractériser l'utilisation du sol en Europe pour les années 1990, 2000 et 2006. Ces années, correspondant à des variations importantes du nombre de couples reproducteurs dans la zone d'étude (**Figure II.6**) nous conviennent donc parfaitement. C'est donc sur ces trois années que portera l'étude de sélection d'habitat (cf. chapitre III). Ces bases de données CLC correspondent à un ensemble de données raster avec une résolution correspondant à

Chapitre II. Matériel d'étude et méthodes

un maillage de 100 m par 100 m (Source : The European Topic Centre on Land Use and Spatial Information, délivré en février 2010, http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data#c5=all&c11=&c17=CLC2006&c0=5&b_start=0).

Les données CLC ont été géo-référencées à l'aide d'un Système d'Information Géographique (SIG) pour chaque année (coordonnées : RGF93, unité de distance : le mètre). Il en est de même pour l'ensemble des covariables spatialisées que nous décrirons ci-après. Pour cela, nous avons utilisé le logiciel ArcView (ESRI Spatial Analyst 2008. ArcGIS Desktop: Release 9.3). Chacune des trois bases de données CLC représente l'occupation du sol national datée respectivement de 1990, 2000 et 2006, suivant la nomenclature CLC en 44 variables (**Annexe 1, Annexe 2A**).

Effectuer des modèles avec 44 variables explicatives peut nécessiter des temps de calcul très longs et augmente considérablement le risque d'erreurs de type I (risque de détecter de faux effets significatifs).

Pour limiter le nombre de covariables habitat, nous avons regroupé certaines catégories d'habitat parmi les 44 de CLC en 9 covariables d'utilisation du sol (**Annexe 2B**) choisies pour leur pertinence par rapport à l'écologie de la Cigogne blanche (**Annexe 1 et Tableau II.1**). Ceci a été effectué avec le logiciel GRASS via R et le package 'spgrass6 0.7-10' (R Development Core Team 2010 ; *Bivand et al., 2008*). Les covariables décrivant les marais salants, les océans et les zones de sols à nu ont été exclues parce qu'elles manquent de pertinence par rapport à la reproduction de la Cigogne blanche, ou parce qu'elles sont hautement corrélées (coefficient de corrélation de Pearson, $r > 0.7$) avec d'autres variables d'intérêt.

Globalement, les données CLC permettent de définir que l'habitat dans la zone d'étude est dominé par des zones d'agriculture intensive ($\approx 50\%$ de la surface totale), de prairies et pâtures ($\approx 6\%$) et de forêts ($\approx 6\%$) sans changement majeur entre 1990 et 2006. Ceci a été validé par un test de Wilcoxon pour chaque variable et entre paire d'années (**Tableau II.2**).

Les variables CLC décrivent d'une façon très correcte les habitats de la zone d'étude où se reproduit la population de cigognes blanches étudiée. Cependant, des informations plus fines concernant certains paramètres nous semblent nécessaires, notamment utiliser une covariable qui décrirait finement la présence des fossés en eau et qui les différencierait des surfaces en eaux plus profondes correspondant à des grands canaux, des marres, des étangs. De la même façon, la base de données CLC ne considère pas le réseau routier qui est pourtant très dense dans notre pays. Or l'éloignement des routes et des chemins pourrait être un indicateur d'évitement de l'anthropisation. Ces variables sont disponibles avec la base de données Topographique BD TOPO.

II.4 Environnement et population de cigognes blanches

	Changements dans les proportions d'habitat CLC (%)			<i>p</i> (tests Wilcoxon)		
	1990	2000	2006	1990-2000	1990-2006	2000-2006
<i>Variables utilisées</i>						
Agriculture hétérogène	11,91	10,05	9,96	<0.001	<0.001	>0.9
Agriculture intensive	46,67	50,45	50,33	>0.7	>0.7	>0.9
Prairies et pâtures	7,17	6,12	6,1	>0.7	>0.7	>0.8
Agriculture permanente	4,01	2,7	2,68	>0.1	>0.1	>0.9
Zone aquatique	0,16	0,15	0,17	>0.7	>0.7	>0.6
Zone urbaine	2,19	2,39	2,53	>0.1	>0.1	>0.7
Fossés	0,06	0,5	0,56	>0.1	>0.1	>0.4
Forêts	7,84	6,84	6,78	>0.7	>0.6	>0.8
Marais	0,1	0,14	0,14	>0.7	>0.7	>0.9
<i>Variables non-utilisées</i>						
Marais salants	3,71	3,61	3,63	>0.1	>0.1	>0.9
Zone de sols à nu	0,04	0,03	0,03	>0.7	>0.7	>0.9
Mer	16,13	16,14	16,14	>0.7	>0.7	>0.9

Tableau II.2 : Changements dans les proportions d'habitat de Corine Land Cover (%) dans la zone d'étude entre les trois années (1990, 2000 et 2006) et valeurs de probabilités des tests de Wilcoxon pour chaque covariable et entre chaque paire d'années. (Source : Informations supplémentaires, **Annexe 5**)

• Les variables de la BD TOPO

Cette base de données met à disposition des données d'habitat topographiques qui servent à faire les cartes IGN au 1/25000. Ce sont des données vectorisées très fines. Parmi les données disponibles, nous avons utilisé les données de « surface en eau » (**Tableau II.1 ; Annexe 2C**), de « linéaires de fossés » (**Tableau II.1 ; Annexe 2D**), les informations concernant la présence et la position des « pylônes à haute tension » (**Tableau II.1 ; Annexe 2E**), et des données sur les linéaires de routes et de chemins, utilisées pour calculer un éloignement des points nids à la route « éloignement à la route » (**Tableau II.1 ; Annexe 2F**), et enfin nous avons utilisé des données de « haies et linéaires d'arbres » (**Annexe 2G**), non pas pour comme covariable d'habitat (car nous supposons que cette covariable n'est pas constante dans le temps), mais comme indicateur que les sites de nidification non-sélectionnés ont bien été générés sur un possible support naturel, caractérisé par cette variable. Ces données sont extraites pour l'année 2006 uniquement de BD TOPO® Version 2 [Institut Géographique National (IGN), 2011], car c'est la seule année où ces données sont disponibles.

Nous avons dérivé ces données vectorielles en données raster d'une résolution de 100 m par 100 m, qui offre une précision suffisante et un temps de calcul acceptable, en utilisant le logiciel ArcGIS Desktop 9.3. Nous supposons que ces covariables topographiques sont restées pratiquement inchangées de 1990 à 2006 étant donné qu'elles représentent des éléments stables de l'infrastructure du paysage. De la même façon, nous supposons que chaque support de nid reste inchangé entre 1990 et 2006 pour les raisons suivantes : (1) les lignes électriques et les pylônes (qui, nous le rappelons, sont utilisés comme support de nid) ont été installés dans la région avant 1990 ; (2) les cigognes blanches ayant besoin d'arbres relativement larges et vieux pour construire leur nid, nous considérons qu'un arbre qui supportait un nid en 2006 pouvait être un potentiel support de nidification en 1990 ; (3) tous les supports utilisés comme sites de nidification en 1990 et en 2000 étaient encore présents en 2006.

- ***Extraction des données par zones tampons, notion d'échelle***

Maintenant que nous disposons des 14 variables d'habitats qui sont pertinentes avec l'écologie de la Cigogne blanche, nous nous sommes attachés à identifier l'habitat autour de chaque nid. Comme nous l'avons indiqué précédemment, la cigogne est un central place forager, ce qui signifie qu'elle va se nourrir à une certaine distance de son nid. Aucun suivi télémétrique n'a été mené sur cette population permettant de définir la distance de prospection moyenne des cigognes en Charente-Maritime. Nos observations de terrain indiquent que les oiseaux peuvent se nourrir à proximité de leur nid comme à une distance plus importante. C'est pourquoi, considérant la variation des distances de prospection des cigognes en Europe reportée dans la littérature (Alonso *et al.*, 1991 ; Johst *et al.*, 2001 ; Denac, 2006), nous avons décidé de caractériser chaque covariable d'habitat à des échelles différentes. Dans le but de couvrir la gamme de distances de recherches alimentaires, les aires de chaque habitat (ou la longueur totale pour les variables représentant des linéaires) ont été calculées dans quatre zones tampons circulaires (500, 1000, 2000 et 5000 m de rayon) autour de chaque localisation de site de nidification et autour de chaque localisation sans site de nidification sélectionné dans la zone d'étude.

Pour ce faire, et ne sachant pas où les points seront tirés aléatoirement dans la grille de pixel de 100 m par 100 m caractérisant chaque covariable d'habitat dans la zone d'étude, nous avons décidé de calculer les aires (ou les longueurs) de chaque covariable pour des zones tampons centrées autour du centroïde de chaque pixel de la Charente-Maritime (**Figure II.10**). Etant donné le nombre de pixels à caractériser (1 932 414 pixels), nous avons utilisé le logiciel GRASS via le logiciel R grâce au package 'spgrass6', qui nous a permis au travers de l'utilisation de différentes fonctions de faire l'ensemble de ces calculs pour toutes les variables habitats à toutes les échelles de zone tampon pour toutes les cellules de la Charente-Maritime. Ceci a permis un temps de compilation acceptable étant donné le nombre de données à traiter. Le fait d'avoir l'ensemble des variables caractérisées pour l'ensemble des cellules de la zone nous a permis de ne pas nous poser le problème de la génération aléatoire des points non-sélectionnés. Ceci nous a également permis de faire des répliques de tirage aléatoire (au nombre de 3 répliques par année) afin de tester la robustesse de nos résultats par rapport au choix au hasard des sites non-sélectionnés et de tenir compte de la variation possible dans la caractérisation de la sélection d'habitat par année (cf. II.5).

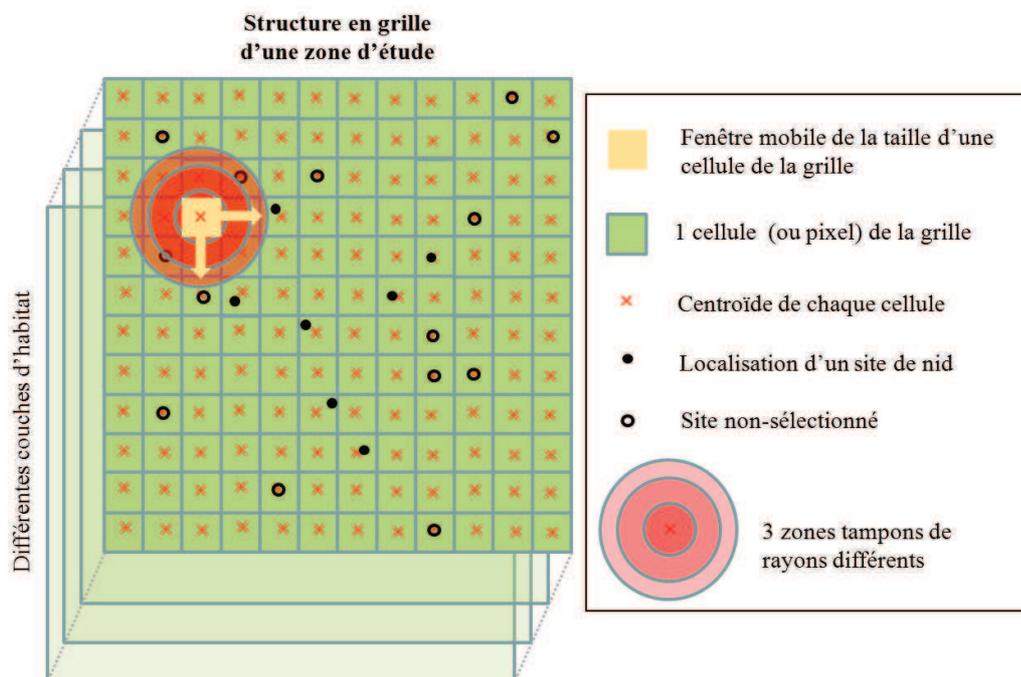


Figure II.10 : Représentation d'une structure en grille contenant des points de données : des sites sélectionnés (points noirs) et des sites non-sélectionnés tirés aléatoirement (points transparents cerclés de noir) à partir des centroïdes (croix rouges) des cellules de la grille (carrés verts). La cellule jaune est une fenêtre mobile qui va se déplacer de pixel en pixel pour calculer l'aire des zones tampons (disques rouges de différents rayons centrés sur le centroïde de la cellule de calcul) pour chaque couche de covariable (en vert).

D'un point de vue écologique, l'intérêt d'utiliser plusieurs tailles de zone tampon est de modéliser à plusieurs échelles spatiales la sélection d'habitat des cigognes blanches. En effet, la distance de prospection des oiseaux pouvant potentiellement varier selon les habitats plus ou moins proches du nid, nous voulons, à partir des 14 variables d'habitats, non seulement tester lesquelles expliquent l'occupation d'un site par un couple de cigognes, mais également définir à quelle échelle spatiale (rayon des zones tampons) ces variables sont sélectionnées (chapitre III). Nous définissons ici et pour toute la suite du manuscrit comme « groupe de covariables » des covariables qui vont décrire la même information d'habitat pour différents rayons de zone tampon. Par exemple pour la variable « prairies » (**Tableau II.1**) nous trouvons dans le « groupe de covariables prairies » les quatre covariables « Prairies à 500 m », « Prairies à 1000 m », « Prairies à 2000 m », et « Prairies à 5000 m ». Ce n'est donc plus 13 variables explicatives que nous devons tester dans les modèles, mais 52 covariables.

La proportion des habitats selon la taille des zones tampons, l'année et la sélection ou non d'un site de nidification est représentée dans le tableau ci-dessous (**Tableau II.3**). Les localisations de sites non sélectionnés par les cigognes pour nicher ont été tirées au hasard dans la grille de pixel de la zone d'étude en dehors des sites de nidification sélectionnés comme indiqué précédemment.

Zone tampon	Proportion d'habitat	1990		2000		2006	
		Non occupé ^a	Occupé ^b	Non occupé ^a	Occupé ^b	Non occupé ^a	Occupé ^b
500 m	Agriculture hétérogène %	21,2 ± 23,8	15,9 ± 28,3	17,9 ± 21,8	12,5 ± 18,2	9,1 ± 10,9	5,9 ± 9,1
	Agriculture intensive %	34,5 ± 31,7	11,3 ± 20,4	43,2 ± 33,5	13,8 ± 20,5	22,3 ± 16,8	8,2 ± 11,1
	Agriculture permanente %	5,3 ± 14,0	0	3,8 ± 11,9	0	2,0 ± 6,1	0,01 ± 0,1
	Prairies %	19,1 ± 30,7	61,8 ± 36,9	14,5 ± 27,3	60,9 ± 30,2	6,1 ± 12,6	29,8 ± 15,3
	Zone urbaine %	3,5 ± 11,1	3,4 ± 8,8	4,1 ± 12,4	1,4 ± 5,2	2,3 ± 6,8	0,9 ± 3,2
	Zone aquatique %	0,2 ± 1,9	0	0,2 ± 1,8	0,5 ± 3,0	0,08 ± 0,9	0,4 ± 1,6
	Zone arbustive %	0,2 ± 2,5	0	0,5 ± 4,2	0,4 ± 3,3	0,3 ± 2,3	0,6 ± 2,7
	Forêts %	13,0 ± 22,7	4,9 ± 17,4	12,8 ± 22,2	5,4 ± 14,3	6,6 ± 11,1	2,3 ± 6,3
	Marais %	0,3 ± 3,4	0,7 ± 2,9	0,4 ± 3,7	3,5 ± 10,6	0,2 ± 1,6	1,5 ± 4,7
	Fossé (km)	1,0 ± 2,6	0,9 ± 2,2	0,9 ± 2,5	1,4 ± 3,3	0,9 ± 2,5	1,2 ± 2,9
	Surface en eau (km ²)	7,6 ± 43,2	62,1 ± 13,3	7,4 ± 43,1	19,6 ± 71,5	7,7 ± 44,3	13,5 ± 56,8
	Éloignement à la route (km)	3,8 ± 3,9	9,4 ± 5,4	3,6 ± 3,8	6,6 ± 4,9	3,5 ± 3,8	6,2 ± 4,3
	Nombre de pylônes	0,2 ± 0,8	0,1 ± 0,5	0,2 ± 0,8	0,1 ± 0,5	0,2 ± 0,8	0,2 ± 0,8
1 000 m	Agriculture hétérogène %	20,9 ± 17,2	10,8 ± 16,3	17,3 ± 15,47	7,6 ± 8,6	8,7 ± 7,7	3,8 ± 4,3
	Agriculture intensive %	34,9 ± 25,8	15,3 ± 18,3	41,8 ± 27,8	17,6 ± 18,7	20,9 ± 13,9	8,6 ± 9,2
	Agriculture permanente %	5,8 ± 12,0	0	3,9 ± 9,6	0	1,9 ± 4,7	0
	Prairies %	18,8 ± 26,9	63,4 ± 34,7	17,3 ± 26,4	63,5 ± 29,8	8,8 ± 13,3	32,3 ± 14,5
	Zone urbaine %	3,3 ± 8,6	2,0 ± 4,2	3,7 ± 9,5	1,7 ± 4,4	2,0 ± 5,1	1,1 ± 2,9
	Zone aquatique %	0,3 ± 1,4	0	0,2 ± 1,4	0	0,2 ± 0,8	0
	Zone arbustive %	0,2 ± 1,7	0	0,6 ± 3,4	0	0,4 ± 1,8	0
	Forêts %	12,7 ± 19,0	3,7 ± 12,2	11,9 ± 17,6	3,7 ± 12,1	5,9 ± 8,7	1,8 ± 6,0
	Marais %	0,3 ± 2,1	1,1 ± 4,3	0,5 ± 3,1	3,1 ± 6,3	0,3 ± 1,6	1,6 ± 3,1
	Fossé (km)	3,8 ± 9,2	3,6 ± 8,3	3,8 ± 9,3	3,6 ± 8,3	3,8 ± 9,3	3,6 ± 8,3
	Surface en eau (km ²)	27,3 ± 138,2	258,1 ± 513,9	27,3 ± 138,2	258,1 ± 514	27,3 ± 138,2	258,1 ± 513,9
	Éloignement à la route (km)	14,8 ± 14,3	31,5 ± 13,5	14,8 ± 14,3	31,5 ± 13,5	14,8 ± 14,3	31,5 ± 13,5
	Nombre de pylônes	0,7 ± 2,3	0,6 ± 1,8	0,7 ± 2,3	0,6 ± 1,8	0,7 ± 2,3	0,6 ± 1,8
2 000 m	Agriculture hétérogène %	20,8 ± 12,0	11,2 ± 11,1	17,3 ± 10,9	7,0 ± 6,8	8,6 ± 5,5	3,5 ± 3,3
	Agriculture intensive %	35,3 ± 21,1	17,8 ± 17,8	42,3 ± 23,0	22,5 ± 20,3	21,2 ± 11,5	11,5 ± 10,3
	Agriculture permanente %	6,1 ± 10,8	0	4,3 ± 8,6	0	2,1 ± 4,3	0
	Prairies %	17,8 ± 22,9	60,4 ± 30,6	16,2 ± 22,7	58,7 ± 28,9	8,3 ± 11,5	29,7 ± 14,1
	Zone urbaine %	3,2 ± 6,3	1,5 ± 2,4	3,6 ± 6,9	1,4 ± 2,5	1,9 ± 3,7	0,9 ± 1,5
	Zone aquatique %	0,3 ± 1,0	0	0,3 ± 1,0	0	0,2 ± 0,6	0
	Zone arbustive %	0,2 ± 0,9	0	0,5 ± 2,5	0	0,3 ± 1,3	0
	Forêts %	12,5 ± 15,1	3,1 ± 6,2	11,8 ± 13,8	3,1 ± 6,2	5,9 ± 6,8	1,5 ± 3,1
	Marais %	0,3 ± 1,3	1,3 ± 2,3	0,5 ± 1,8	3,2 ± 4,1	0,3 ± 0,9	1,6 ± 2,1
	Fossé (km)	15,4 ± 33,3	13,8 ± 28,1	15,4 ± 33,4	13,8 ± 28,1	15,3 ± 33,3	13,8 ± 28,1
	Surface en eau (km ²)	107,9 ± 498	759 ± 143,2	107,9 ± 498	759 ± 1431,8	107,9 ± 49,8	759 ± 1431,8
	Éloignement à la route (km)	59,1 ± 54,9	127,7 ± 55,8	59,1 ± 54,9	127,7 ± 55,8	59,1 ± 54,9	127,7 ± 55,8
	Nombre de pylônes	2,9 ± 6,9	3,7 ± 5,7	2,9 ± 6,9	3,7 ± 5,7	2,9 ± 6,9	3,7 ± 5,7
5 000 m	Agriculture hétérogène %	20,6 ± 7,9	13,5 ± 8,4	16,9 ± 7,2	8,3 ± 4,9	8,5 ± 3,5	4,2 ± 2,4
	Agriculture intensive %	35,4 ± 16,2	21,3 ± 14,0	42,7 ± 17,9	27,2 ± 15,6	21,6 ± 8,8	14,0 ± 7,7
	Agriculture permanente %	6,1 ± 8,9	0,02 ± 0,09	4,3 ± 7,0	0	2,1 ± 3,5	0
	Prairies %	15,6 ± 16,4	49,7 ± 22,1	13,9 ± 16,5	48,3 ± 20,6	7,2 ± 8,5	25,0 ± 10,1
	Zone urbaine %	3,5 ± 4,2	1,9 ± 1,5	3,8 ± 4,6	2,1 ± 1,4	2,1 ± 2,5	1,2 ± 0,7
	Zone aquatique %	0,3 ± 0,6	0,2 ± 0,4	0,3 ± 0,6	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,2
	Zone arbustive %	0,2 ± 0,5	0,05 ± 0,1	0,5 ± 2,5	0 ± 0,01	0,3 ± 1,3	0,03 ± 0,07
	Forêts %	12,6 ± 10,9	4,6 ± 5,3	11,8 ± 9,6	4,5 ± 5,3	5,9 ± 4,8	2,3 ± 2,6
	Marais %	0,2 ± 0,5	0,8 ± 0,7	0,4 ± 0,9	2,1 ± 1,6	0,2 ± 0,5	1,1 ± 0,8
	Fossés (km)	97,2 ± 171,0	91,5 ± 179,6	97,2 ± 171,0	91,5 ± 179,6	97,2 ± 171,0	91,5 ± 179,6
	Surface en eau (km ²)	687,4 ± 2389	4370,1 ± 6698	687,4 ± 2389	4370 ± 6698	687,4 ± 2389	4370 ± 6698
	Éloignement à la route (km)	362,5 ± 316,4	749,2 ± 290,0	362,5 ± 316,4	749,2 ± 290	362,5 ± 316,4	749,2 ± 290,0
	Nombre de pylônes	15,8 ± 26,9	19,9 ± 31,0	15,8 ± 26,9	19,9 ± 31,0	15,8 ± 26,9	19,9 ± 30,9

a

n=1146, ^bn=18, ^cn=1064, ^dn=100, ^en=1000, ^fn=164

Tableau II.3 : Proportion des moyennes ± écarts types des habitats par taille de zone tampon pour les sites de nidification occupés ou non par la Cigogne blanche en Charente-Maritime, pour les trois années d'études (1990, 2000 et 2006).

II.4.2 Paramètres démographiques utilisés en tant que covariables

Au cours de cette thèse nous avons privilégié les aspects liés à la densité et à la reproduction. Dans cette population de cigognes en pleine croissance nous nous sommes donc intéressés à comprendre comment les variations d'utilisation du sol, du climat, les variations individuelles et de densité peuvent affecter le succès reproducteur des oiseaux, et quelles conséquences peuvent avoir ces variations sur les progénitures qui constitueront les cohortes futures qui contribueront à la dynamique de la population. Dans cette partie nous présentons uniquement les informations individuelles et de densités utilisées en tant que covariables dans les modèles. Les variables démographiques 'réponses' seront décrites plus loin (*cf.* II.7.1).

II.4.2.1 Densité locale et densité globale

La densité est un paramètre important qui a été pris en compte pour nous permettre de tester des effets densité dépendants. Nous avons différencié deux types de densités :

- la **densité globale** : nous appelons densité globale, le **nombre de couples reproducteurs dans l'ensemble de la zone d'étude**. Elle a été calculée en divisant le nombre de couples reproducteurs d'une année donnée par la surface totale de la zone d'étude (2724 km²). Dans le cas de l'étude détaillée dans le chapitre III, nous avons testé l'effet de la densité globale de nids au cours de différentes années sur la sélection de l'habitat.
- la **densité locale (Figure II.11)**: nous appelons densité locale le **nombre de couples reproducteurs** dans une zone restreinte plus petite que l'ensemble de la zone d'étude. Ici, il s'agit de définir une densité de voisins les plus proches de chaque nid. La densité locale a été calculée pour chaque nid et pour chaque année en divisant le nombre de couples reproducteurs **dans un rayon de 5 km autour de chaque nid** par la surface du disque correspondant (78.5 km²). Pour ce faire, nous avons utilisé l'outil 'Hawths Tools' ('Count Points in Polygons') du logiciel ArcView (ESRI Spatial Analyst 2008. ArcGIS Desktop: Release 9.3).

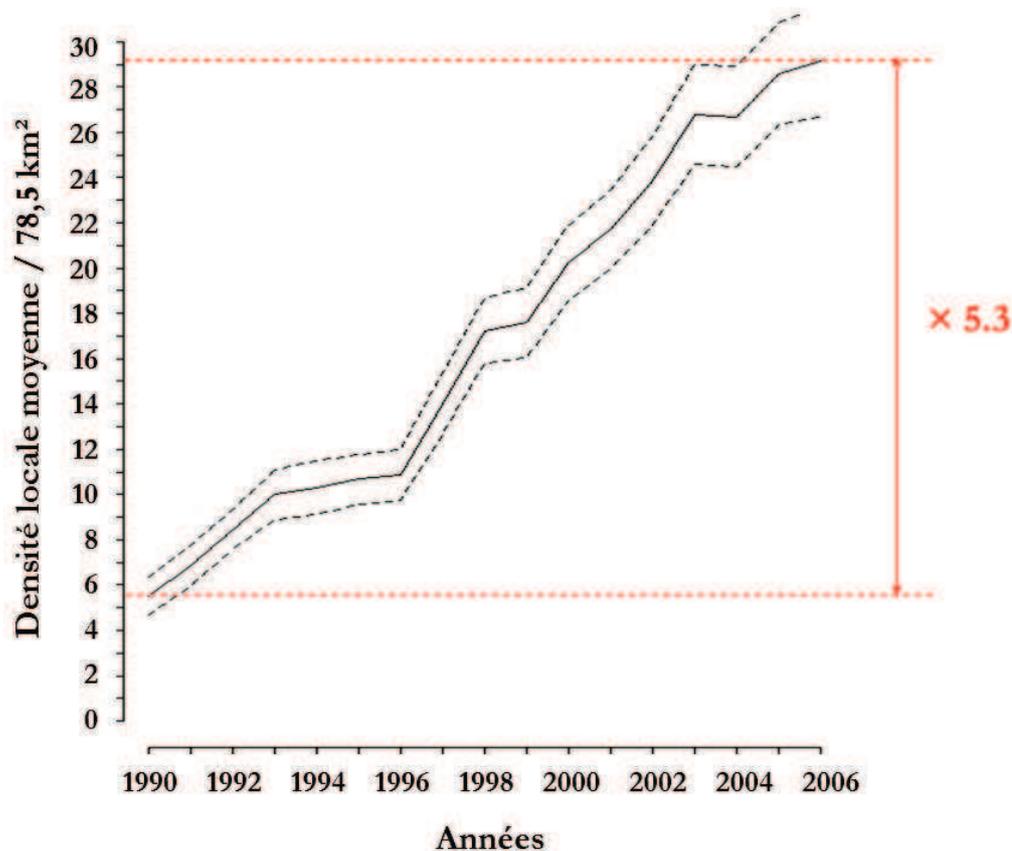


Figure II.11 : Représentation de la densité locale moyenne par année correspondant au nombre moyen de couples reproducteurs dans un rayon de 5 km autour de chaque nid. De 1990 à 2006 la densité locale a été multipliée par 5,3.

II.4.2.2 L'expérience des reproducteurs

Il est aujourd'hui établi que les performances de reproduction varient fortement avec l'âge ou l'expérience de reproduction chez les oiseaux (Newton, 1998 ; Reid *et al.*, 2003 ; Barbraud & Weimerskirch, 2005) dont la Cigogne blanche (Nevoux *et al.*, 2008 ; Martin 2008). Nous avons donc choisi de contrôler l'effet de l'âge lors des analyses visant à tester l'effet des covariables d'habitat, climatiques et de la densité sur les paramètres démographiques. Nous avons analysé l'historique de vie de tous les individus dans la période allant de 1990 à 2006 dans le but d'obtenir un nombre suffisant d'observations d'individus d'âge et d'histoire de reproduction connus. Malgré l'intensité et la régularité des observations faites sur le terrain chaque année, il n'a pas été possible d'obtenir l'âge de tous les parents, certains n'étant pas bagués. Après avoir vérifié que l'âge des partenaires d'un même nid est fortement corrélé (**Figure II.12** ; $F_{1,309}=10.24$; $p=0.001$), et considérant que chez cette espèce, l'âge et l'expérience de reproduction sont fortement corrélés (les individus se reproduisent annuellement, Martin 2008), nous avons donc utilisé l'âge moyen par nid des reproducteurs comme proxy de l'expérience des reproducteurs.

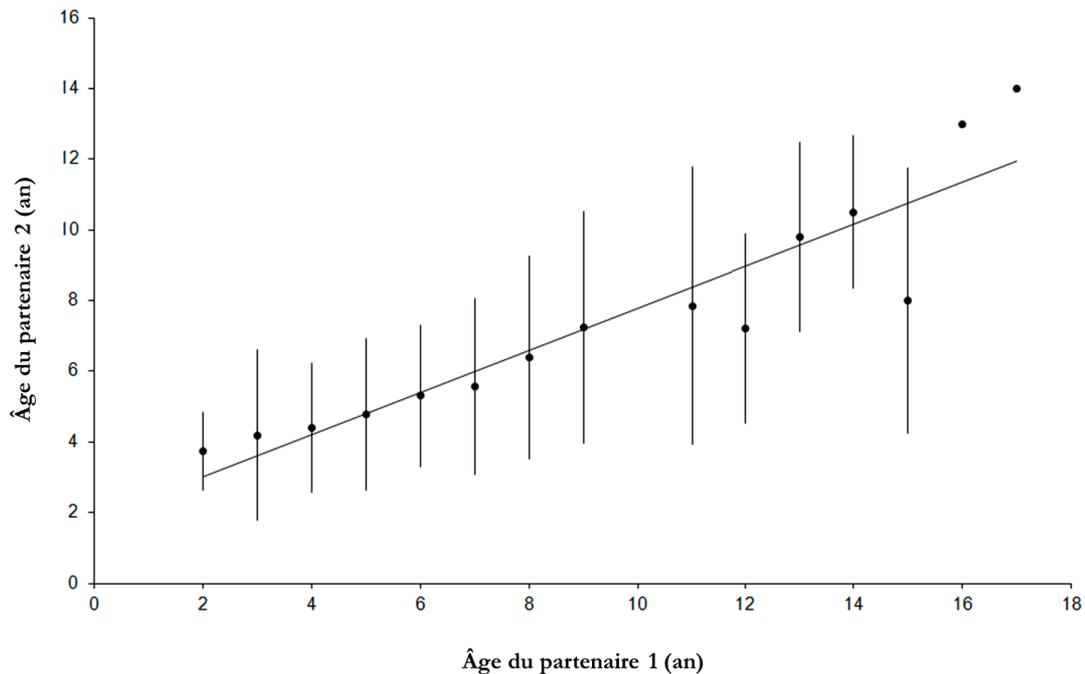


Figure II.12 : Relation entre les âges des partenaires d'un même nid chez la Cigogne blanche : les points noirs représentent la moyenne d'âge du partenaire 2, les barres verticales représentent l'écart type.

II.5 Procédures analytiques

II.5.1 Colinéarité des covariables

Etant donné le nombre de variables à tester il est important de vérifier si ces covariables ne sont pas corrélées entre elles. Chacune des variables ayant été caractérisée précédemment par rapport à sa pertinence vis-à-vis de la cigogne, notre intérêt ici est de tester pour un habitat donné l'échelle sélectionnée par les cigognes. Concernant les mêmes variables calculées à différentes échelles il est fortement probable qu'elles soient corrélées entre elles comme nous le montre la **Figure II.13** : pour un même groupe de covariables, les covariables à différentes échelles sont corrélées entre elles et également pour certaines selon l'année.

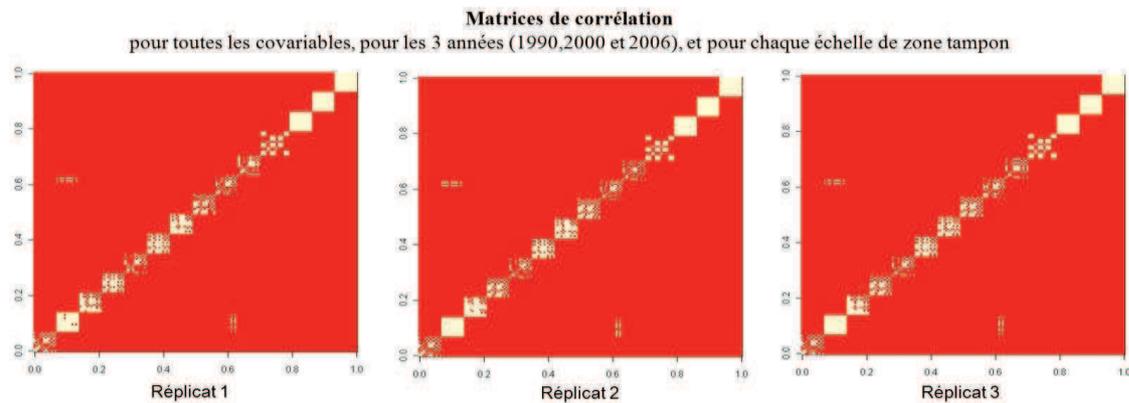


Figure II.13: Matrices de corrélation des différentes covariables d'habitat pour les 3 années (1990, 2000 et 2006), pour 3 répliquats et pour chaque échelle de zone tampon. La matrice de corrélation est basée sur un test de corrélation de Spearman, > 0.7 (en blanc) et < 0.7 (en rouge). (cf. **Annexe 3** pour aide à la lecture)

Etant donnée la forte corrélation entre des covariables appartenant à un même groupe de covariables, une seule de ces covariables par groupe a été incluse à la fois dans chaque modèle. Lorsque des covariables différentes n'appartenant pas au même groupe de covariables étaient corrélées, nous avons choisi d'enlever une des deux covariables corrélées lorsque les deux covariables représentaient une information redondante (cela a été le cas pour les covariables d'habitat testées). Dans le cas où l'information n'était pas redondante nous avons gardé les deux variables pour les tester ensemble dans un même modèle. Si les deux variables étaient sélectionnées nous n'en avons gardé qu'une (cela a été le cas pour les covariables climatiques testées).

II.5.2 Relations linéaires et non linéaires

Les covariables qui ont été testées dans les modèles corrélatifs et mécanistiques sont considérées comme des proxys de l'abondance des ressources alimentaires. D'un point de vue théorique l'acquisition des ressources est liée aux traits comportementaux et d'histoire de vie des individus et des populations via la réponse fonctionnelle, c'est-à-dire « le taux d'acquisition d'une ressource en fonction de sa disponibilité en quantité » (Jedrzejewski *et al.*, 1994 ; Begon *et al.*, 1996 ; Cornulier, 2005). La réponse fonctionnelle peut influencer indirectement la distribution des espèces, notamment au travers de ce qu'on appelle le « seuil minimal de densité de ressources » - qui permet le maintien de l'animal -, ou le « seuil de saturation ». Ce dernier peut correspondre à un taux d'ingestion maximal pour une ressource alimentaire, mais peut également correspondre à une proportion maximale d'un type d'habitat aux alentours d'un site, proportion au-delà de laquelle un individu ne pourra pas y nicher par exemple (Gill *et al.*, 2001). Ainsi, « la réponse fonctionnelle indique que l'utilisation d'une ressource, quelle qu'elle soit, n'est pas forcément proportionnelle à sa disponibilité » (Cornulier, 2005). De la même façon, ce n'est pas parce que certaines conditions environnementales sont favorables à la présence ou au succès d'une espèce qu'elles le sont nécessairement en tout moment et en toute quantité.

Nous avons donc exploré les façons dont la configuration du climat et de l'habitat étaient susceptibles d'influer sur les paramètres démographiques de la Cigogne blanche et comment l'habitat pouvait influencer sur les sites de nidification. Nous avons utilisé ces informations pour tester les effets qualitatifs/quantitatifs potentiels des conditions climatiques et d'habitat et pour intégrer ces relations fonctionnelles *a posteriori* dans les modèles statistiques comme des hypothèses *a priori* pour l'analyse des données empiriques sur les sites de nidification (résultats chapitre III) et sur trois traits d'histoire de vie (résultats chapitre IV). Nous avons utilisé deux formes de réponses pour traduire ces idées dans les modèles statistiques : (1) la **forme linéaire** entre la variable réponse et la quantité ou la qualité de la ressource considérée prédit que les effets des covariables changent à un rythme constant ; (2) la **forme quadratique** peut prédire que les effets changent à un rythme constant jusqu'à un certain point pour s'approcher d'un plateau, mais peut aussi prédire certains effets maximums optimaux pour des qualités intermédiaires et des effets plus faibles aux extrêmes.

II.5.3 La sélection des modèles : statistiques descriptives et inférentielles

Pour bien comprendre comment nous avons effectué la sélection des variables dans les modèles décrits dans les parties II.5 et II.6, il est important de présenter les approches et les critères de sélection utilisés.

Pour déterminer les causes de la structure et des patrons de distribution des individus et des espèces ou expliquer des variations dans des paramètres démographiques dues aux changements environnementaux, nous avons utilisé l'inférence statistique (Burnham & Anderson, 2002). L'inférence vise d'une part à décrire et interpréter le système, c'est à dire identifier un modèle regroupant les variables qui sont d'un intérêt biologique spécifique et, d'autre part, expliquer le système, c'est-à-dire identifier le 'meilleur' modèle et estimer précisément ses paramètres dans un but prédictif (Burnham & Anderson, 2002 ; Ginzburg & Jensen, 2004). Il est donc nécessaire de minimiser à la fois le risque de modélisation - c'est-à-dire la probabilité d'exclure une variable importante du modèle final - et le risque d'estimation - c'est-à-dire l'erreur d'estimation qui apparaît en forçant une variable importante dans le modèle final - (Bozdogan, 2000). Le modèle d'approximation retenu doit donc minimiser la perte d'information et discriminer efficacement le bruit de l'information structurelle présente dans les données (Burnham & Anderson, 2002).

II.5.3.1 Le principe de parcimonie

Nous nous sommes attachés, pour chaque modèle, à respecter le principe de parcimonie qui souhaite « la représentation la plus simple du phénomène étudié et dicte que l'augmentation du nombre de paramètres dans un modèle doit cesser dès que l'on détecte que le prochain paramètre ajouté ne produira pas d'amélioration significative de l'ajustement du modèle résultant aux données » (Burnham & Anderson, 2002). Ainsi, selon ce principe de parcimonie, les modèles contenant le moins de variables ont aussi le moins de stochasticité dans les données en plus d'être plus généralisables (Ginzburg & Jensen, 2004).

De plus, les modèles tenant compte du principe de parcimonie permettent d'informer sur les relations mécanistes des phénomènes étudiés et d'effectuer des prédictions plus rigoureuses (MacNally *et al.*, 2000). La sélection de modèles constitue donc un outil essentiel et puissant en écologie (Burnham & Anderson, 2002). Dans la littérature scientifique plusieurs approches visent à obtenir un modèle parcimonieux, aussi appelé « modèle minimum adéquat » (Johnson & Omland, 2004). Nous présentons ici les approches utilisées.

II.5.3.2 Les processus de sélection des variables

La sélection de variables s'effectue de trois façons, la sélection ascendante ou « forward selection », la sélection descendante ou « backward selection » et la sélection pas à pas ou « stepwise selection ».

La sélection ascendante commence par un modèle nul et considère les variables explicatives une à une pour pouvoir les ajouter dans un modèle. La variable candidate présentant la plus grande contribution individuelle à l'ajustement du modèle est ajoutée au modèle, à condition que le modèle qui en résulte présente une plus forte significativité que le modèle nul, sinon l'algorithme s'arrête (Kadane & Lazar, 2004).

La sélection descendante fonctionne en sens inverse. Elle commence par un modèle complet et examine, à chaque étape, l'élimination de la variable apportant le moins d'ajustement au modèle. Tant en sélection ascendante que descendante, la décision d'inclure ou d'exclure une variable est irréversible. Bien que ces deux approches présentent un manque de flexibilité, le nombre de variables (même après avoir fait attention de ne mettre que des variables d'intérêt), ou la complexité des modèles ne permet parfois pas d'autres alternatives que leur utilisation (*cf.* II.6.2).

Par contre, quand les données et les modèles le permettent, l'approche pas à pas permet de pallier à ce manque de flexibilité en considérant toutes les variables candidates disponibles à chaque étape de la procédure et en permettant (par exemple) à une variable incluse tôt dans la sélection d'être exclue plus tard, et vice-versa (Kadane & Lazar, 2004). Cette approche est largement préconisée en écologie.

II.5.3.3 Les critères de sélection des modèles

Selon les différents paramètres fournis par les modèles, nous avons utilisé différents critères de sélection de modèle. Le plus souvent nous avons utilisé un critère objectif de sélection de modèle, le critère d'information d'Akaike (« Akaike Information Criterion », **AIC**, Akaike, 1973), pour classer et calibrer les modèles candidats en fonction de leur capacité à expliquer les données empiriques. Quand il n'était pas possible de calculer l'AIC selon les modèles utilisés, nous avons utilisé la **valeur de probabilité p** caractérisée pour chaque covariable. Enfin, pour choisir les effets aléatoires significatifs dans les modèles de la partie II.6, nous avons comparé la valeur de la **déviante** des modèles. Nous avons bien évidemment toujours comparé des modèles comparables avec le même critère de sélection.

II.6 Les modèles d'habitat

Comme on l'a souligné dans le chapitre I (*cf.* **Tableau I.1**, I.3.3.1), il existe une impressionnante diversité d'approches pour expliquer et prédire la distribution des espèces (Guisan et Zimmermann, 2000 ; Guisan et Thuiller, 2005) selon le type de variables réponses et explicatives à notre disposition (Anderson, 2012).

II.6.1 Justification de nos choix méthodologiques

II.6.1.1 Type de données

Même si la puissance des modèles et la qualité des variables prédictives sont des facteurs primordiaux pour la prédiction des distributions d'espèces, le type de données géographiquement référencées est un paramètre très important (*cf.* I.3.3). Parce qu'ils sont mobiles, les données sur les animaux sont souvent des observations ponctuelles où les données de présences sont de vraies présences mais où les données d'absences peuvent être simplement le fait de non observation ou de non détection. La présence d'une espèce donnée est en général assez fiable, mais la fiabilité des absences quand elles sont recensées reste souvent problématique. Dans notre cas, nous avons vu que la quasi-totalité des nids occupés était détectée. Prospectant toute la zone régulièrement et à plusieurs reprises à chaque saison de terrain, il nous a aussi été possible de détecter les nids existants mais pas occupés et les zones non occupées par les cigognes. Dans notre cas, un site peut ne pas être occupé car l'habitat n'est pas favorable, mais aussi parce que la population n'étant pas à l'équilibre les espaces favorables à la nidification ne sont pas encore occupés car pas encore sélectionnés. Nous avons donc considéré nos présences comme de vraies présences et nos absences comme de vraies absences et comme de possibles (bien que peu probables) fausses absences. Nous ne parlerons donc pas ici de présence/absence, mais plutôt de **site de nidification sélectionné/non-sélectionné**.

II.6.1.2 Plan d'échantillonnage utilisé

Il existe beaucoup de confusions concernant les plans d'échantillonnages utilisés dans le cas où on se retrouve avec le type de données dont nous disposons (Keating et Cherry, 2004). Pour permettre de bien comprendre notre démarche, nous avons donc tenu à expliquer le plan d'échantillonnage utilisé, ce qui évitera toute controverse dans la suite de ce travail. Nos analyses sont basées sur la comparaison des caractéristiques d'habitat entre les sites sélectionnés pour la nidification (les nids) et ceux qui ne le sont pas (1000 points générés aléatoirement), à partir d'une structure en grille contenant tous les points de données (sites sélectionnés et non-sélectionnés) (*cf.* II.4.1.2 Aparté et **Figure II.9**). La distribution spatiale des nids a été modélisée indépendamment pour chaque année où les covariables sont disponibles (1990, 2000 et 2006) dans le but d'accéder aux variations interannuelles dans les processus de distribution spatiale (Lohmus, 2003). Notre plan d'échantillonnage correspond donc à celui d'un **échantillonnage « cas-contrôle »** (*cf.* I.3.3.4) décrit par plusieurs auteurs (Keating & Cherry, 2004 ; Johnson *et al.*, 2006 ; Lele & Keim, 2006), à la seule différence que nous n'échantillonnons pas dans les sites non-sélectionnés. Dans notre cas, nous prenons en compte tous les sites sélectionnés pour une année de suivi donnée et échantillonnons uniquement dans les sites non-sélectionnés où nous sommes sûr qu'un nid de Cigogne blanche n'a pas été présent.

De plus, nous avons échantillonné des sites non-sélectionnés dans les pixels qui ont la structure physique nécessaire pour construire un nid (principalement des arbres).

II.6.1.3 Choix des échelles

La sélection d'habitat est un processus dépendant de l'échelle spatiale et temporelle à laquelle on se réfère et par lequel un organisme va choisir quelles composantes de l'habitat lui sont favorables (Johnson, 1980, Hutto, 1985, Hall *et al.*, 1997). Un apport majeur de cette étude est d'avoir tenu compte de cette hypothèse que la sélection d'habitat varie dans le temps et dans l'espace. Aussi, il est important d'en tenir compte et de voir dans quelle mesure cette sélection varie, notamment dans une population qui n'est pas à l'équilibre. Nous avons donc modélisé la sélection d'habitat sur 3 années différentes, avec des densités de nids différentes (**Figure II.6 ; Tableau II.4**), et selon des échelles spatiales différentes représentées par les zones tampons autour des nids comme définies précédemment (*cf.* II.4.1.2).

Année	Nombre de nids	Nombre de nids par pixel	Nombre de points non-sélectionnés (points générés aléatoirement + nids non-occupés les années ultérieures)
1990	18	18	1000 + 146
2000	102	100	1000 + 64
2006	179	164	1000

Tableau II.4 : *Tableau représentant notre plan d'échantillonnage. Le nombre de nids varie selon l'année. Le nombre de nids par pixel est légèrement inférieur ou égal au nombre de nids, car il est arrivé que dans un même pixel il y ait plusieurs nids. Les nids en colonie n'ont pas été considérés comme plusieurs nids mais comme un seul point nid. Chaque année de nouveaux nids apparaissent, mais entre 1990 et 2006 aucun nid ne disparaît. Le nombre de sites non-sélectionnés correspond au nombre de sites générés aléatoirement (1000 points chaque année), additionné aux nids existants l'année 2006 mais pas les années 1990 et 2000, de manière à avoir le même échantillon par année.*

Ces trois conditions réunies (type de données / plan d'échantillonnage / sélection à plusieurs échelles de temps et d'espace) ont contribué à nous faire choisir de modéliser la sélection d'habitat en utilisant des fonctions de sélection de ressources (RSF). Cet outil a l'avantage d'être le plus souple pour nous permettre d'intégrer différentes étapes de travail pour faire de la sélection d'habitat à haute résolution (en dessous de la taille du domaine vital) et pour faire de la sélection de covariables à plusieurs échelles spatiales à la fois. Cela nécessite toutefois d'effectuer une procédure de sélection de variables largement manuelle (*cf.* procédure II.5.3).

II.6.2 Modélisation de la probabilité de sélectionner un site de nidification

Une RSF correspond à n'importe quelle fonction proportionnelle à la probabilité d'utilisation d'une unité de ressource (Boyce & McDonald, 1999). Les modèles linéaires généralisés (GLM) sont les plus souvent utilisés pour prédire la RSF. Il s'agit d'une extension de la régression multiple qui permet d'intégrer des variables de réponses non-normales (binomiale, exponentielle).

Nos analyses ont donc été réalisées en utilisant une régression logistique à l'aide de la fonction 'glm' dans R 2.13.1 (R Development Core Team 2011) pour comparer les proportions d'habitat dans les zones tampons entourant les points où les sites de nidification ont été sélectionnés par les cigognes avec l'ensemble des points non-sélectionnés. Nous avons tout d'abord essayé d'estimer les paramètres de la régression logistique en utilisant le maximum de vraisemblance. L'estimation pour les régressions logistiques peut-être une tâche ardue avec la méthode du maximum de vraisemblance. En effet, un problème récurrent est celui de la séparation : il est fréquent de n'observer pour certaines combinaisons de variables que des 0 ou que des 1. Dans ce cas, les coefficients de régression sont à la fois surestimés et imprécis. Une solution courante est alors de retirer une covariable problématique, mais ceci est loin d'être optimal puisqu'on exclut ainsi des covariables probablement importantes. Récemment, Gelman *et al.* (2008) ont proposé une solution bayésienne pour résoudre ces soucis d'estimations avec les régressions logistiques. L'idée est ici d'utiliser un prior faiblement informatif sur les coefficients de régression pour régulariser le problème et obtenir des estimations raisonnables. Le prior doit être informatif pour tempérer une éventuelle surestimation : il favorise a priori une valeur nulle pour un coefficient de régression. Néanmoins, si les données sont très informatives sur ce coefficient de régression, il faut alors que l'influence du prior devienne rapidement négligeable et laisse dominer les données en cas de conflit. Gelman *et al.* (2008) ont montré que les priors appartenant à la famille des distributions de Student (dont fait partie la distribution de Cauchy) étaient appropriés et permettaient de résoudre les problèmes de séparation. Ces distributions permettent de mieux tenir compte d'observations extrêmes (par exemple, que des 0 ou que des 1 pour une combinaison particulière de covariables) qu'avec des distributions gaussiennes. L'usage d'un prior ici ne signifie pas que l'on souscrive à une philosophie subjectiviste, simplement que l'on se sert de priors comme outil de régularisation d'une analyse afin d'obtenir des résultats plausibles. En pratique, les priors recommandés par Gelman *et al.* (2008) permettent de lisser des estimations bruitées en les rétrécissant vers zéro. Les estimations, à posteriori obtenues, sont certes biaisées (vers zéro, ce qui fait de cette analyse une analyse intrinsèquement conservatrice) mais plus précises. La bibliothèque de fonctions 'arm' associée au langage d'analyse 'R' contient une fonction 'bayesglm' qui permet d'estimer des régressions logistiques avec un prior faiblement informatif de type Cauchy.

A cause du nombre important de covariables et parce qu'elles sont corrélées au sein d'un même groupe, nous avons effectué manuellement une procédure de sélection pas à pas ascendante basée sur l'AIC.

Chapitre II. Matériel d'étude et méthodes

Ainsi, seulement une covariable à une échelle de zone tampon donnée parmi un groupe de covariables donné peut être retenue dans un modèle donné. Cette procédure permet d'identifier l'échelle (le rayon de la zone tampon) à laquelle une caractéristique d'habitat explique le mieux les données. Dans la première étape, chaque covariable a été considérée une à une sans tenir compte des différents membres des groupes de covariables, et la covariable sélectionnée (le plus faible AIC) a été retenue dans le modèle. Dans l'étape suivante, toutes les covariables restantes ont été considérées sauf celles des groupes de covariables déjà présentes dans le modèle. Cette procédure a continué jusqu'à ce que le modèle avec le plus faible AIC ait été trouvé. Pour chaque covariable, les deux fonctions (linéaire et quadratique) ont permis d'évaluer la possibilité que des conditions d'habitat optimales soient choisies par les oiseaux. Toutes les covariables ont été standardisées (indépendamment pour chaque année) dans le but de pouvoir comparer leurs estimations de pentes.

Dans le but de pouvoir vérifier la robustesse de la procédure et la représentativité de l'échantillon, nous avons répliqué chaque modèle avec trois différents jeux de 1000 points aléatoirement générés (*cf.* II.4.1.2), et nous avons seulement retenu les covariables qui étaient sélectionnées dans deux sorties de modèles au sein des trois sous-échantillons (réplicas) pour une même année.

Nous avons créé des cartes de probabilité de sélectionner un site de nidification pour les années 2000 et 2006 en prenant la moyenne de la probabilité prédite par pixel (cellule), pour les trois modèles répliqués, pour chaque année et pour chaque pixel de 100 m × 100 m. Etant donné que seulement un sous-échantillon de pixels a été utilisé pour construire les modèles (1000 points aléatoires + tous les points nid des années d'intérêt), nous avons corrigé la probabilité prédite de sélectionner un site de nidification par pixel en utilisant la formule suivante :

$$\text{Pred}_{\text{st}} = \text{Pred} \times \frac{N_{\text{model}}}{N_{\text{tot}}}$$

où Pred_{st} est la probabilité de sélectionner un site de nidification, Pred est la prédiction du modèle, N_{model} correspond au nombre de sites de nidification sélectionnés et de points aléatoires (sites non-sélectionnés) utilisés dans le modèle, N_{tot} correspond au nombre total de pixels (cellules) dans la zone d'étude. Il est important de noter que comme pour la plupart des modèles d'habitat, ceci donne un indice relatif de qualité de l'habitat pour l'ensemble de la zone d'étude et les types d'habitats rencontrés et pour une certaine densité de population (le gradient de densité observée dans la population étudiée).

Finalement, nous avons utilisé la proportion de déviance expliquée par le modèle comme un analogue de la statistique R^2 (Myers & Montgomery, 1997).

II.6.3 Tester la sélection d'habitat densité-dépendante

La grande différence de taille de la population reproductrice entre 1990, 2000 et 2006 dans la zone d'étude nous permet de tester la sélection d'habitat densité-dépendante. Ceci a été réalisé en regroupant ensemble les données des trois années et en évaluant si des interactions entre la densité de population et les variables d'habitat sont significatives.

Nous avons modélisé la probabilité de sélectionner un site de nidification en utilisant une régression logistique et nous avons commencé avec un modèle qui inclut différents types de variables comme prédicteurs :

- le logarithme de la densité globale de la population [$\log(\text{densité de la population})$], dans le but de tenir compte des différences dans les probabilités moyennes de sélectionner un site de nidification par cellule entre les années dues au changement dans la taille de la population. La fonction log a été nécessaire pour linéariser les effets de la densité sur l'échelle logit en utilisant le modèle de probabilité de sélectionner un site de nidification.
- toutes les covariables d'habitat sélectionnées au moins deux fois dans chacun des modèles d'habitat réalisés indépendamment pour chaque année. Quand une échelle spatiale différente a été sélectionnée pour une covariable d'habitat donnée dans différentes années, nous avons utilisé l'échelle spatiale médiane.
- l'interaction entre $\log(\text{densité de la population})$ et chacune des variables habitat ci-dessus.

Ensuite, nous ajustons des modèles binomiaux en utilisant une procédure de sélection pas à pas descendante et l'AIC pour simplifier le modèle, alors que l'interaction entre les habitats et $\log(\text{densité de la population})$ est systématiquement testée. Le modèle de départ avait 25 variables explicatives [12 covariables habitat et le $\log(\text{densité de la population})$], incluant 12 interactions. Après cette étape, nous avons affiné la sélection des échelles spatiales en sélectionnant, pour chaque variable retenue dans le modèle, l'échelle spatiale (de 500 à 5000 m) qui a donné le modèle avec le plus faible AIC. Nous avons ensuite réalisé une procédure finale de sélection pas à pas ascendante afin de s'assurer qu'aucune covariable d'habitat n'ait été oubliée dans les étapes précédentes. Le modèle sélectionné après ces procédures est le modèle final. A partir de ce modèle final, nous avons quantifié la magnitude de la variable quantitative (la densité) *vs.* qualitative (l'année) pour caractériser le changement de densité en utilisant une analyse de déviance (ANODEV) dont le calcul est détaillée par Skalski, (1993).

II.6.4 Autocorrélation spatiale

Les modèles linéaires généralisés sont basés sur l'hypothèse que les valeurs d'observations dans chaque échantillon sont indépendantes les unes des autres mais, cette hypothèse peut être violée par l'autocorrélation spatiale (Dormann, 2007 ; Dormann, 2009). Ne pas prendre l'autocorrélation spatiale en compte peut complètement biaiser la sélection des variables et même la valeur des coefficients (Beale *et al.*, 2007). Il a même été montré que la prise en compte de l'autocorrélation est plus importante que le choix précis du type de modèle (Keitt *et al.*, 2002). Il est donc particulièrement important de prendre en compte l'autocorrélation spatiale pour obtenir des modèles plus parcimonieux et moins biaisés, notamment si ces modèles sont amenés à être utilisés pour faire de la prédiction dans le temps ou sur d'autres zones d'études.

Parce que tenir compte de l'autocorrélation spatiale dans chaque modèle demandait des temps de calculs trop importants, nous l'avons pris en compte seulement en l'incluant à la fin de l'étape finale de sélection du modèle. Ceci nous a permis de vérifier qu'il n'y avait aucune autocorrélation dans les résidus après avoir pris en compte la disponibilité de l'habitat. Pour inclure un potentiel effet de l'autocorrélation spatiale dans tous les modèles finaux pour chaque année et pour toutes les années combinées avec les interactions densité-dépendantes, nous avons utilisé la fonction 'glmmPQL' du package 'MASS 7.3-14' dans R (Venables & Ripley, 2002, R Development Core Team 2010) et fait l'hypothèse d'une structure de corrélation sphérique (Pinheiro & Bates, 1996). Les modèles qui tiennent compte de l'autocorrélation spatiale ne peuvent pas être comparés avec le modèle final ajusté précédemment en utilisant la fonction glm car la fonction glmmPQL ne permet pas le calcul d'un AIC. Nous avons donc comparé les coefficients de pentes des variables sélectionnées et leur signification statistique (Hawkins *et al.*, 2007 ; Kissling *et al.*, 2008). Les erreurs standards des coefficients de pentes obtenues du modèle sans autocorrélation spatiale ont été corrigées par un facteur d'inflation de la variance (Fieberg *et al.*, 2010). L'approche de l'inflation de la variance est une approche post hoc pour ajuster (enfler) les erreurs standards après l'estimation des paramètres :

$$SE_{\text{corrigé}} = SE \times \sqrt{c}$$

avec le facteur d'inflation de la variance $c = (\text{déviance du modèle constant} / \text{degrés de liberté})$.

II.7 Modélisation des relations dynamiques entre population et environnement

II.7.1 Caractérisation des traits d'histoire de vie comme variables réponses

Nous nous attachons dans cette partie à caractériser les paramètres démographiques de fécondité mesurés (**Tableau II.5**) et qui seront examinés dans le détail dans le chapitre IV.

θ	Année	Nombre d'observations (A)	Nombre d'observations (B)
Nombre de jeunes à l'envol (SR)	1990 à 2006	884	697
Sexe ratio (Sex)	1991 et 2003 à 2006	403	311
Condition des jeunes (Cj)	2005 et 2006	354	224

Tableau II.5 : Nombre d'observations et périodes d'échantillonnages selon la variable réponse (θ) considérée sans tenir compte de l'expérience de reproduction (A), ou en ne tenant compte que des échantillons où l'expérience (cf. II.4.2.2) est connue (B).

II.7.1.1 Le nombre de descendants

Nous avons utilisé le nombre de jeunes à l'envol produits par un individu comme une mesure de productivité afin de maximiser la taille d'échantillon. En effet, bien que le succès reproducteur d'un individu (défini comme un pourcentage d'œufs donnant des poussins à l'envol pour une saison de reproduction donnée) soit souvent utilisé dans les études portant sur la valeur sélective et que nous disposions d'estimation de taille de ponte, les contrôles des pontes n'ont débuté qu'à partir de l'année 1998, alors que les données de nombre de jeunes à l'envol sont disponibles depuis le début du suivi. Il est à noter cependant que le nombre de jeunes à l'envol est fortement corrélé au nombre d'œufs pondus (coefficient de corrélation de Spearman $r_s = 0.45$, $p < 0.001$: [Martin, 2008](#)).

II.7.1.2 Le rang dans une fratrie

Comme on l'a vu précédemment (chapitre II.2.3.2) il existe des différences importantes de taille entre les poussins d'une même nichée, les cigognes ayant une reproduction asynchrone. Les jeunes d'une même nichée vont donc avoir un âge différent à quelques jours d'intervalle et des tailles différentes. Il est donc important de caractériser l'ordre de naissance des poussins dans une fratrie selon la taille de la nichée. Cette information est utilisée dans le chapitre IV, notamment dans le calcul de l'indice de condition corporelle.

II.7.1.3 Le sexe des descendants

Depuis 2004, les cigognes blanches sont quasi-systématiquement sexées par analyse génétique (II.2.3.3). Avant 2004, nous avons réussi à obtenir des nichées entières sexées à l'aide des sexages effectués par observations, ce qui a permis d'augmenter notre base de données de sexe ratio par nid selon les années. Dans nos analyses, nous avons considéré le sexe ratio comme une probabilité d'être mâle ou d'être femelle. La variable est binaire (Femelle = 0, mâle = 1).

II.7.1.4 Condition corporelle des descendants

II.7.1.4.1 Différenciation des indices de condition corporelle

A partir des données biométriques obtenues sur les poussins de Cigogne blanche, il existe différentes façons de calculer la condition corporelle d'un individu : (1) le ratio masse (M) / longueur du tarse (T) ; (2) la pente ajustée basée sur une régression générée à partir d'une population de référence (typiquement à partir d'une courbe de croissance) ; et (3) le résidu d'une régression de la masse en fonction de la taille [$M = f(T)$]. Trouver un bon indice d'estimation de la condition corporelle a beaucoup été controversé à cause des biais, pas toujours pris en compte et du manque d'hypothèses respectées (Jakob *et al.*, 1996 ; Green, 2001 ; Schulte-Hostedde *et al.*, 2005). La complexité de bien caractériser ce paramètre vient du fait que, pour une même taille, différents individus de la même espèce présenteront des masses différentes, ce qui rend complexe l'établissement d'une relation masse-taille. Un indice de type M/T ne prend en compte que les effets qui agissent sur cette relation M/T , sans tenir compte de la variabilité du tarse et de la masse, ce qui affaiblit la force des conclusions qui pourraient être tirées (Jakob *et al.*, 1996). Utiliser comme indice de condition corporelle les résidus d'une régression $M = f(T)$ permet de tenir compte de la variation d'une partie des effets pris en compte par le tarse et d'autres covariables qui peuvent influencer la masse. Cet indice, accompagné des transformations appropriées pour atteindre l'homoscédasticité, est l'indice qui semble le plus fiable car il ne varie pas avec la taille du corps. Son utilisation est en général recommandée (Jakob *et al.*, 1996), à condition de respecter certaines hypothèses (Green, 2001). L'indice calculé à partir d'une courbe de croissance nécessite d'avoir les données pour construire cette courbe de croissance, ou bien qu'une courbe de croissance existe pour la même espèce et dans les mêmes conditions de vie (Jakob *et al.* 1996). Concernant la cigogne, nous n'avons pas les données nécessaires pour construire une courbe de croissance pour la population de Charente-Maritime, et les taux de croissance sur cet espèce ont été calculés à partir de données concernant les mesures de masse et de longueur du bec (ce que nous n'avons pas) sur des populations différentes (Heinroth & Heinroth, 1926, Kania, 1988, Gangloff *et al.*, 1989, Tsachalidis *et al.*, 2005 ; Kosicki & Indykiewicz, 2011), ou à partir d'oiseaux nés en captivité (Heinroth & Heinroth, 1926). Nous avons donc choisi d'utiliser les résidus de la régression $M = f(T)$.

II.7.1.4.1 Formulation de l'indice de condition corporelle utilisé

Nous avons tout d'abord utilisé un modèle additif généralisé (GAM) pour tester la linéarité de la relation $M = f(T)$ à l'aide de la fonction 'gam' dans R 2.13.1 (R Development Core Team 2011) et en utilisant la fonction d'estimation fine ('smoothness estimation') de la Taille 's(Tarse)' (Figure II.14).

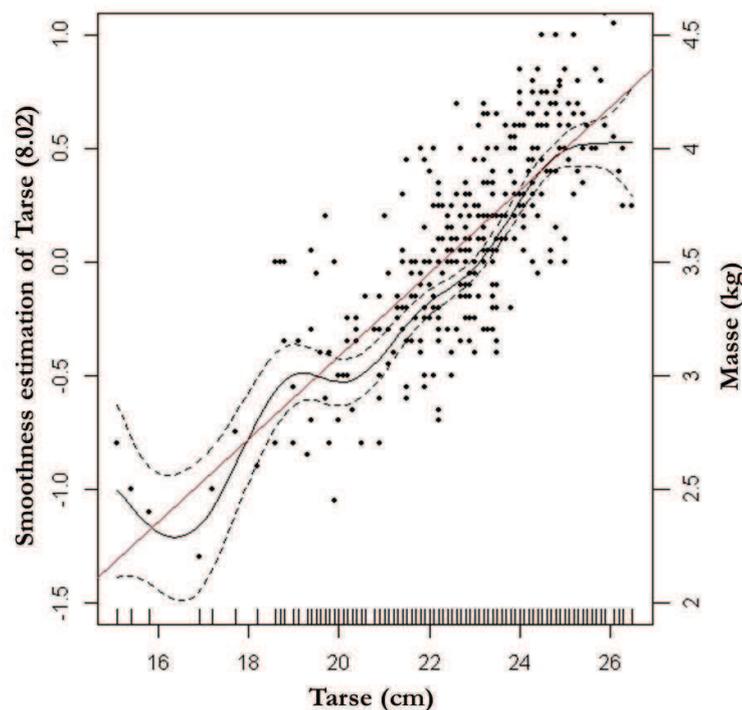


Figure II.14 : Relation allométrique non linéaire (GAM) entre la masse (M) et le tarse (T) des poussins de Cigogne blanche (courbe noire) avec un degré de liberté estimé à 8.02. Les courbes en pointillés représentent $+ 1$ erreur standard. La courbe en rouge représente une relation allométrique linéaire (GLM). Les points noirs représentent les individus de masse et de longueur de tarse connues.

La masse ayant une distribution proche de la normalité (test de Shapiro-Wilk $W = 0.99$, $p = 0.051$) et les résidus du modèle également (Figure II.15), l'erreur gaussienne est justifiée. La courbe Figure II.14 suggère qu'une relation linéaire est plus adéquate qu'une relation cubique ou quadratique. Cependant, elle semble plus complexe qu'une simple fonction linéaire, indiquant qu'il y a un problème avec les hypothèses faites sur la variance dans ce modèle. En effet la relation $M = f(T)$ peut-être potentiellement affectée par différents effets aléatoires qui pourraient expliquer une partie des variations de la masse en fonction du tarse, tels que l'effet nid, l'effet année, l'effet rang dans la fratrie, et l'effet taille de nichée. L'effet rang dans la fratrie ne peut être pris en compte dans notre relation car cette variable est corrélée avec la taille du tarse étant donné que nous avons défini le rang par rapport à la longueur du tarse. De plus le rang est peut-être mal estimé à cause d'un potentiel dimorphisme sexuel entre certains individus au sein d'une même nichée. L'effet de la taille

de la nichée n'a pas été pris en compte dans cette relation, car nous préférons tester cet effet en tant que covariable explicative de l'indice de condition corporelle. Il en est de même pour l'effet l'année. Nous avons donc pris en compte le nid en effet aléatoire dans la relation allométrique entre la masse et le tarse. Ceci améliore la relation du modèle qui semble plus linéaire, en divisant presque par deux le nombre de degrés de liberté (de 8.02 sans effet aléatoire à 4.09 avec le nid en effet aléatoire), ce qui diminue le nombre de valeurs aléatoires qui ne sont pas déterminées ou fixées par l'équation du modèle. σ_{nid}^2 La relation étant maintenant linéaire, nous avons utilisé la fonction 'lme' dans R 2.13.1 de manière à extraire les résidus. Nous construisons donc notre indice de condition corporelle en utilisant les résidus de la relation $M = f(T + \sigma_{nid}^2)$.

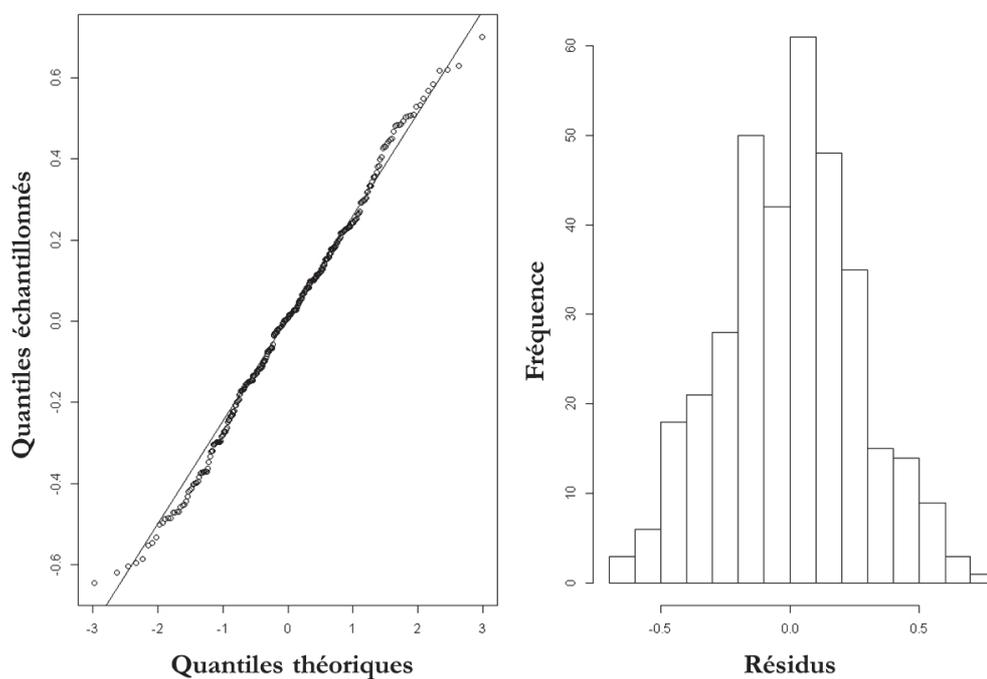


Figure II.15: Estimation de la variance des erreurs (à gauche) à partir des résidus des points par rapport à la droite des moindres carrés, et distribution des résidus (à droite) du modèle $Masse = f(s(Tarse))$. Les erreurs de mesure ont des distributions normales.

Ne tenant compte dans cette relation que de l'effet aléatoire nid, nous vérifions la linéarité de la relation en comparant les histogrammes des résidus des modèles mixte non-linéaire (GAMM) et linéaire (GLMM) (**Figure II.16**). Les résidus sont centrés sur zéro dans les deux cas, avec un petit décalage pour le GLMM par rapport au zéro pour les faibles valeurs de résidus (histogramme non symétrique), qui s'explique par le faible nombre d'individus ayant un petit tarse. C'est d'ailleurs ceci qui explique également les « vagues » observées sur la courbe de la relation à droite de la **Figure II.17**.

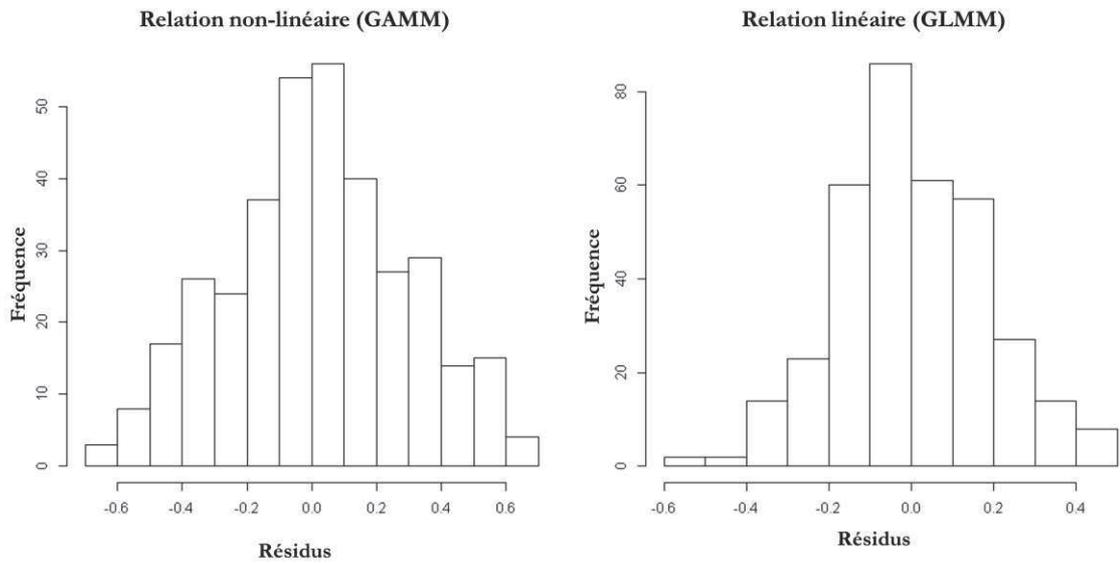


Figure II.16 : Histogrammes de la distribution des résidus de la relation $M = f(T + \sigma_{nid}^2)$ ajusté (à gauche) de manière non linéaire avec un GAMM, et de manière linéaire avec un GLMM (à droite).

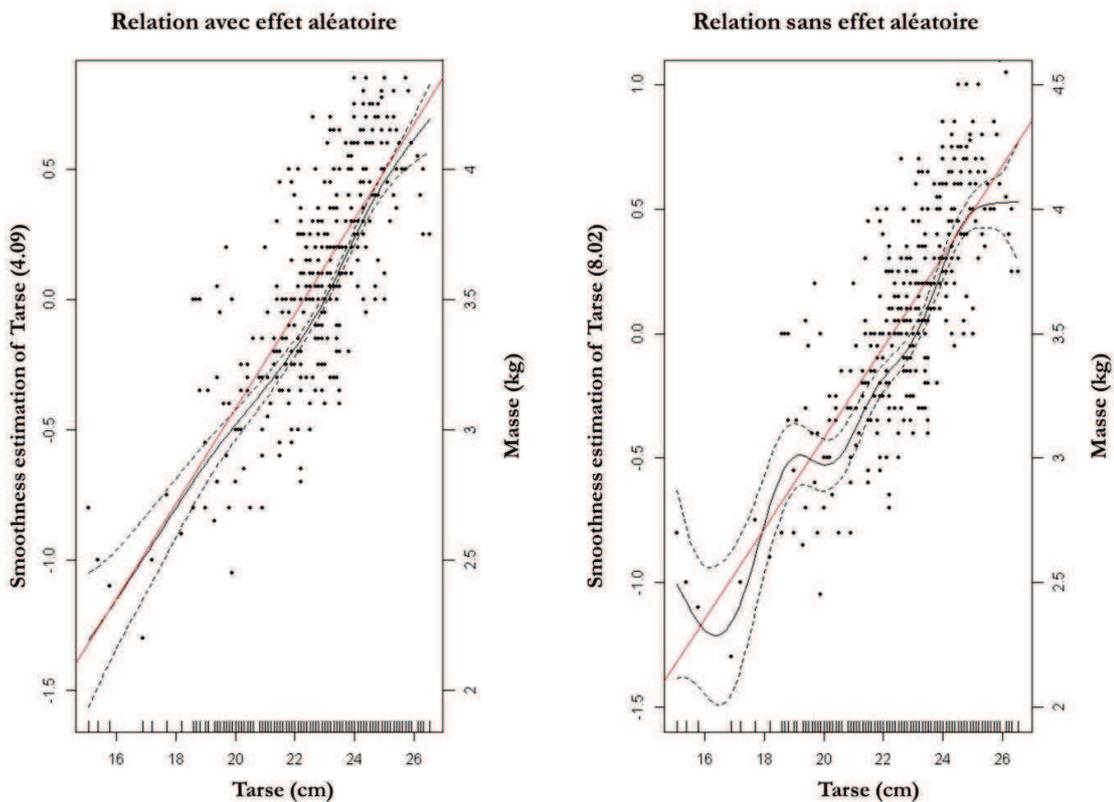


Figure II.17 **A gauche :** relation non linéaire avec un effet aléatoire (GAMM) entre la masse et le tarse selon la fonction $M = f(T + \sigma_{nid}^2)$ (courbe noire), avec un degré de liberté estimé à 4.09, et même relation considérée comme linéaire (GLMM) (en rouge). **A droite :** mêmes relations que précédemment mais sans effet aléatoire. Les courbes en pointillés noirs représentent ± 1 erreur standard et les points noirs représentent les individus de masse et de longueur de tarse connus.

L'indice de condition corporelle que nous utilisons correspond donc aux résidus de la relation non-linéaire $M = f(T + \sigma_{nid}^2)$ ajusté en utilisant la fonction 'gamm' dans R 2.13.1 (R Development Core Team 2011) dont la sortie du modèle se trouve **Tableau II.6**.

	Estimation β	Erreur standard	Valeur de p	Degré de liberté estimé
Ordonnée	3.58	0.026	<2e-16	
Tarse	0.29	0.076	2e-04	
$s(Tarse)$			<2e-16	4.09
$\sigma_{nid}^2 = 0.1909715$				
$\sigma_{résiduelle}^2 = 0.1979348$				

Tableau II.6: Sortie du modèle décrivant la relation non linéaire $M = f(T + \sigma_{nid}^2)$ dont les résidus serviront d'indice de la condition corporelle des poussins de Cigogne blanche.

II.7.2 Des modèles adaptés aux données

II.7.2.1 Distributions des variables réponses

Considérant les trois variables réponses que sont les traits démographiques étudiés, leurs distributions sont différentes. Le nombre de jeunes à l'envol étant des données de comptage qui sont toujours positives, nous avons utilisé une distribution de Poisson. Les données de sexe ratio étant des données codées en 0 et 1 (mâle ou femelle) nous avons utilisé une distribution binomiale. Concernant ces deux variables, nos analyses ont été réalisées en utilisant des régressions logistiques à l'aide de GLM effectués avec la fonction 'lmer' dans R 2.13.1 (R Development Core Team 2011). Enfin, les données d'indice de condition corporelle étant des données continues qui suivent une distribution gaussienne, nos analyses concernant cette variable ont été réalisées en utilisant des régressions linéaires à l'aide de GLM effectués avec la fonction 'lme' dans R 2.13.1 (R Development Core Team 2011).

Le **tableau II.7** ci-dessous indique les caractéristiques des GLM utilisées. Le type de distribution détermine la fonction de dispersion $Var(y_i)$ des observations autour de la valeur attendue μ_i en fonction du paramètre de dispersion φ . Selon la distribution, le choix pour la fonction de lien g (qui est une transformation de la moyenne attendue, et non pas des valeurs observées), sera déterminé. Enfin, un GLM sera formulé par un modèle linéaire qui spécifie la relation entre la réponse moyenne μ_i et des prédicteurs x_i en fonction de paramètres β .

Réponse	Paramètre de dispersion φ	Fonction de lien g	Fonction de dispersion $\mathcal{V}ar(y_i)$
Normale	σ^2	Identité	σ^2
Poisson	1	Log	μ
Binomiale	1	Logit	$\mu(1 - \mu)/n_i$

***Tableau II.7:** Récapitulatif des propriétés des différentes distributions utilisées dans la thèse pour modéliser des réponses avec des GLM (la fonction de lien g indiquée est celle qui est la plus fréquemment utilisée, mais d'autres peuvent être utilisées).*

II.7.2.2 Sur-dispersion & Sous-dispersion

Le paramètre de dispersion (φ) est “libre” pour une réponse normale, c’est-à-dire qu’il varie en fonction des données et doit donc être estimé. Ce n’est pas le cas des réponses de type Poisson ou binomiale où il est contraint d’être égal à 1 : la dispersion des observations est alors fonction de la moyenne attendue. Il arrive cependant que cette relation ne soit pas vérifiée, et la variance observée est supérieure (sur-dispersion) ou inférieure (sous-dispersion) à celle prédite, le phénomène de sur-dispersion étant le plus courant.

Il y a deux causes non-exclusives généralement invoquées pour expliquer la présence de sur-dispersion avec ce type de données : la non-indépendance des observations et la présence d’hétérogénéité pas prise en compte par le modèle. Dans le deuxième cas, la sur-dispersion peut souvent être diminuée en choisissant des prédicteurs plus appropriés (c’est-à-dire en trouvant un meilleur modèle, ce qui dépend uniquement de l’utilisateur). Quelle que soit la cause, il faut bien noter que la sur-dispersion ne biaise pas l’estimation des paramètres (β), mais sous-estime les erreurs-standards associées. On risque donc de conclure injustement à un effet significatif. Le biais inverse se produira en présence de sous-dispersion. Il convient donc de corriger éventuellement ces biais en introduisant dans le modèle le paramètre de dispersion (φ) qui sera estimé avec les autres paramètres. Si $\varphi > 1$, il y a sur-dispersion, alors que si $\varphi < 1$, il y a sous-dispersion. Aucun test n’est formalisé pour tester l’hypothèse $\varphi = 1$, mais en pratique, il est considéré que si $\varphi > 2$ ou $\varphi < 0.5$, alors, il est nécessaire de corriger les effets de la sur-dispersion ou de la sous-dispersion, respectivement.

II.7.3 Construction multi-échelle des modèles

Après avoir développé le contexte biologique des effets potentiels du climat, de l’habitat et de l’expérience sur la Cigogne blanche (cf. II.4.1 et II.4.2), et avoir divisé le cycle annuel en périodes pour déterminer le moment où les contraintes climatiques peuvent affecter les cigognes blanches, nous avons utilisé l’approche analytique générale suivante pour évaluer les effets de la variation des covariables climatiques, d’habitat, d’expérience des reproducteurs et de la densité locale sur trois traits d’histoire de vie (cf. II.7.1).

$$\theta = f(\text{Effet individuel} + \text{Effet spatial local} + \text{Effet temporel Annuel})$$

De manière à prendre en compte les variations individuelle, temporelle et spatiale des processus non pris en compte par les covariables précédemment énoncées, nous avons considéré des effets aléatoires pour chacun des modèles. Les variations temporelles non expliquées par les covariables climatiques sont considérées à travers un effet aléatoire de l'année. Pour les variations spatiales des processus, nous considérons les nids comme variables aléatoires pouvant prendre en compte l'effet d'autres facteurs qui seraient responsables de variations spatiales. Enfin, pour les variations individuelles autres que celles prises en compte par l'expérience des reproducteurs, nous considérons pouvoir difficilement les représenter, et elles sont donc considérées via les résidus des modèles, qui considéreront les autres facteurs possiblement responsables de la variation individuelle. Ainsi nous avons $\sigma_{\theta}^2 = \sigma_{spatiale}^2 + \sigma_{temporelle}^2 + \sigma_{individuelle}^2$

$$\sigma_{\theta}^2 = (\sigma_{habitat}^2 + \sigma_{nid}^2) + (\sigma_{climat}^2 + \sigma_{année}^2) + (\sigma_{expérience}^2 + \sigma_{résiduelle}^2)$$

où σ_{θ}^2 , la variation totale dans un trait d'histoire de vie, σ_{θ}^2 est estimé comme étant la somme des variations spatiales ($\sigma_{habitat}^2$), temporelles (σ_{climat}^2) et individuelles ($\sigma_{expérience}^2$) dues aux covariables et des variations aléatoires dues au nid (σ_{nid}^2), à l'année ($\sigma_{année}^2$) et à l'individu ($\sigma_{résiduelle}^2$).

Pour chaque trait histoire de vie θ , nous avons formulé différents modèles statistiques candidats en considérant les trois étapes suivantes :

(1)

$$\theta = f(1 + \sigma_{nid}^2 + \sigma_{année}^2 + \sigma_{résiduelle}^2)$$

Dans ce premier modèle, le trait d'histoire de vie (nombre de jeunes à l'envol, sexe ratio des nichées, et condition des jeunes avant l'envol) est fonction d'une constante et des effets aléatoires. A partir de ce modèle les effets aléatoires ont été testés au travers de modèles GLMM en fonction de la déviance des modèles. Nous avons conservé les effets qui réduisaient le plus la déviance des modèles, en tenant compte également de la valeur de la variance de l'effet aléatoire pour chaque modèle. Un fois ces effets aléatoires testés le meilleur modèle de l'étape (1) a servi de modèle de référence concernant les effets aléatoires pour la suite.

(2)

$$\theta = f(1 + \text{Expérience} + \sigma_{nid}^2 + \sigma_{année}^2 + \sigma_{résiduelle}^2)$$

Dans ce second modèle, le trait d'histoire de vie est fonction d'une constante, de l'expérience des oiseaux et des effets aléatoires. Ensuite si un effet de l'expérience a été détecté nous testons l'effet du climat (3), puis celui de l'habitat (4). Sinon, nous testons directement l'effet du climat et de l'habitat sans prendre en compte l'expérience.

(3)

$$\theta = f(1 + \text{Climat} + \text{Expérience} + \sigma_{nid}^2 + \sigma_{année}^2 + \sigma_{résiduelle}^2)$$

(4)

$$\theta = f(1 + \text{Habitat} + \text{Climat} + \text{Expérience} + \sigma_{nid}^2 + \sigma_{année}^2 + \sigma_{résiduelle}^2)$$

II.7. Modélisation des relations entre population et environnement

Ensuite, pour tester l'effet de la densité locale (D), nous vérifions la colinéarité des covariables avec la covariable de densité locale. Lorsque des covariables étaient corrélées à la densité nous avons choisi d'enlever les covariables autres que la densité. Ainsi, nous avons pu tester l'effet de la densité sur la variation dans les traits d'histoire de vie, d'abord en effet additif (5), puis en interaction avec les covariables locales d'habitat (6).

(5)

$$\theta = f(1 + D + \text{Habitat} + \text{Climat} + \text{Expérience} + \sigma_{nid}^2 + \sigma_{année}^2 + \sigma_{résiduelle}^2)$$

(6)

$$\theta = f(1 + D + \text{Habitat} + \text{Habitat} \times D + \text{Climat} + \text{Expérience} + \sigma_{nid}^2 + \sigma_{année}^2 + \sigma_{résiduelle}^2)$$

Comme précédemment la sélection des covariables dans les modèles a été effectuée à l'aide de l'AIC. Enfin, pour chaque variable réponse, une fois un modèle final obtenu, nous avons testé et considéré ou non l'autocorrélation spatiale, comme expliqué dans la partie II.5.4.



Chapitre III

La sélection d'habitat densité-dépendante, à différentes échelles spatiales, dans une population en pleine expansion

Contenu

III.1 La sélection d'habitat dans des conditions de non-équilibre	108
III.1.1 De la théorie à l'application.....	108
III.1.2 Hypothèses et prédictions	109
III.2 La sélection d'habitat de la cigogne blanche en Charente-Maritime	111
III.2.1 Une sélection peu contrastée entre années	111
III.2.2 Tout est une histoire d'échelle	115
III.3 Les effets densité-dépendants sur la sélection de l'habitat.....	116
III.3.1 Concordance de nos résultats avec la théorie de la distribution idéale.....	119
III.3.2 Changement de stratégie comportementale.....	120
III.3.2.1 De la territorialité à la colonialité	120
III.3.2.2 Et ailleurs, comment ça se passe ?.....	121
III.4 Conclusion	122

Avant-propos

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue PLoS ONE. Le texte intégral de la publication figure dans l'**Annexe 4**. Dans ce chapitre j'ai effectué une synthèse de l'article en reprenant les enjeux et les résultats principaux de l'étude. J'ai souhaité cependant clarifier certains aspects de l'article et élargir la discussion des résultats.

III.1 La sélection d'habitat dans des conditions de non-équilibre

III.1.1 De la théorie à l'application

La sélection d'habitat est un processus clé déterminant la distribution et l'abondance des populations sauvages (Kramer *et al.*, 1997). Parce qu'elle a de profondes conséquences sur les performances des individus, et de façon ultime sur leur fitness (Huey, 1991 ; Orians, & Wittenberger, 1991), examiner la variation dans la sélection d'habitat dans des populations sauvages est essentiel pour mieux comprendre les facteurs qui déterminent leur distribution spatiale. Selon un principe théorique général, les préférences pour certaines qualités d'habitat devraient être le reflet de la fitness (Levins, 1968). Comprendre les mécanismes qui gouvernent la distribution spatiale des individus est donc essentiel pour la conservation et la gestion des espèces sauvages (Kennedy & Gray, 1993). En supposant que la qualité des habitats est spatialement hétérogène, et que les individus cherchent les patches de haute qualité pour maximiser leur fitness, des modèles d'évolution de la sélection d'habitat de reproduction postulent les concepts alternatifs de la distribution idéale libre (IFD) et de la distribution idéale despotique (IDD) (Fretwell & Lucas, 1969 ; Sutherland, 1996).

Jusqu'à récemment, la théorie de la sélection d'habitat s'est focalisée sur des conditions d'équilibre, négligeant les situations où les habitats ne sont pas saturés par des individus (par exemple, Ens *et al.*, 1995 ; Oro, 2008). Ainsi, les modèles de distribution d'espèces généralement utilisés supposent des conditions d'équilibre entre la distribution des espèces et le climat actuel (Pearson & Dawson, 2003). Cependant, dans la nature, beaucoup de populations sauvages ne sont pas en état d'équilibre. Par exemple, les habitats ne devraient pas être saturés quand les populations sont en déclin (Beletsky & Orians, 1994), ou quand les populations étendent leur aire de distribution géographique (Williams *et al.*, 1994). Le cas des espèces invasives est un exemple typique de population en augmentation qui étend son aire de distribution (Sakai *et al.*, 2001 ; Smith *et al.*, 2004). Relativement peu d'attention a été donnée à la sélection d'habitat densité-dépendante dans des populations sauvages dans des conditions de non-équilibre (Messier *et al.*, 1990). A forte densité, selon l'hypothèse de l'IDD et chez les espèces philopatrides qui présentent une territorialité flexible, les nouveaux occupants sont forcés de s'installer dans des habitats sous-optimaux par compétition exclusive (Nummi & Saari, 2003 ; Messier *et al.*, 1990). A l'inverse, dans des habitats hétérogènes et pour des populations à faible densité qui souffrent des effets Allee, Greene & Stamps (2001) ont montré qu'il est plus avantageux pour des individus de se regrouper avec des congénères plutôt que d'aller explorer des habitats même adéquats pendant de longues périodes. Dans ce cas les coûts d'installation réduisent le nombre d'individus changeant de patch.

III.1. Sélection d'habitat et conditions de non-équilibre

La cigogne blanche en période de reproduction a un comportement territorial (Haverschmidt, 1949). A partir du début de l'occupation du nid et pendant toute la saison de reproduction les couples de cigognes défendent leur nid et ses alentours (Cramp & Simmons, 1977). Des travaux précédents sur cette population et d'autres suggèrent que la fécondité est négativement reliée à la densité de la population (Barbraud *et al.*, 1999 ; Denac, 2006a), et qu'elle diffère entre les types d'habitat aux alentours des sites de nidification (Barbraud *et al.*, 1999 ; Denac, 2006b). Nous prédisons donc que la distribution des nids de cigognes devrait suivre une IDD plutôt qu'une IFD, parce que les individus dominants devraient gagner l'accès aux territoires de plus haute qualité.

III.1.2 Hypothèses et prédictions

La grande majorité des nids dans la zone d'étude sont isolés (*Cf.* chapitre II.3.2.4). Etant donné le très faible nombre de pixels qui contiennent plus d'un nid, nous n'avons pas tenté d'exécuter les analyses en utilisant des données de nombre de nids, mais plutôt des données de présence-absence. Nous avons analysé la probabilité de sélectionner un site de nidification en fonction des caractéristiques d'habitat propres aux trois années (1990, 2000 et 2006), correspondant à des densités de population différentes. Les habitats sont supposés avoir des qualités différentes, et implicitement, on suppose que la qualité des habitats correspond à un proxy de l'abondance des ressources alimentaires (*Cf.* chapitre II.3.2.2). Nous avons ensuite évalué l'existence de la sélection d'habitat densité-dépendante, en testant les interactions entre les caractéristiques d'habitat et les densités de reproducteurs (densité globale) (*Cf.* chapitre II.4.2.1).

Sous l'hypothèse de l'IDD (Figure 1) :

- Avec des densités de reproducteurs qui augmentent et le comportement territorial des cigognes - impliquant que certains individus sont capables de mobiliser les ressources et d'empêcher les autres individus de les exploiter, nous prédisons que les habitats devraient être séquentiellement occupés par les cigognes blanches selon leur qualité. Les habitats hautement favorables seront donc occupés en premier (par les oiseaux les plus dominants), et les habitats les moins favorables seront occupés à densité croissante (les oiseaux les moins dominants devraient être relégués dans ces habitats moins favorables).
- A faible densité, la probabilité de sélectionner un site de nidification devrait augmenter avec la proportion d'habitats favorables. Quand la densité augmente, les individus sont alors forcés de s'installer dans d'autres habitats. Nous prévoyons donc une relation négative entre la densité et la pente de la relation entre la proportion d'habitats favorables et la probabilité de sélectionner un site de nidification. Inversement, nous prévoyons une pente positive concernant la proportion d'habitats défavorables.

Sous l'hypothèse de l'IFD (Figure 1) :

- A faible densité, nous supposons le même type de relation que sous l'hypothèse de l'IDD car, comme sous l'hypothèse de l'IDD, les habitats hautement favorables devraient être occupés en premier et les habitats moins favorables occupés avec une densité croissante.

- Par contre, quand la densité augmente, nous supposons que les individus sont libres de s'installer à l'emplacement de leur choix avec un jugement idéal de la pertinence de l'habitat et sans effet de dominance. Par conséquent, les individus s'installent encore dans des habitats favorables et nous ne prévoyons pas de relation négative entre la probabilité de nicher et la proportion d'habitats favorables. De plus, nous pouvons aussi nous attendre à une saturation de la probabilité de sélectionner un site de nidification si la proportion de certains habitats atteint un seuil, dû à un possible comportement d'agrégation dans ces habitats en l'absence d'autres habitats convenables.

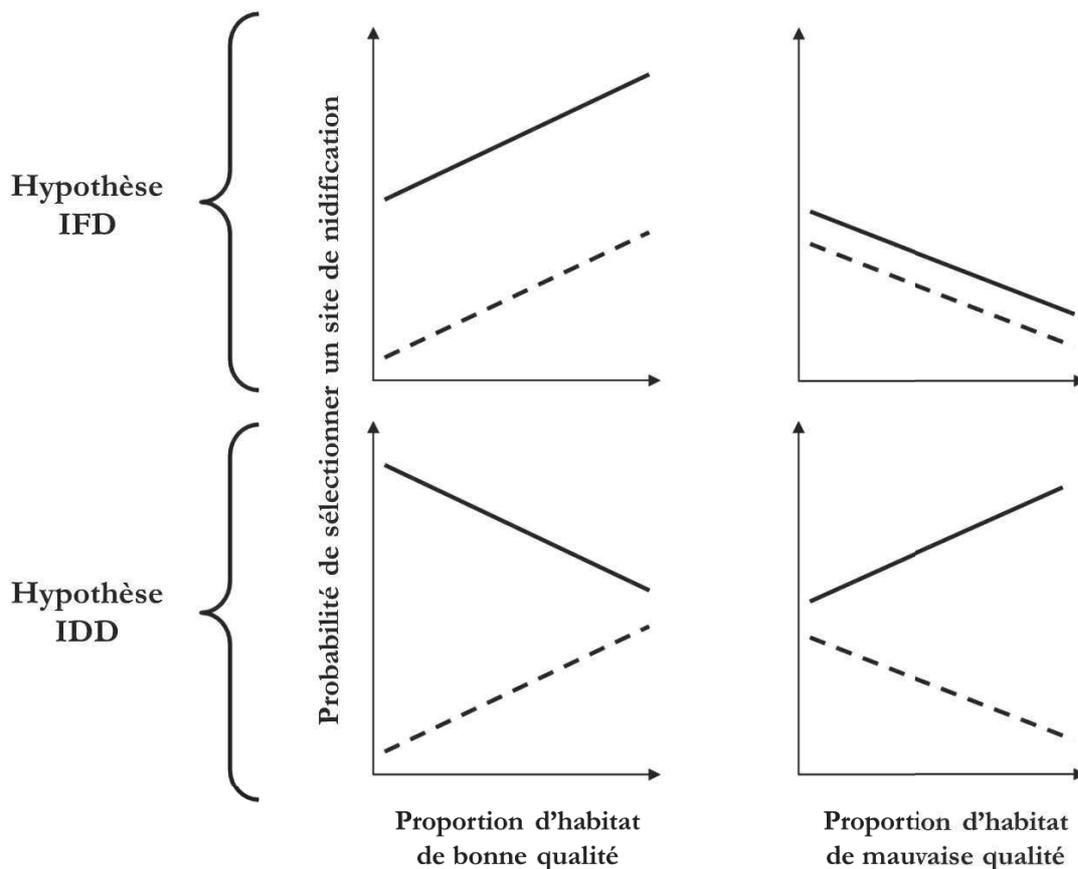


Figure 1- Relations attendues entre la probabilité de sélectionner un site de nidification et les proportions des habitats de haute et faible qualité, sous les hypothèses de la distribution libre idéale (IFD) et de la distribution idéale despotique (IDD), à haute ou basse densité. Sous ces deux hypothèses, à faible densité (ligne pointillée), la probabilité de sélectionner un site de nidification en fonction de la proportion d'habitats de haute qualité augmente, et elle diminue en fonction de la proportion d'habitats de faible qualité. Ceci est dû au fait que les individus sont « idéaux » et s'installent dans des patches où leurs bénéfices sont les plus élevés. Les réponses diffèrent à haute densité (trait plein) en fonction de chaque hypothèse. Sous l'hypothèse de l'IFD, les individus sont libres de s'installer à l'endroit de leur choix, sans effet de dominance. Ainsi, les individus s'installent encore dans des habitats favorables et des relations similaires sont observées à faibles densités, bien que les probabilités soient plus hautes qu'à faibles densités. Ceci est dû au plus grand nombre d'individus qui tentent de s'installer. Cependant, sous l'hypothèse d'IDD, des relations inverses sont attendues à haute densité, parce que les animaux les moins dominants sont relégués dans des habitats moins favorables, et les habitats sous-optimaux sont donc colonisés. Cela correspond à un effet positif de la densité de nids sur la sélection du site de nidification dans des habitats de mauvaise qualité, et à un effet négatif dans des habitats de bonne qualité.

III.2 La sélection d'habitat de la cigogne blanche en Charente-Maritime

Alors que la majorité des études qui traitent de la théorie de la sélection d'habitat sont focalisées sur des conditions d'équilibre, notre travail est parmi les premières études empiriques sur les changements de sélection d'habitat dans une population sauvage en pleine expansion (Lorriliere *et al.*, 2010). Nous avons mis en évidence la sélection d'habitat densité-dépendante chez la cigogne blanche. De plus, la prise en compte d'échelles spatiales multiples dans les modèles fournit une meilleure description de sélection d'habitat.

III.2.1 Une sélection peu contrastée entre années

Les résultats de la modélisation de la probabilité de sélectionner un site de nidification sont présentés **Tableau 2** pour chaque année et pour chaque sous-échantillon. Les sorties de modèles des trois sous-échantillons pour chaque année sont très proches statistiquement parlant. Selon l'échantillonnage aléatoire, certaines covariables sont sélectionnées dans certains sous-échantillons et pas dans d'autres, mais globalement les patrons sont les mêmes.

Pour chaque année, la probabilité de sélectionner un site de nidification augmente avec l'augmentation de la proportion de prairies, de surface en eau, de fossés, de marais d'eau douce, et avec l'augmentation de l'éloignement à la route. Par contre, elle est négativement affectée par les proportions croissantes de zones en cours d'eau (nommées "Aquatic", cf. **Annexe 1**), de zones en agriculture intensive et permanente, et de zones urbaines. A une petite échelle (500 m), la probabilité de sélectionner un site de nidification augmente quand la proportion d'habitats en agriculture hétérogène augmente, mais l'inverse a été observé à une plus grande échelle (5000 m). Les habitats de forêts affectent négativement la probabilité de sélection d'un site de nidification qu'une seule fois dans un seul sous-échantillon en 2000 sur l'ensemble des données des sous-échantillons. Concernant les zones arbustives et le nombre de pylônes, ils ont des effets contrastés en 2000 (effets négatifs) et en 2006 (effets positifs). Toutefois, les valeurs des coefficients pour ces covariables leur suggèrent un effet faible. En revanche, pour toutes les années, la proportion de prairies a constamment le plus fort effet positif sur la probabilité de sélectionner un site de nidification par rapport à d'autres covariables d'habitat. La proportion de zones en agriculture intensive et permanente et de zones urbaines ont quant à elles les plus forts effets négatifs (**Tableau 1**).

Bien que des ensembles de covariables d'habitats similaires aient été sélectionnés en 2000 et en 2006, les modèles ont également souligné certaines différences dans la sélection d'habitat entre les années (**Tableau 1**). En 2000 et 2006, le nombre de variables explicatives retenues dans les modèles a augmenté par rapport à 1990 et l'effet de la proportion de prairies devient non-linéaire. Les cigognes blanches ont également tendance à occuper les sites de nidification entourés de fossés (des fossés permanents, temporaires, des ruisseaux naturels ou artificiels), de zones en agriculture hétérogène, de marais d'eau douce, et des sites relativement éloignés des routes (**Tableau 1**). Pour la covariable « nombre de

Chapitre III. Sélection d'habitat densité dépendante

pylônes », son effet négatif sur la probabilité de sélectionner un site de nidification en 2000 est dû au faible nombre de pylônes dans les zones où les nids sont présents.

Le modèle, basé sur trois sous-échantillons de points aléatoires différents par année, produit des résultats cohérents en termes de covariables sélectionnées, d'échelles spatiales et de coefficients au sein d'une année donnée. En outre, la proportion de la déviance expliquée par chaque modèle est très similaire (**Tableau 1**). Aussi, dans l'ensemble, ces résultats suggèrent un effet mineur du choix de l'ensemble des sites non-sélectionnés par les cigognes tirés aléatoirement. Même si l'on observe des résultats moins cohérents entre certains sous-échantillons, ils concernent des covariables avec des petites tailles d'effet (par exemple, l'agriculture hétérogène en 2006).

Enfin, nous avons testé l'autocorrélation spatiale dans chacun des trois modèles sous-échantillonnés en 1990, 2000 et 2006 (**Annexe 5**), et les portées des corrélogrammes sphériques indiquent l'existence d'une autocorrélation spatiale. Les portées des corrélogrammes diminuent de 1990 (portée moyenne = 829 m, variant entre 409 et 1535 m) à 2000 (portée moyenne = 363 m, variant entre 266 et 423 m) et 2006 (portée de moyenne = 277 m, variant entre 208 et 356 m), c'est-à-dire lorsque la densité de la population a augmenté.

La probabilité de sélectionner un site de nidification est représentée **Figure 2**. Choisisant un seuil de 0,75 à partir duquel un carré (avec une résolution spatiale de 100 m × 100 m) est fortement susceptible d'être sélectionné, le modèle de 2000 classe 0,2 % des carrés de la zone d'étude comme des zones très favorables à la nidification des oiseaux, ce qui correspond à 0,64 km² d'habitats très favorables pour la nidification dans la zone d'étude. Le modèle de 2006 classe 5 % des carrés comme des zones très favorables, ce qui correspond à 15,97 km² d'habitats très favorables. Les surfaces d'habitats considérés comme favorables augmentent donc en même temps que la densité de nids augmente. La qualité des habitats pour la cigogne étant déterminée par la sélection des sites de nidification, on peut suggérer que plus la population va croître, jusqu'à un certain équilibre, et s'étendre, plus les surfaces d'habitat considérées comme favorables vont augmenter, jusqu'à, au moins, un état d'équilibre atteint. Considérer l'état d'équilibre est donc essentiel, et ce travail montre les fortes implications pour les modèles d'habitat pour des espèces, aussi bien en déclin qu'invasives par exemple, qui ne sont pas dans un état d'équilibre. En effet, la sélection d'habitat considérée n'est qu'une image à un moment donné de l'état de la population qui est amenée à évoluer pour atteindre son état d'équilibre. Différents mécanismes sont impliqués dans ces processus spatiaux et temporels d'évolution de la population. En faire la lumière, et les prendre en considération dans les modèles d'habitat permet d'avoir un meilleur pouvoir prédictif sur le devenir des populations, notamment celles qui ne sont pas dans un état d'équilibre.

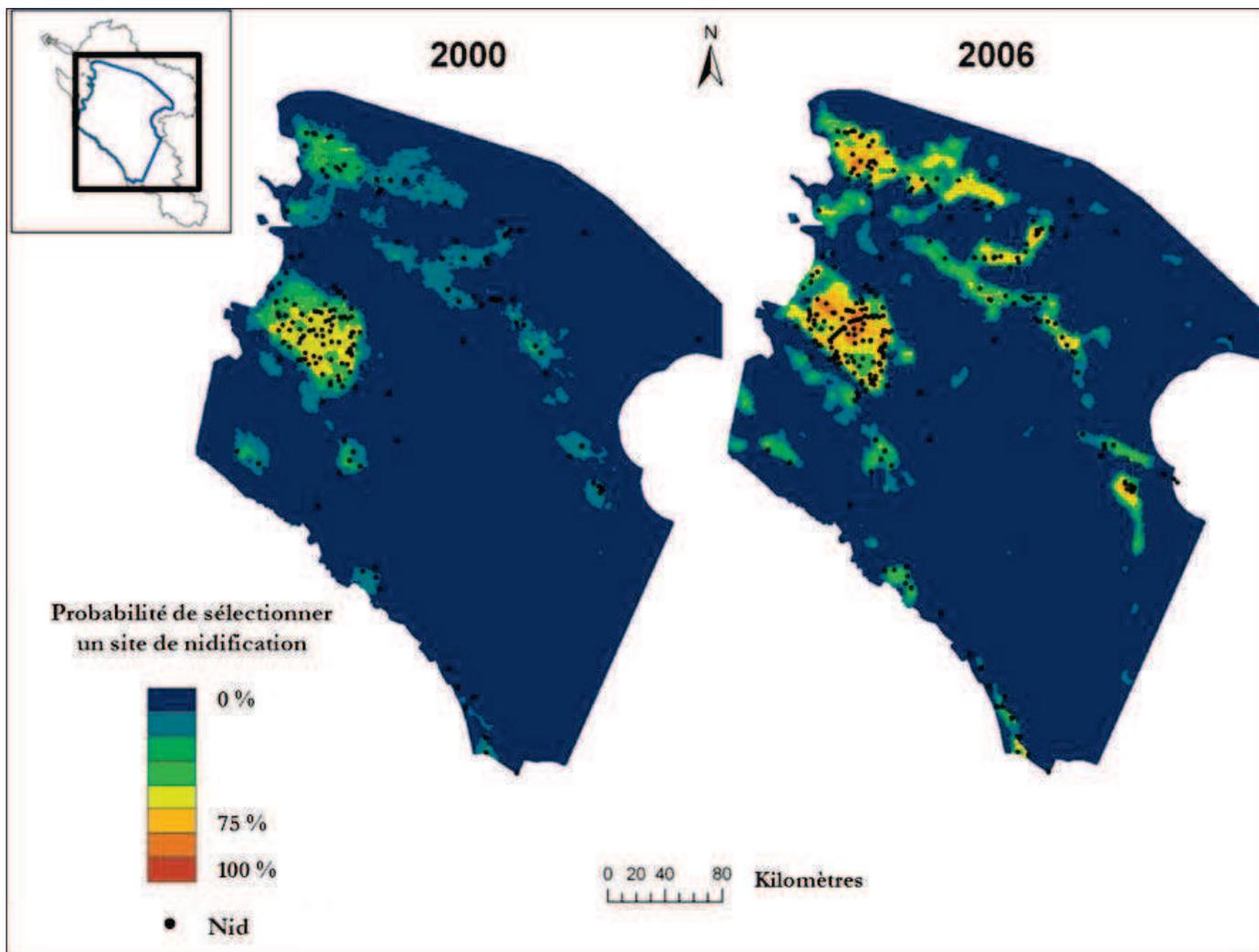


Figure 2- Cartes de probabilité de sélectionner un site de nidification pour les cigognes blanches reproductrices en 2000 et 2006. L'échelle de couleur représente la probabilité de sélectionner un site de nidification pour un carré de 100 m × 100 m. Pour aider à évaluer la performance des modèles, les nids occupés en 2006 ont été tracés sur la carte de 2000, et les nids occupés en 2010 sur la carte de 2006.

Tableau 1- Sorties des modèles linéaires généralisés des probabilités de sélectionner un site de nidification par année (1990, 2000 and 2006) avec trois sous-échantillons par année. Pour chaque modèle et chaque année les valeurs de l'échelle sélectionnée et le coefficient de la pente sont indiqués.

Variables prédictives	Sous-échantillon 1				Sous-échantillon 2				Sous-échantillon 3			
	R ²	Échelle sélectionnée	Coefficient	Valeur de p*	R ²	Échelle sélectionnée	Coefficient	Valeur de p*	R ²	Échelle sélectionnée	Coefficient	Valeur de p*
1990	0.37				0.37				0.43			
Prairies et pâtures		5 000 m	1.09	<0.001		5 000 m	1.03	<0.001		5 000 m	0.75	<0.001
Surface en eau		1 000 m	0.30	0.05		1 000 m	0.39	0.0276		500 m	0.24	0.16
Zone aquatique						2 000 m	-1.09	0.1536		2 000 m	-0.70	0.27
Agriculture permanente						5 000 m	-0.95	0.2966		5 000 m	-1.22	0.14
Zone urbaine		5 000 m	-0.81	0.18						5 000 m	-0.57	0.27
2000	0.42				0.38				0.43			
Prairies et pâtures		2 000 m	2.06	<0.001		2 000 m	2.20	<0.001		2 000 m	2.06	<0.001
Prairies et pâtures ² (effet quadratique)		2 000 m	-0.39	<0.001		2 000 m	-0.41	<0.001		2 000 m	-0.39	<0.001
Fossé						500 m	0.23	0.03				
Zone aquatique		5 000 m	-0.25	0.08		5 000 m	-0.21	0.17		5 000 m	-0.25	0.08
Agriculture intensive		5 000 m	-0.44	0.007		5 000 m	-0.46	0.008		5 000 m	-0.44	0.01
Log (Agriculture permanente)		500 m	-1.20	0.1		500 m	-1.03	0.11		500 m	-1.20	0.1
Agriculture hétérogène		500 m	0.35	0.01		500 m	0.32	0.04		500 m	0.35	0.01
Zone urbaine		500 m	-0.37	0.13		500 m	-0.41	0.08		500 m	-0.37	0.13
Nombre de pylônes		500 m	-0.36	0.08		500 m	-0.38	0.09		500 m	-0.36	0.08
Zone arbustive						5 000 m	-0.34	0.29				
Forêts						2 000 m	0.33	0.08				
2006	0.38				0.37				0.42			
Prairies et pâtures		1 000 m	2.71	<0.001		1 000 m	2.76	<0.001		1 000 m	2.03	<0.001
Prairies et pâtures ² (effet quadratique)		1 000 m	-0.68	<0.001		1 000 m	-0.58	<0.001		1 000 m	-0.56	<0.001
Fossé						5 000 m	0.19	0.05		5 000 m	0.22	0.03
Zone aquatique						5 000 m	-0.13	0.23		5 000 m	-0.24	0.05
Agriculture intensive										500 m	-0.46	0.01
Log (Agriculture permanente)		500 m	-1.36	0.1		500 m	-1.11	0.09		500 m	-0.88	0.14
Agriculture hétérogène		500 m	0.45	<0.001		500 m	0.55	<0.001		5 000 m	-0.38	0.02
Zone urbaine		5 000 m	-0.49	<0.001		2000 m	-0.23	0.12		5 000 m	-0.38	0.01
Éloignement à la route		5 000 m	0.29	0.04						5 000 m	0.31	0.02
Nombre de pylônes						2 000 m	0.23	0.03				
Zone arbustive		2 000 m	0.27	0.004		1 000 m	0.25	0.006				
Marais		2 000 m	0.18815	0.04		500 m	0.14	0.07				

III.2.2 Tout est une histoire d'échelle

La plus importante covariable d'habitat qui affecte la probabilité d'installation de cigognes blanches reproductrices est la covariable « prairies », suivie par la présence d'eaux peu profondes comme les ruisseaux, les fossés et les étangs. L'importance des habitats de prairies à proximité de l'eau pour les cigognes blanches a été quantifiée par plusieurs auteurs (Latus *et al.*, 2000 ; Tryjanowski *et al.*, 2005 ; Radović & Tepić, 2009 ; Wickert *et al.*, 2010) et a été observée depuis longtemps (Gluz von Blotzheim & Bauer, 1966 ; Cramp & Simmons, 1977 ; Géroudet, 1978). A l'opposé, les zones couvertes par l'agriculture intensive ou l'agriculture modérément intensive sont extrêmement peu susceptibles d'être occupées par les cigognes blanches reproductrices. Les zones avec des cours d'eau relativement profonds ne sont pas favorables aux sites de reproduction. Comme Moritzi *et al.* (2001) le suggèrent, dans ces zones la nourriture n'est probablement pas accessible pour cet échassier, la profondeur de l'eau empêchant un libre accès à des proies qui autrement seraient rentables.

Dans notre processus de modélisation, nous avons utilisé une nouvelle approche pour prendre en compte la sélection d'habitat à différentes échelles spatiales. Habituellement, pour tenir compte de plusieurs échelles spatiales, un modèle par échelle spatiale est construit. Ici, nous avons montré que différentes variables agissent à différentes échelles simultanément. Il est donc important d'avoir une procédure qui permette de sélectionner les modèles avec un mélange d'échelles spatiales afin d'obtenir des modèles de distribution spatiale plus réalistes (Piorecky & Prescott, 2006). Pour limiter le risque de créer un très grand nombre de combinaisons (et de modèles), on peut définir une gamme d'échelles a priori, en utilisant par exemple des informations sur les distances que parcourent les organismes étudiés pour la prospection alimentaire. À la lumière des sorties de modèles, les oiseaux montrent des préférences d'habitat de reproduction claires et assez uniformes entre années (par exemple, la covariable « prairies » a toujours des valeurs de pentes positives et grandes). En utilisant différentes échelles spatiales pour modéliser la sélection d'habitat, nous avons pu montrer qu'il y avait un choix cohérent dans les échelles en fonction des variables d'habitat de la zone de recherche alimentaire au sein des années. Cependant, l'échelle des habitats de reproduction préférés et évités varie entre les années. Les échelles tendent à diminuer de 1990 à 2006 pour certaines des covariables sélectionnées (par exemple la covariable « prairies » a été sélectionnée dans un rayon de 5 km en 1990, de 2 km en 2000 et de 1 km en 2006). Une explication possible peut être que si la densité augmente, alors les oiseaux doivent restreindre leur domaine vital pour aller se nourrir sur des habitats plus proches de leur nid. Alternativement, les cigognes en phase de colonisation ont tendance à se regrouper dans une partie particulière de la zone d'étude et n'utilisent pas tous les habitats les plus appropriés. La variabilité dans la densité peut également conduire à une augmentation de l'échelle spatiale de certaines des covariables sélectionnées. Par exemple, les covariables représentant la présence d'eau (surface en eau, fossés et cours d'eau) sont sélectionnées dans un rayon supérieur à 2 km en 1990, mais dans un rayon de 5 km en 2000 et 2006. Comme la densité augmente, les possibilités de s'installer dans des habitats très convenables sont devenues limitées pour les oiseaux (Fretwell & Lucas, 1969 ; Cody, 1985). Eventuellement, les individus s'installent dans des habitats moins favorables, et sont contraints d'augmenter leur domaine vital pour se nourrir sur les habitats plus éloignés de leur nid.

III.3 Les effets densité-dépendants sur la sélection de l'habitat

Les résultats des modèles concernant les interactions entre les effets des covariables d'habitat et de la densité de population sur la probabilité de sélectionner un site de nidification sont représentés **Tableau 2**. Nous trouvons une interaction négative entre la proportion de surfaces en eau autour des sites de nidification et la densité en nids, avec un effet positif à faible densité et un effet négatif à haute densité (**Figure 3A**). A faible densité, la probabilité de sélectionner un site de nidification augmente avec l'augmentation des zones couvertes par des surfaces en eau dans un rayon de 1000 m, mais diminue à haute densité. Malgré le relativement faible effet de l'interaction entre la proportion de surfaces en eau autour des sites de nidification et la densité de nids sur la probabilité de sélectionner un site de nidification (laquelle varie entre 0 et 0.05), le modèle final avec l'interaction est à 3,4 points d'AIC plus faible qu'un modèle sans l'interaction. Cette faible taille d'effet est due à la petite proportion de cet habitat dans la zone d'étude, et notamment dans un rayon de 1000 m autour des sites de nidification ($2,5 \pm 8,6 \%$).

Modèle sans autocorrélation spatiale ($R^2=0,43$)

Variables prédictives	Echelle sélectionnée	Coefficient	Erreur standard	p^*
(Intersection)		-9.24	0.77	< 0.001
log(Densité)		1.23	0.15	< 0.001
Prairie	2 000 m	-0.71	0.97	0.59
Prairie ²	2 000 m	0.43	0.30	0.28
Surface en eau	1 000 m	0.55	0.18	0.02
Log(Agriculture permanente)	500 m	-1.19	0.48	0.06
Aquatic	5 000 m	-0.28	0.07	0.003
Zone urbaine	5 000 m	-0.29	0.07	0.005
Agriculture Intensive	500 m	-0.60	0.09	< 0.001
Fossés	5 000 m	0.15	0.05	0.04
Eloignement à la route	5 000 m	0.26	0.08	0.01
Agriculture hétérogène	5 000 m	-0.33	0.09	0.008
Log(Densité): Prairie	2 000 m	0.53	0.20	0.05
Log(Densité):Prairie ²	2 000 m	-0.19	0.06	0.02
Log(Densité): Surface en eau	1 000 m	-0.11	0.04	0.03

*. La valeur de probabilité p des variables prédictives est indiquée pour information mais seul l'AIC a été utilisé pour la sélection des variables,

Tableau 2 - Sortie du modèle final (sans autocorrélation spatiale) de la probabilité de sélectionner un site de nidification en fonction de la densité de nids, des variables d'habitat et de leurs interactions. Les valeurs d'échelle sélectionnée et de coefficients de pente estimés des variables explicatives sont indiquées. Les erreurs standard ont été corrigées par la racine carrée du facteur d'inflation de la variance qui capture les effets de l'autocorrélation spatiale.

III.3. Effets densité-dépendants sur la sélection d'habitat

Nous trouvons également une interaction entre la densité et les zones couvertes par des prairies dans un rayon de 2000 m autour des sites de nidification. L'effet de cette interaction sur la probabilité de sélectionner un site de nidification est fort (la probabilité de sélectionner un site de nidification varie entre 0 et 0,25). Le modèle final avec l'interaction est à 4,4 points d'AIC plus faible que le modèle sans interaction. A faible densité, la probabilité de sélectionner un site de nidification augmente légèrement avec la disponibilité croissante en prairies (mais reste très proche de zéro), tandis que cette relation prend une forme en cloche pour des densités plus élevées (Figure 3B). Plus précisément, la probabilité de sélectionner un site de nidification est maximisée quand la proportion de zones couvertes par des prairies atteint 58 % dans un rayon de 2000 m autour des potentiels sites de nidification (Figure 3B).

L'analyse de déviance, basée sur le modèle final, un modèle où l'effet log (densité) est remplacé par l'effet année, et un modèle sans effet de log (densité) et de l'année (mais avec les effets des covariables habitat), indique un effet hautement significatif de la densité sur la variation de la probabilité de sélectionner un site de nidification entre les années ($F_4 = 162.6, p < 0.001$).

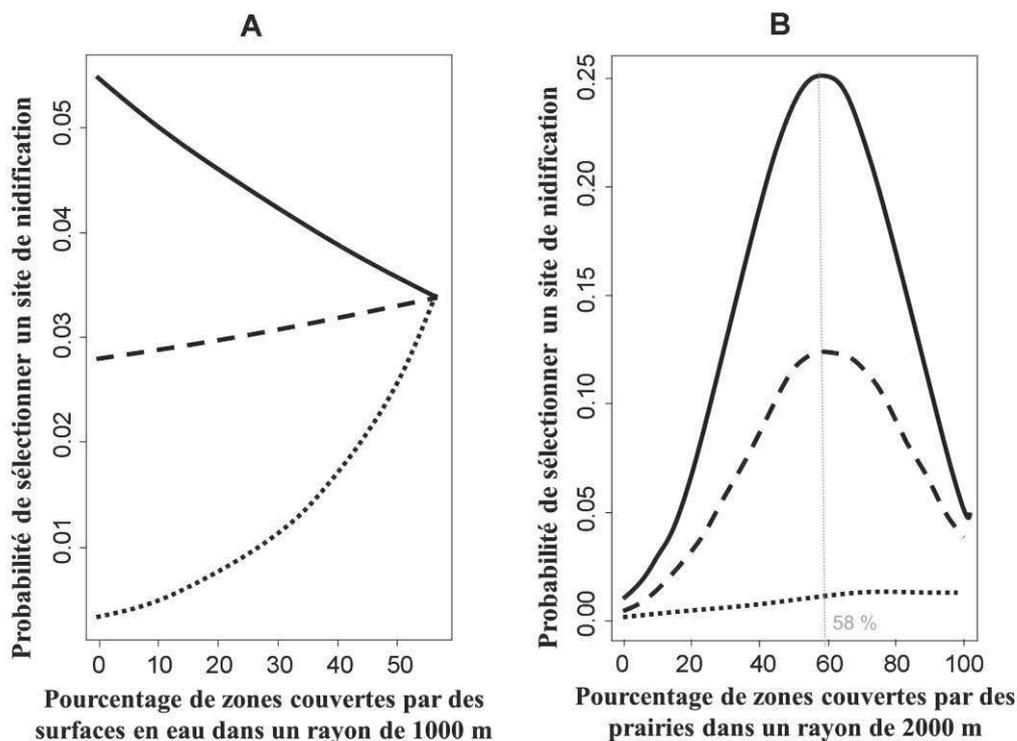


Figure 3 - Probabilité de sélectionner un site de nidification en fonction des proportions d'habitat pour trois densités de nids. La probabilité de sélectionner un site de nidification est fonction de la proportion de zone couverte par des surfaces en eau (A) et des prairies (B) pour des densités de nids (échelle logarithmique) de : 0,66 nids.100 km⁻² en 1990 (ligne pointillée), 3,7 nids.100 km² en 2000 (ligne en tirets), et de 6,6 nids.100 km⁻² en 2006 (ligne pleine). Les courbes sont tracées à partir des estimations obtenues du modèle final (Figure 4).

Chapitre III. Sélection d'habitat densité dépendante

Enfin, nous avons testé l'autocorrélation spatiale dans le modèle final, et la portée du corrélogramme sphérique est de 309 m, ce qui indique l'existence d'une autocorrélation spatiale. Prendre en compte l'autocorrélation spatiale n'affecte pas les valeurs des coefficients de pente du modèle final, mais affecte seulement légèrement le niveau de leur significativité (**Tableau 3**). Ces faibles variations suggèrent que l'autocorrélation spatiale n'explique qu'une part négligeable de la variation spatiale dans la distribution des nids.

Modèle avec autocorrélation spatiale (portée du corrélogramme sphérique = 309m)

Variables prédictives	Echelle sélectionnée	Coefficient	Erreur standard	P
(Intersection)		-9.75	1.28	< 0,001
Log (Densité)		1.34	0.27	< 0,001
Prairie	2 000 m	-1.46	1.06	0.17
Prairie ²	2 000 m	0.49	0.33	0.14
Surface en eau	1 000 m	0.5	0.19	0.009
Log (Agriculture permanente)	500 m	-1.24	0.53	0.02
Zone aquatique	5 000 m	-0.21	0.08	0.008
Zone urbaine	5 000 m	-0.27	0.08	0.001
Agriculture intensive	500 m	-0.55	0.1	< 0,001
Fossés	5 000 m	0.19	0.06	0.001
Eloignement de la route	5 000 m	0.42	0.09	< 0,001
Agriculture hétérogène	5 000 m	-0.38	0.11	< 0,001
Log (Densité) : Prairie	2 000 m	0.71	0.22	0.001
Log (Densité) : Prairie ²	2 000 m	-0.21	0.07	0.002
log (Densité) : Surface de l'eau	1 000 m	-0.1	0.04	0.02

Tableau 3 - *Sortie du modèle final (avec autocorrélation spatiale) concernant la probabilité de sélectionner un site de nidification en fonction de la densité des nids, des covariables d'habitat et de leurs interactions. Les valeurs d'échelles sélectionnées et de coefficients de pente estimés des variables explicatives sont indiquées.*

Des changements dans la sélection d'habitat apparente dans une population croissante reflètent des changements dans le ratio utilisé/disponible (Krausman, 1999). Des interactions avec la densité peuvent refléter soit un réel changement dans la sélection d'habitat à l'échelle de la population - formée par un changement relatif dans la capacité des nouveaux arrivants, soit un changement dans la disponibilité absolue de l'habitat au fil du temps. Les comparaisons entre les années indiquent que les proportions d'habitat disponibles dans la zone d'étude ne présentent pas de changement majeur entre 1990 et 2006. Par conséquent, nos conclusions sur les interactions entre les covariables d'habitat et la densité révèlent un réel changement dans la sélection d'habitat chez les cigognes blanches. Bien que nous ne quantifions pas la disponibilité des supports artificiels pour nicher autres que les plates-formes artificielles, nous ne pensons pas que leurs nombres aient significativement augmenté entre 1990 et 2006, ce qui aurait biaisé nos résultats. Presque tous les supports artificiels (à l'exception des plateformes artificielles) utilisés pour la nidification sont des pylônes électriques et la plupart (> 90 %) étaient déjà en place en 1990.

III.3.1 Concordance de nos résultats avec la théorie de la distribution idéale

La théorie de la distribution idéale (IFD ou IDD) prévoit, qu'à forte densité de population, une plus grande proportion de la population aille s'installer dans des habitats sous-optimaux si les habitats préférés sont limités (Fretwell & Lucas, 1969 ; Sutherland, 1996). A densité croissante, cela devrait conduire à une diminution des coefficients dans la sélection pour des habitats initialement préférés, à une augmentation des coefficients dans la sélection pour des habitats initialement moins préférés, et, dans les cas extrêmes, à une inversion du signe des coefficients dans la sélection pour les habitats initialement évités (**Figure 1**). Dans cette population d'étude nos résultats confirment les deux premières prédictions.

En premier lieu, comme prédit, les individus reproducteurs sont moins susceptibles de s'installer dans un habitat privilégié (zones de surface en eau) quand la densité augmente. Ce résultat suggère que les cigognes blanches suivent une distribution idéale.

Deuxièmement, les individus reproducteurs sont plus susceptibles de s'établir dans des habitats de prairies quand la densité de reproducteurs augmente. La faible variation de la probabilité de sélectionner un site de nidification à faible densité dans des habitats de prairie, suggère que les cigognes blanches ont tendance à préférer nicher dans des zones présentant des surfaces en eau plutôt que dans des zones couvertes de prairies. Même si cela est compatible avec les prédictions faites à partir du modèle IDD, les prairies peuvent être considérées comme des habitats favorables, étant donné l'importance des coefficients de pente dans les modèles et des estimations de la probabilité de sélectionner un site de nidification dans cet habitat (jusqu'à 0,25). En fait, le cas des prairies est ambigu parce que même si nous détectons une augmentation des coefficients dans la sélection avec une densité croissante, cette covariable est celle qui a les plus grands coefficients de pente dans tous les modèles. Ainsi, nous ne pouvons conclure que les prairies sont des habitats moins préférés que les zones avec des surfaces en eau pour les cigognes blanches. Il semblerait qu'avec une densité croissante, les nouveaux arrivants n'aient pas colonisé des habitats sous-optimaux par rapport aux prairies, comme prédit par l'IDD. Ceci suggère qu'à densité croissante les cigognes blanches ont tendance à se regrouper dans des habitats de prairies au lieu de coloniser des habitats sous-optimaux, et que les habitats de prairies ne sont pas ou peu limités.

Les habitats sous-optimaux, pour la cigogne, pourraient correspondre à des zones d'agriculture plus ou moins intensive ou des zones urbaines, comme discuté dans le paragraphe suivant (*cf.* III.3.2.1), où l'on explique en quoi les zones cultivées notamment ne sont sûrement pas une alternative pour les cigognes, à cause du manque de nourriture. Concernant les zones urbaines, cette alternative d'habitat existe, mais ne constitue qu'une zone de nidification, et non de nourrissage (à l'exception des cas de décharges), comme expliqué dans le paragraphe suivant (*cf.* III.3.2.2).

III.3.2 Changement de stratégie comportementale

III.3.2.1 De la territorialité à la colonialité

Il est intéressant de noter que le premier cas de reproduction en colonie a été observé à partir d'une forte densité de population (en 2000), et que la proportion de nids dans les colonies augmente en même temps que la densité de la population croît (Coefficient de corrélation = 0.90). Par conséquent, dans cette population, le comportement de colonialité a pu apparaître comme une possible stratégie pour éviter de s'installer dans des habitats sous-optimaux par rapport aux prairies. Cela pourrait s'expliquer par un manque d'habitats alternatifs qui offrent encore des conditions favorables (disponibilité en ressources) pour la reproduction des cigognes blanches. Ainsi, l'effet positif de l'interaction entre la densité de la population et les zones de prairies sur la probabilité de sélectionner un site de nidification, pourrait résulter d'un comportement d'agrégation des couples nicheurs observés dans la zone d'étude depuis 2000. Cela pourrait correspondre à un changement de stratégie de reproduction, passant d'un comportement exclusivement territorial à partiellement colonial à densité croissante. Ce phénomène peut donc être considéré comme un cas de plasticité des traits d'histoire de vie face à une modification de l'environnement des individus. D'ailleurs, dans son aire de distribution la cigogne blanche est bien connue pour se reproduire dans des nids isolés aussi bien qu'en colonies (Cramp & Simmons, 1977, Carrascal *et al*, 1993, Jovani & Tella, 2007). La baisse de l'amplitude des échelles spatiales retenues pour l'effet de la covariable « prairies » sur la probabilité de sélectionner un site de nidification de 1990 à 2006, soutient également l'idée d'un changement de stratégie de reproduction en raison d'une densité croissante.

L'effet des zones d'agriculture intensive, des zones urbaines et des autres habitats évités sur la sélection d'un site de nidification n'a pas ou très peu changé avec l'augmentation de la densité de reproducteurs. Selon l'hypothèse de l'IDD on aurait pu s'attendre à ce que la probabilité de sélectionner un site de nidification ait augmenté dans ces habitats, comme le résultat d'une interaction positive avec la densité. Cependant, nous n'avons pas mis en évidence un tel effet, en tout cas au niveau actuel de la population. Il se peut que ces habitats fournissent des ressources alimentaires très limitées et que les coûts d'installation soient trop élevés, en particulier les coûts de déplacement pour aller se nourrir dans des patches d'habitat d'alimentation appropriés éloignés. En effet, selon la théorie de l'approvisionnement optimal, les individus doivent adopter la meilleure stratégie pour maximiser leur fitness (Stephens & Krebs, 1986 ; Cezilly & Benhamou, 1996), tout en couvrant leurs besoins métaboliques. Pour ce faire, ils doivent essayer de maximiser l'efficacité de leur comportement d'approvisionnement en fonction des contraintes énergétiques et temporelles auxquelles ils sont soumis (Schoener, 1971). Face à plusieurs types de ressources alimentaires exploitables, les individus vont sélectionner celle qui est la plus profitable. De plus, s'ils cherchent à maximiser leur acquisition d'énergie, alors la ressource la plus profitable, pour les individus, sera celle dont le rapport entre le gain et la dépense en énergie (temps de déplacement par exemple) sera le plus élevé. La sélection de la ressource dépend également de l'abondance des proies (Schoener, 1971). Dans ces habitats d'agriculture intensive et de zones urbaines, les proies sont certainement rares, et de faible qualité pour les cigognes, expliquant que, quelle que soit la densité de reproducteurs, ces habitats restent évités par ces oiseaux pour la nidification.

III.3.2.2 Et ailleurs, comment ça se passe ?

Bien que dans notre zone d'étude une poignée de couples reproducteurs niche à proximité des maisons, la plupart semblent éviter les zones urbaines. De plus nos modèles confirment que ces oiseaux choisissent de nicher relativement loin des routes. Ce constat contraste avec les observations des autres zones de reproduction [Alsace, Est de la France : (Bairlein, 1991) ; Suisse : (Moritzi *et al.*, 2001) ; Espagne : (Bairlein, 1991)], où les cigognes blanches nichent en grand nombre sur les habitations, avec une préoccupation mineure des perturbations d'origine humaine, même si cela peut avoir un impact négatif sur leurs performances de reproduction (Vergara & Aguirre, 2006). À l'heure actuelle nous n'avons aucune explication fondée pour expliquer cela.

Cependant, nous pouvons nous essayer dans ce manuscrit à apporter des éléments d'explication un peu subjectifs. Dans les zones de reproduction, où les cigognes nichent en grand nombre sur des habitations, les populations ont atteint un état d'équilibre. Dans beaucoup de ces régions, les milieux de zones humides ont été fortement dégradés (comme les Rieds Alsaciens, *cf.*, chapitre II.3.1.2.1), ou ont quasiment disparu (comme en Espagne, où 60 % de la superficie des zones humides ont disparu). Ces zones étaient connues pour héberger les cigognes en période de reproduction dans ces zones humides, bien avant la réduction de ces milieux. Concernant l'Alsace, suite à la quasi-extinction de l'espèce, et après la réussite de la réintroduction de l'espèce, ces zones de nourrissage à proximité des villes, qui ont certes diminué, constituent tout de même une ressource de qualité pour les oiseaux, leur assurant une reproduction réussie. Le manque de supports pour nicher dans ces zones favorables, pousserait, selon nous, les oiseaux à nicher en bordure de ces zones humides, sur les habitations, quitte à se regrouper en colonie, et à opter pour une stratégie moins territoriale pour la nidification. Il en ressort d'ailleurs un succès reproducteur plus faible dans cette région, et moins variable ($2,5 \pm 0,1$ jeunes à l'envol par nid de 2003 à 2004, Massemin-Challet *et al.*, 2006). De plus, les cigognes nichant en hauteur, supportent et s'habituent au faible dérangement de l'Homme. Les zones de nourrissage étant limitées, on s'aperçoit aujourd'hui, que, même si l'Alsace fut en France le bastion des cigognes blanches avant les années 1980, depuis, la population de cigognes alsaciennes a une pente de croissance qui s'est énormément atténuée, en comparaison à la pente de croissance exponentielle des populations de la façade atlantique française (Roi, 2007). Concernant l'Espagne, on suppose que les raisons de nicher en colonies sur les habitations sont identiques, à la différence que l'Espagne se situe sur le couloir migratoire de ces oiseaux, et que l'importance des sites de décharges à ciel ouvert dans ce pays a contribué à ce que de nombreuses cigognes s'y reproduisent. La croissance de la population de cigognes en Espagne appuie ce phénomène (Martinez Rodriguez, 1995).

III.4 Conclusion

Pour conclure, notre étude sur la modélisation de la sélection d'habitat densité-dépendante dans le cas d'une population dans des conditions de non-équilibre permet une meilleure compréhension de la façon dont les préférences d'habitat sont modifiées quand la densité varie. De plus, l'identification d'échelles pertinentes de la sélection d'habitat s'est avérée utile pour définir comment les animaux varient leur sélection d'habitat dans le temps et dans l'espace, seuls ou en interaction avec la densité. La cigogne blanche s'est avérée être un modèle d'étude idéal pour ce travail. Dans notre site d'étude, les oiseaux sélectionnent des zones avec une large disponibilité de zones humides peu profondes et de prairies permanentes, où l'agriculture intensive est presque absente. La sélection d'habitat varie avec la densité des reproducteurs, qui a été multipliée par 10 de 1990 à 2006, ce qui suggère que les modèles de sélection d'habitat effectués dans des populations loin de l'équilibre peuvent être trompeurs à des fins de gestion, car ils peuvent surestimer les habitats sous-optimaux et minimiser l'importance des meilleurs habitats. La sélection d'habitat densité-dépendante nous informe donc également sur la régulation/limitation des populations et sa possible réponse aux changements climatiques et/ou aux changements d'utilisation des sols. Ce type d'analyses est donc un outil utile pour la gestion des populations et la conservation, et pour informer les analyses démographiques mécanistiques impliquant la densité dépendance.



Chapitre IV

Influence de l'habitat, du climat, de la densité et de l'expérience sur les paramètres de fécondité

Contenu

IV. 1 Mécanismes multi-échelle influençant les paramètres de fécondité	126
IV.1.1 Facteurs responsables des variations des traits	126
IV.1.2 Hypothèses et prédictions.....	127
IV.2 Variabilité des traits démographiques étudiés et modèles de références	130
IV.2.1 Variabilité des traits.....	130
IV.2.2 Sélection des modèles de références.....	133
IV.3 Effets des covariables sur les traits démographiques	135
IV.3.1 Nombre moyen de jeunes à l'envol	135
IV.3.2 Condition corporelle moyenne des jeunes.....	136
IV.3.3 Sexe ratio de la nichée.....	138
IV.4 Discussion	140
IV. 4.1 Taille de la nichée et condition corporelle : des effets contrastés	140
IV.4.2 Le sexe ratio secondaire.....	143

IV. 1 Mécanismes multi-échelle influençant les paramètres de fécondité

IV.1.1 Facteurs responsables des variations des traits

De nombreuses études à long terme ont montré l'influence des fluctuations du climat ou de l'habitat sur la dynamique des populations (Stenseth *et al.*, 2002 ; Walther *et al.*, 2002 ; Monaghan, 2008). Les populations répondent aux fluctuations de l'environnement (climat et habitat), parce que les individus sont exposés à des changements dans l'abondance et la disponibilité des ressources durant les différentes étapes de leur cycle de vie (Fretwell, 1972) et aux contraintes climatiques directes. L'environnement n'est pas le seul facteur responsable de variations des paramètres démographiques et de la dynamique des populations. En effet, il a été montré que certaines caractéristiques des individus, telle que l'expérience de reproduction, peuvent affecter les performances de reproduction qui se voient augmenter pendant les premières années de reproduction chez les oiseaux (Reid *et al.*, 2003 ; Barbraud & Weimerskirch, 2005 ; Nevoux *et al.*, 2007 ; Lecomte *et al.*, 2010) et chez les mammifères (Gaillard *et al.*, 1993 ; Loison *et al.*, 1999). Il a notamment été montré chez la Cigogne blanche que la performance moyenne de reproduction ainsi que la probabilité de survie augmentent avec l'âge (Nevoux *et al.*, 2008b ; Martin 2008).

Cependant, les mécanismes sous-jacents aux effets de l'environnement sur les paramètres démographiques, en particulier l'interaction entre la stochasticité environnementale et les effets densité-dépendant sont encore mal compris (Leirs *et al.*, 1997). La majorité des travaux traite des processus densité-indépendants sur les paramètres démographiques, notamment au travers d'analyses de séries temporelles (Grenfell *et al.*, 1998 ; Forchhammer *et al.*, 1998), ou sur l'analyse basées sur des données individuelles à long terme (Leirs *et al.*, 1997). Seules quelques études considèrent à la fois des effets densité-dépendants et climatiques sur les paramètres démographiques (Forchhammer *et al.* 1998 ; Coulson *et al.* 2001 ; Lima *et al.* 2002 ; Barbraud & Weimerskirch, 2003), et très peu d'études traitent à la fois des effets densité-dépendants et des processus de sélection d'habitat sur les paramètres démographiques (Messier *et al.*, 1990 ; Greene & Stamps, 2001).

Pourtant, les conditions environnementales, qu'il s'agisse des fluctuations climatiques ou des changements d'habitat, vont directement impacter la ressource disponible et donc indirectement l'approvisionnement des jeunes par les adultes, ce qui peut avoir des conséquences sur la quantité, la qualité et le phénotype des descendants. De plus, les phénomènes densité-dépendants sur la sélection d'habitat peuvent avoir des effets sur la distribution des individus comme nous l'avons vu dans le chapitre III, ce qui peut suggérer, en fonction de la qualité de l'habitat de reproduction, des dépenses et des coûts énergétiques différents et donc, des répercussions sur les performances de reproduction. Enfin, les effets des caractéristiques individuelles, telle que l'expérience des reproducteurs, peuvent s'ajouter aux interactions entre densité-dépendance et sélection de l'habitat et également impacter les traits démographiques des individus et de leur descendance.

Nous nous attachons donc dans ce chapitre à déterminer l'impact des effets de la densité et de l'habitat sur les paramètres de fécondité et le phénotype des descendants chez la Cigogne blanche en tenant compte des effets potentiels du climat et de l'expérience des individus.

IV.1.2 Hypothèses et prédictions

IV.1.2.1 Nombre et condition corporelle des jeunes à l'envol

Nous avons cherché à évaluer quels sont les facteurs qui expliquent une partie des variations du nombre de jeunes à l'envol et de l'indice de condition corporelle des jeunes sur une période de 16 ans. Nous avons essayé de définir la contribution relative des variations individuelles, temporelles et spatiales à ces deux traits de fécondité en se basant sur les hypothèses et prédictions suivantes :

- *Nevoux et al.* (2008b) et *Martin* (2008) ont montré que la performance de reproduction des individus était fonction de leur expérience de reproduction acquise avec l'âge. On s'attend donc à ce que dans les nids où les **adultes** ont un **âge** moyen plus **avancé**, le **succès de reproduction** soit **meilleur** avec plus de jeunes à l'envol, et éventuellement que les jeunes aient **une condition corporelle meilleure** que dans les nids où les adultes sont moins expérimentés.

- Plusieurs auteurs (*Saether et al.*, 2006 ; *Nevoux et al.*, 2008a ; 2008b) ont montré que la pluie, au Sahel en hiver, et dans l'ouest de l'Europe en période de reproduction, affecte positivement la survie et la reproduction des cigognes blanches très probablement à travers la disponibilité en nourriture. Dans les zones humides, les conditions d'humidité favorisent le développement des insectes et d'autres proies dont la cigogne s'alimente, favorisant ainsi le nombre de jeunes à l'envol et leur condition corporelle. De la même façon, on peut émettre l'hypothèse que de fortes pluies en hiver dans l'ouest de l'Europe constituent des réserves d'eau importantes dans le sol, ce qui favorisera le développement de la biomasse végétale et des proies de la cigogne au printemps. On peut donc s'attendre à **un effet positif des pluies hivernales et printanières en zone de reproduction sur le nombre et la condition des jeunes.**

- Enfin, comme nous l'avons vu au chapitre III, les proportions des différents types d'habitats (occupation du sol) sont variables selon les nids. Nous pouvons raisonnablement supposer que l'abondance des proies des cigognes blanches est également variable selon la nature des habitats situés autour des nids. Par exemple, il est fort probable que les individus occupant un nid entouré de 50 % de surfaces en agriculture intensive et de 50 % de prairies humides dans un périmètre de 5 km (correspondant au rayon maximum de prospection alimentaire chez la Cigogne blanche) auront moins de ressources disponibles que les individus occupant un nid entouré de 100 % de prairies humides. Par conséquent l'on s'attend à ce que **le nombre de poussins à l'envol et leur indice de condition corporelle varient en fonction de l'habitat.**

IV.1.2.2 Le sexe ratio des jeunes

Le sexe ratio est un paramètre biologique important dans la dynamique et l'évolution des populations (Stearns & Hoekstra 2000 ; Caswell 2001). On distingue le sexe ratio primaire (SRP), rapport du nombre d'individus de chaque sexe à la conception, du sexe ratio secondaire (SRS), rapport du nombre de jeunes de chaque sexe (jusqu'à la fin de la période de soins parentaux), du sexe ratio opérationnel (SRO), rapport du nombre de reproducteurs de chaque sexe au moment de la reproduction (Charnov, 1982 ; Pianka, 1999). Ces trois rapports peuvent être différents, étant donné la différence de mortalité qui peut exister entre les sexes à différents stades. La mortalité différentielle caractérise la mortalité qui opère entre le SRP et le SRS (Pianka, 1999).

Malgré l'étendue de la littérature sur le sexe ratio, les connaissances sur la structure et le sexe ratio de populations naturelles sont encore limitées (Orzack, 2002). D'après la théorie de Fisher (1930), la sélection naturelle favorise les parents investissant équitablement dans leurs fils et dans leurs filles, rendant un sexe ratio proche de l'équilibre (50:50), en réponse au SRO dans la population Emlen & Oring, 1977). Selon cette théorie, si le sexe ratio est biaisé, les individus du sexe le plus rare dans la population auront un avantage de fitness sur les autres car ils subiront de la part des autres individus de leur sexe une compétition moins forte pour l'accès aux partenaires. Le sexe ratio devrait donc être proche de l'équilibre en raison de l'avantage reproductif fréquence-dépendant du sexe rare (Fisher, 1930). Cependant, il existe peu de preuves d'un ajustement adaptatif du sexe ratio en réponse au SRO (Clutton-Brock & Iason, 1986), en grande partie à cause des difficultés à détecter les faibles biais dans le SRP, notamment parce que les tailles d'échantillons ne sont souvent pas assez grandes (Lummaa *et al.*, 1998). La plupart des théories et des études sur la variation du sexe ratio se sont plutôt focalisées au niveau de la famille et ont fait indépendamment des prédictions sur les tendances au niveau des populations, car la plupart des auteurs sont en accord avec la théorie de Fisher sur l'équale allocation dans les sexes (Frank, 1990 ; Pianka, 1999).

La théorie des traits d'histoire de vie prédit que les individus sont censés ajuster le sexe ratio de leur descendance en fonction de la valeur de fitness de cette descendance et de l'effet du coût de l'élevage de cette descendance sur leur propre valeur reproductive résiduelle (Trivers & Willard, 1973 ; Frank, 1990 ; Pianka, 1999). Chez les vertébrés, les plus importantes études sur le sexe ratio concernent des mammifères polygames (Forsyth *et al.*, 2004 ; Hardy, 2002 ; Chapuisat, 2008), en particulier les ongulés (Clutton-Brock & Iason, 1986 ; Hewison & Gaillard, 1999 ; Sheldon & West, 2004). Beaucoup moins de choses sont connues sur les espèces monogames, et notamment sur des espèces longévives où des variations du sexe ratio sont susceptibles de se produire en raison de l'effort reproductif différentiel lié à l'âge ou à la mortalité différentielle sexe spécifique (Pianka, 1999). En effet, un facteur pouvant influencer les sexes ratios primaire et secondaire est une différence sexuelle dans les coûts d'élevage de la progéniture aux parents dus à un dimorphisme sexuel (Pianka, 1999). Il s'agit d'un cas spécial concernant la mortalité différentielle des sexes durant la période de soins parentaux. Parce que les besoins énergétiques différentiels et la mortalité différentielle après cette période n'interagissent pas avec la dépense des parents, ces derniers ne peuvent pas directement altérer soit le sexe ratio primaire soit le secondaire, à moins que leurs effets se soient aussi manifestés durant la période de soins parentaux.

Les cigognes blanches sont des oiseaux monogames pendant la reproduction, de l'incubation jusqu'à l'envol des jeunes, bien que l'on puisse soupçonner des accouplements et fertilisations extra-conjugaux chez cette espèce comme cela a été montré chez de nombreuses espèces d'oiseaux (Bennett & Owens 2002), et comme le suggèrent nos observations sur le terrain d'individus fréquentant plusieurs des nids au moment de la ponte. Pendant l'incubation et l'élevage des jeunes les deux parents effectuent de la même façon leur rôle parental (Cramp & Simmons 1977). Comme l'investissement parental est le même en moyenne pour les deux sexes, on s'attend donc, en accord avec la théorie de Fisher (Ripley, 1996 ; Hardy, 2002 ; Chapuisat, 2008), à ce que la sélection naturelle favorise un sexe ratio de 50:50 (ratio mâles/femelles) au moment de la conception (Ripley, 1996 ; Chapuisat, 2008) et à ce que le sexe ratio à la naissance (SRP) soit également à l'équilibre (Ripley, 1996). Cependant, un léger dimorphisme sexuel chez cette espèce [les mâles sont légèrement plus grands que les femelles, suffisamment pour pouvoir assez régulièrement distinguer qui est mâle de qui est femelle quand les deux individus sont observés côte à côte (observations personnelles)] peut suggérer un investissement parental² différentiel selon le sexe ratio de la nichée au moment de l'élevage, comme il a été observé chez d'autres espèces monogames (Ellegren et al., 1996 ; Kölliker et al., 1999 ; Aparicio & Cordero, 2001 ; Weimerskirch et al., 2005). Ainsi une nichée de 4 poussins composée de 2 mâles et de 2 femelles engendrerait des coûts d'élevage plus importants qu'une nichée d'1 mâle et de 3 femelles. Par conséquent, en faisant l'hypothèse que si les coûts d'élevage des descendants sont trop élevés par rapport à la capacité des adultes à trouver de la nourriture ou par rapport à l'abondance de nourriture sur les zones d'alimentation, on peut s'attendre à une mortalité différentielle des descendants biaisée vers les mâles (le sexe le plus gros) afin de diminuer les coûts d'élevage de la nichée. On peut donc s'attendre à ce que **le sexe ratio secondaire dans les nids entourés d'une forte proportion d'habitats défavorables soit biaisé vers les femelles, celui des nids étant entourés d'habitats favorables étant à l'équilibre.**

De la même manière la densité locale de nicheurs pourrait, *via* des mécanismes de densité-dépendance liés à la compétition directe ou par interférence, affecter les ressources et par conséquent le sexe ratio secondaire des nichées *via* une mortalité différentielle du sexe le plus coûteux à élever. Nous avons donc examiné l'effet potentiel de la densité sur le sexe ratio secondaire des nichées.

Enfin la théorie des traits d'histoire de vie prédit que l'effort de reproduction devrait augmenter avec l'âge à mesure que la valeur reproductive diminue (Stearns, 1992), et donc que la sélection pourrait favoriser l'ajustement du sexe ratio de la progéniture (SRS) selon l'âge des parents et en particulier chez les espèces où il existe un coût d'élevage différentiel selon le sexe (Lazarus, 2002 ; Weimerskirch *et al.*, 2005). Nous avons donc examiné les variations du sexe ratio secondaire en fonction de l'expérience moyenne des parents.

Nous explorons donc ici les variations de sexe ratio secondaire chez les poussins de cigognes blanches en fonction de l'habitat, de la densité, de l'expérience et du climat en

² C'est le coût de l'élevage des jeunes. Il correspond au bénéfice de chaque acte réalisé par un adulte au bénéfice de sa descendance qui va accroître les chances de survie de ses descendants, par rapport au coût pour la capacité à assurer une descendance ultérieure (y compris la baisse des chances de survie du parent et les risques encourus) (Trivers, 1972).

contrôlant par des facteurs potentiellement confondants tels que la taille des nichées ou l'ordre d'éclosion. Plus spécifiquement en faisant l'hypothèse que les poussins mâles exigeraient plus d'énergie que les poussins femelles, suggérant qu'ils soient plus coûteux à élever, nous nous attendons à ce que les nichées élevées dans un habitat favorable comportent plus de poussins mâles que celle élevées dans un habitat défavorable.

IV.2 Variabilité des traits démographiques étudiés et modèles de références

IV.2.1 Variabilité des traits

IV.2.1.1 Nombre moyen de jeunes à l'envol

La production moyenne a été de $2,9 \pm 1,2$ poussins par nid entre 1990 et 2006 (Figure IV.1, $n = 106$ nids, $n = 17$ ans, extrêmes = 0-6 jeunes à l'envol).

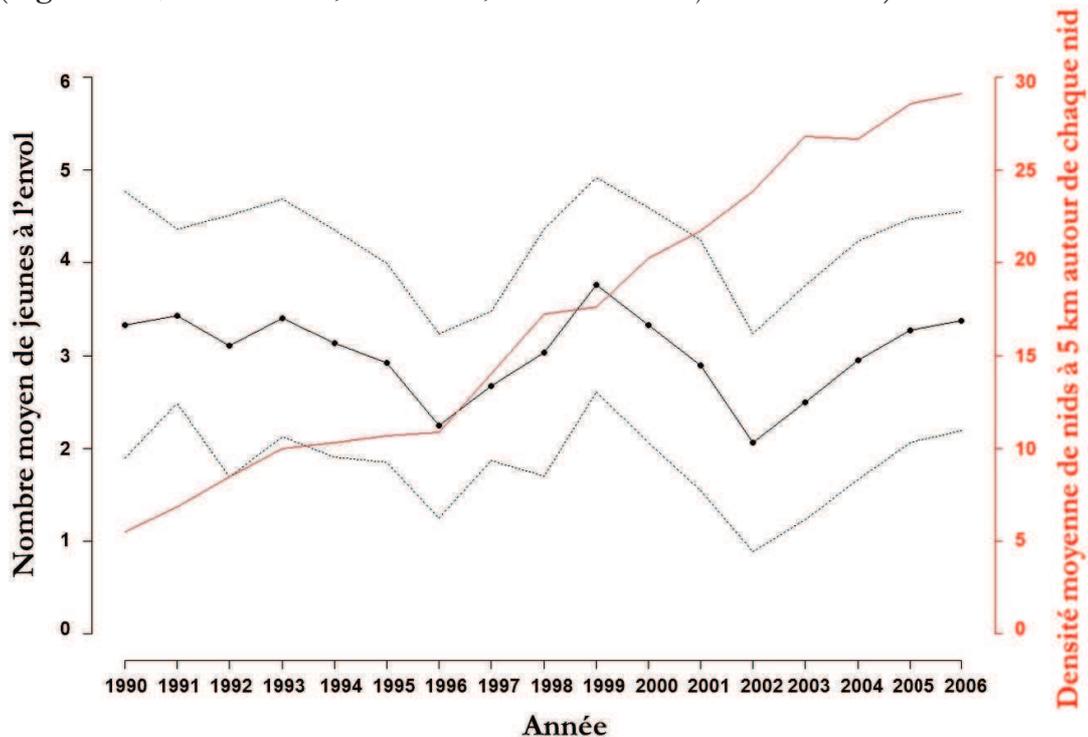


Figure IV.1: Nombre moyen de jeunes à l'envol produit par nid (trait plein noir), son erreur standard (en pointillé), et densité moyenne de nids à 5 km autour de chaque nid (en rouge).

Les données de nombre de jeunes à l'envol sont légèrement sous-dispersées, quel que soit le nombre de paramètres utilisés. Avec un coefficient de sous-dispersion $\varphi = 0.73$, il n'est pas nécessaire de corriger les effets de la dispersion qui ne surestimeront pas les erreurs-standards associées à l'estimation de nos paramètres dans le modèle.

IV.2.1.2 Condition corporelle moyenne des jeunes

Pour les années 2005 et 2006 combinées, les poussins de Cigogne blanche au moment du baguage ont une masse en moyenne de 3.6 ± 0.4 kg ($n = 65$ nids, $n = 2$ ans, extrêmes = 2.2-4.6 kg), pour une longueur de tarse moyenne de 22.8 ± 1.8 cm ($n = 65$ nids, $n = 2$ ans, extrêmes = 15.1-26.5 cm). D'après le **Tableau IV.1**, il n'y a pas de différence dans la longueur de tarse des poussins entre les années 2005 et 2006, mais il y a une différence significative dans la masse des poussins : en 2005, les poussins étaient en moyenne plus lourds qu'en 2006.

	2005 (n=151)	2006 (n=203)	<i>p-value</i>
Masse	3.71 ± 0.43	3.51 ± 0.42	<0.00001
Longueur de tarse	22.80 ± 1.87	22.80 ± 1.80	0.976

Tableau IV.1 : Moyenne \pm écart type par année de la masse et de la longueur du tarse des poussins, et valeur de *p* du test *t*.

IV.2.1.3 Sexe ratio de la nichée

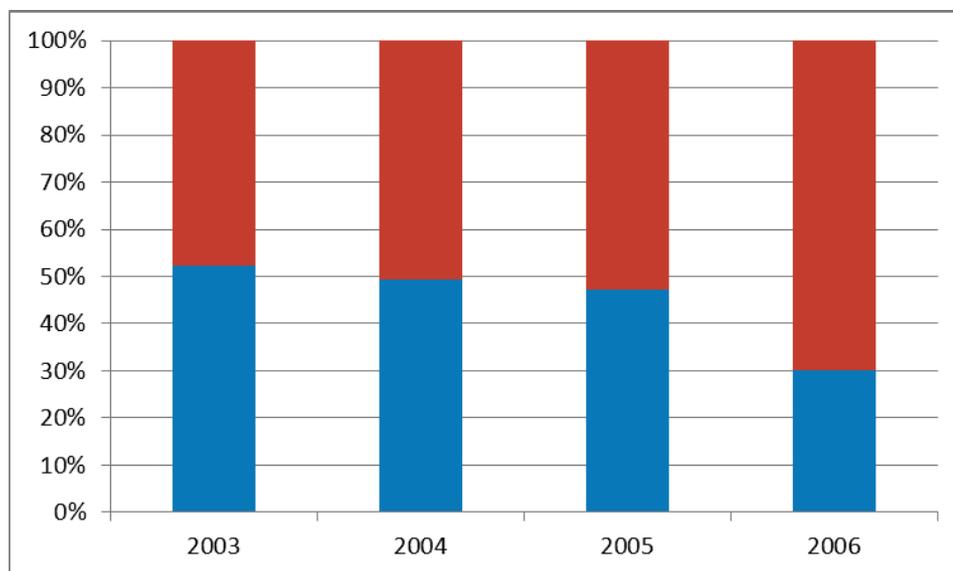


Figure IV.2 : Pourcentage moyen par année (en 2003, $n = 133$; en 2004, $n = 172$; en 2005, $n = 68$; en 2006, $n = 28$) de jeunes mâles (en bleu) et de femelles (en rouge) à l'envol.

Chapitre IV. Influence des covariables sur les paramètres de fécondité

Entre 2003 et 2006, les nichées de Cigogne blanche sont constituées en moyenne de 49 % de mâles pour 51% de femelles ($n = 65$ nids, $n = 2$ ans, extrêmes = 2.2-4.6 kg). Pour ces années le sexe ratio secondaire au niveau de la population ne diffère donc pas significativement de 0.5 (test binomial : $p = 0.726$). Pour chacune de ces années prises indépendamment, le SRS ne diffère pas non plus (test binomial : en 2003, $p = 0.958$; en 2004, $p = 0.987$; en 2005, $p = 0.935$; en 2006, $p = 0.689$)

Il ne semble pas y avoir d'effet de la taille de nichée sur le sexe ratio secondaire (**Tableau IV.2**), même si les tailles d'échantillons sont trop faibles pour les nichées de 1, 5 et 6 jeunes. Les nichées à la fois sexées et mesurées nous permettent de définir le rang de naissance dans les fratries des poussins sexés (**Tableau IV.3**). Ainsi, même si la taille des échantillons est plus faible, notamment pour les nichées de 1, 5 et 6 jeunes, les mâles dominant en majorité en tant que premiers poussins à éclore (**Tableau IV.3**). Dans l'ensemble, dans 80 % des cas, l'aîné des poussins est un mâle, ce qui semble cohérent quelle que soit la taille des nichées. La domination du sexe mâle est plus élevée pour la première éclosion, mais s'inverse après par ordre d'éclosion (**Tableau IV.3**).

Taille de la nichée	Total du nombre de (entre 2003 et 2006)			Pour des nichées sexées et mesurées, total du nombre de (en 2005 et 2006)		
	<i>p-value</i>	Femelles (n=206)	Mâles (n=197)	<i>p-value</i>	Femelles (n=48)	Mâles (n=38)
1	(0.67) 0.687	2	4	-	0	0
2	(0.43) 0.313	36	27	(0.20) 0.109	8	2
3	(0.42) 0.114	67	49	(0.33) 0.238	12	6
4	(0.54) 0.288	92	108	(0.56) 0.488	23	29
5	(0.73) 0.226	3	8	-	0	0
6	(0.17) 0.219	5	1	(0.17) 0.219	5	1

Tableau IV.2 : Nombre de poussins mâles et femelles selon la taille de la nichée pour les nichées sexées de 2003 à 2006 et pour les nichées sexées et mesurées de 2005 à 2006, et tests binomiaux associés. La proportion de mâles est indiquée entre parenthèses.

Rang de la fratrie	Pour des nichées complètement sexées et mesurées, nombre de nichées (en 2005 et 2006) dans lesquelles le sexe le plus vieux est		
	<i>p-value</i>	Femelles (n=48)	Mâles (n=38)
1	(0.80) 0.004	5	20
2	(0.50) 1.000	12	12
3	(0.10) 0.041	15	5
4	(0.07) 0.001	14	1
5	(0.00) 1.000	1	0
6	(0.00) 1.000	1	0

Tableau IV.3 : Sexe du poussin le plus vieux dans la nichée selon le rang dans la nichée pour les nichées sexées et mesurées en 2005 et 2006, et tests binomiaux associés. La proportion de mâles est indiquée entre parenthèses.

IV.2.2 Sélection des modèles de références

Avant de tester les effets des covariables environnementales (climat, habitat et densité) sur les différents traits nous avons d'abord modélisé l'effet de l'expérience sur les traits en fonction d'un modèle de référence pour chacun des traits. Cette première étape est due au fait qu'il n'a pas toujours été possible de donner un âge à un ou aux deux partenaires de certains nids - car tous les animaux ne sont pas bagués. Nous avons donc un jeu de données restreint pour tester l'effet de l'expérience. Si l'expérience a un effet sur un trait démographique, nous utilisons ce jeu de données réduites pour tester l'effet des covariables environnementales. Si l'expérience n'a pas d'effet, nous utilisons alors le jeu de données complètes, et nous testons directement l'effet des covariables sans prendre en compte l'expérience.

La variance de chaque trait due aux effets du nid et de l'année a été discriminée à partir de leur valeur propre de variance (**Tableau IV.4**).

θ	σ_{nid}^2	$\sigma_{année}^2$	$\sigma_{résiduelle}^2$
Nombre de jeunes à l'envol (SR)	0	0.017622	
Condition corporelle (C_i)	0.037302 (15 %)	Pas testé car 2 années uniquement	~ 0.21 (85 %)
Sexe ratio (Sex)	0.012412	0	

Tableau IV.4 : Valeurs des variances des paramètres de fécondité dues au effets du nid et de l'année estimées au début de la construction de chacun des trois modèles selon leur variable réponse θ (étape 1 du chapitre II.6.3), et variation résiduelle estimée à la fin de l'élaboration de chacun des modèles (étape 6 du chapitre II.6.3). Entre parenthèses, le pourcentage de variance expliqué par les effets aléatoires quand il était possible de le calculer.

A partir de ces informations, nous nous sommes basés sur un modèle de référence (sans effet fixe des covariables) pour chaque trait, afin de sélectionner les covariables qui ont un effet sur chaque variable réponse. Les résultats finaux de la sélection de modèles pour chaque trait démographique sont indiqués dans le **Tableau IV.5**.

θ	Effet expérience	Modèle	Description	AIC	Δ AIC
SR	oui	Référence	$\theta = \beta_0 + \sigma_{\text{année}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	516.5	3.4
		Final	$\theta = \beta_0 + \beta_1(\text{Expérience}) + \sigma_{\text{année}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	513.1	0
C _j	non	Référence	$\theta = \beta_0 + \sigma_{\text{nid}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	2.9	17.3
		Final	$\theta = \beta_0 + \beta_1(\text{Agriculture intensive}) + \beta_2(\text{Prairies}) + \sigma_{\text{nid}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	-14.4	0
		Final	$\theta = \beta_0 + \beta_3 \log(D) + \sigma_{\text{nid}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	-14.3	0.1
Sex	non	Référence	$\theta = \beta_0 + \sigma_{\text{nid}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	-	-
		Final	$\theta = \beta_0 + \beta_1(\text{Agriculture intensive}) + \beta_2(\text{Agriculture intensive})^2 + \sigma_{\text{nid}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	562.5	3.0
		Final	$\theta = \beta_0 + \beta_1(\text{Agriculture permanente}) + \sigma_{\text{nid}}^2 + \sigma_{\text{résiduelle}}^2$	559.5	0
				559.9	0.4

Tableau IV.5 : Récapitulatif de la sélection de modèles testant les effets de l'expérience et des covariables environnementales sur les traits démographiques (θ), selon les différentes étapes décrites chapitre II.6.3, pour les jeux de données tenant compte de l'expérience, et ceux n'en tenant pas compte. Les modèles retenus ont un Δ AIC < 2.

IV.3 Effets des covariables environnementales et de l'expérience des reproducteurs sur les traits démographiques

IV.3.1 Nombre moyen de jeunes à l'envol

Le modèle final retenu est un modèle où le nombre de jeunes à l'envol est bien influencé par l'expérience des reproducteurs, avec une différence d'AIC supérieure à 2 par rapport au modèle de référence (**Tableau IV.5**, $\Delta AIC=3.4$). Comme attendu, l'expérience des reproducteurs a un effet positif sur le nombre de jeunes à l'envol, suggérant que, plus les adultes reproducteurs sont expérimentés, meilleur sera leur succès reproducteur (**Figure IV. 3**).

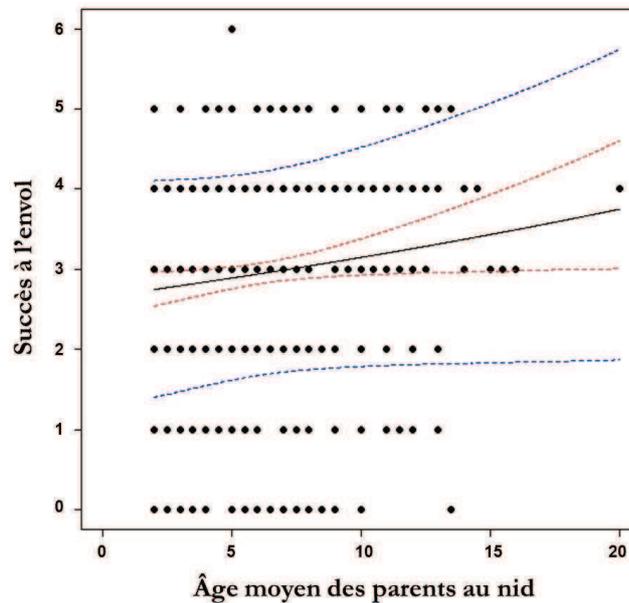


Figure IV.3: Relation entre le nombre de jeunes à l'envol en fonction de l'expérience reproductive des parents (âge moyen des parents). Le trait plein noir représente la relation obtenue à partir du modèle sélectionné (**Tableau X**) avec l'erreur type associée (traits pointillés rouges), et la variance due à l'effet année en aléatoire (traits pointillés bleus).

Les variables environnementales du climat, de l'habitat et de la densité, n'ont aucun effet sur ce paramètre de succès des reproducteurs. La part de variation du nombre de jeunes à l'envol est donc expliquée par la relation $\sigma_{\theta_{SR}}^2 = \sigma_{année}^2 + \sigma_{expérience}^2 + \sigma_{résiduelle}^2$ (**Tableau IV.6**).

Variabiles prédictives	Coefficient	Erreur standard	z	p
Ordonnée	0.968	0.063	15.315	<0.001
Expérience	0.019	0.008	2.349	0,019
Effets aléatoires	Variance	Ecart type		
$\sigma_{année}^2$	0.017	0.131		

Tableau IV.6: Sortie du modèle du nombre de jeunes à l'envol, tenant compte de l'expérience. Nombre d'observations = 697.

IV.3.2 Condition corporelle moyenne des jeunes

Concernant ce trait, deux modèles finaux ont été retenus ($\Delta AIC = 0.1$). Tout d'abord, nous avons détecté un effet négatif de l'agriculture intensive et un effet positif des prairies et pâtures sur l'indice de condition corporelle des poussins (**Tableau IV. 7, Figure IV.4**). Plus la proportion de prairies dans un rayon de 5 km autour d'un nid est importante, meilleure est la condition des jeunes, et l'effet inverse est vérifié avec la proportion en agriculture intensive dans le même rayon autour de chaque nid. Dans ce modèle, l'effet année explique environ 43% de la variance résiduelle après la prise en compte des effets fixes (agriculture intensive et prairies) (**Tableau IV.1**).

$$\sigma_{habitat}^2 \sigma_{nid}^2 \sigma_{spatiale}^2 = \sigma_{habitat}^2 + \sigma_{nid}^2$$

<i>Effet de l'habitat seul</i>				
Variables prédictives	Coefficient	Erreur standard	z	p
Ordonnée	0.013	0.023	0.555	0.580
Agriculture intensive	-0.063	0.029	-2.132	0.037
Prairie	0.059	0.030	1.982	0.052
Effets aléatoires	Ecart type			
$\sigma_{année}^2$	0.157			
$\sigma_{résiduelle}^2$	0.207			
<i>Effet de la densité et de l'habitat moins les variables d'habitat corrélées à la densité</i>				
Variables prédictives	Coefficient	Erreur standard	z	p
Ordonnée	-0.306	0.069	-4.449	<0.001
log(Densité)	0.100	0.021	4.699	<0.001
Effets aléatoires	Ecart type			
$\sigma_{année}^2$	0.158			
$\sigma_{résiduelle}^2$	0.207			

Tableau IV.7: Sortie du modèle de la condition corporelle des jeunes, tenant compte de l'habitat seul (A), et tenant compte des effets de la densité et de l'habitat moins les variables d'habitat corrélées à la densité (B). Nombre d'observations = 354.

L'habitat semble donc être un facteur affectant les variations spatiales de ce trait démographique de la descendance.

Ensuite, dans un modèle où ont été exclues les covariables « Prairies » et « Agriculture intensive » (qui sont corrélées avec la densité locale, coefficient de corrélation > 0.7) pour tester l'effet de la densité des congénères dans un rayon de 5 km autour de chaque nid sur la condition des jeunes, un effet positif de la densité a été sélectionné (**Tableau IV.7**). Plus le nombre de congénères nicheurs autour du nid augmente, plus la condition des jeunes est forte (**Figure IV.5**). A nouveau, dans ce modèle, l'effet année explique environ 43% de la variance résiduelle après la prise en compte des effets fixes (agriculture intensive et prairies).

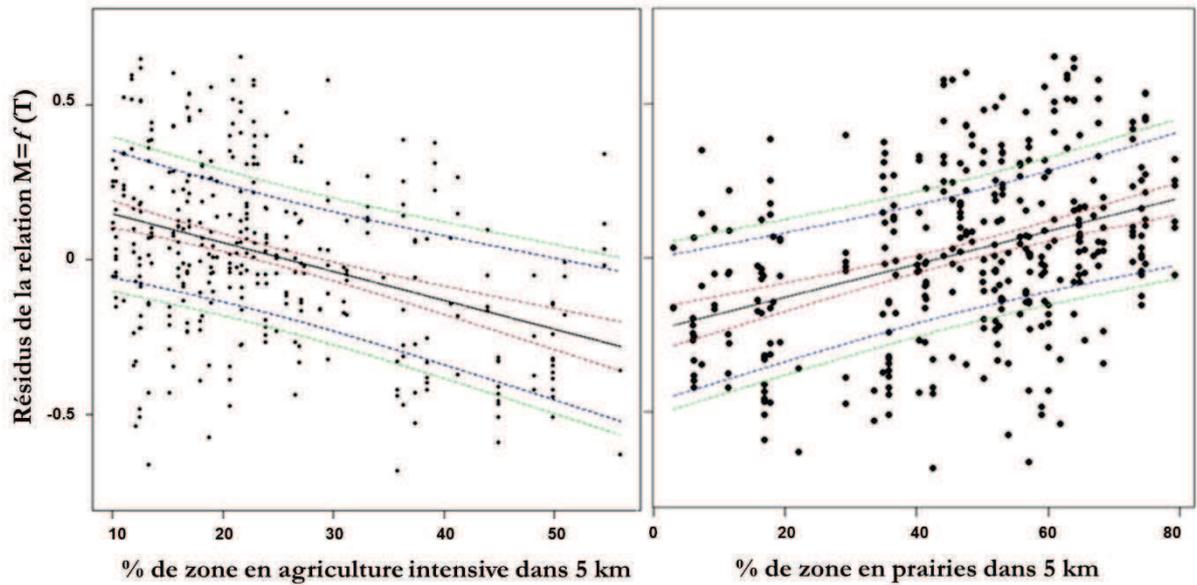


Figure IV.4 : Relation entre la condition corporelle des jeunes et le pourcentage d'agriculture intensive (à gauche), et de prairies (à droite) dans un rayon de 5 km autour de chaque nid. Les traits pleins noirs représentent les relations obtenues à partir du modèle sélectionné (Tableau X) avec l'erreur type associée (traits pointillés rouges), la variation due à l'effet nid en aléatoire (traits pointillés bleus), et la variance résiduelle (traits pointillés verts).

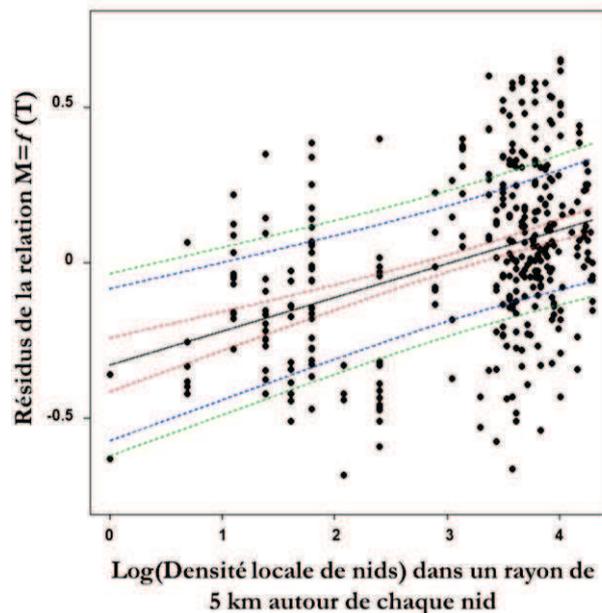


Figure IV.5 : Relation entre la condition corporelle des jeunes en fonction de la densité locale de nids de cigognes dans un rayon de 5 km autour chaque nid. Le trait plein noir représente la relation obtenue à partir du modèle sélectionné (Tableau X) avec l'erreur type associée (traits pointillés rouges), la variation due à l'effet nid en aléatoire (traits pointillés bleus), et la variance résiduelle (traits pointillés verts).

IV.3.3 Sexe ratio de la nichée

L'expérience des reproducteurs n'a pas d'effet sur le sexe ratio (**Tableau IV.5**). Pour ce modèle où les données sont binaires nous n'avons pas d'estimation de la variance résiduelle. De plus, aucune variable du climat n'a d'effet sur ce paramètre. Concernant ce trait, deux modèles finaux ont été retenus concernant l'effet de l'habitat ($\Delta AIC = 0.4$). Un premier modèle suggère un effet non-linéaire de $\sigma_{spatiale}^2 = \sigma_{habitat}^2 + \sigma_{nid}^2$ la covariable d'habitat agriculture intensive (**Tableau IV.5 et Tableau IV.8A, Figure IV.6**). Cette relation non-linéaire suggère que le sexe ratio secondaire est proche de l'équilibre lorsque les surfaces occupées par de l'agriculture intensive dans un rayon de 5 km autour chaque nid sont faibles, et qu'il est biaisé en faveur des femelles lorsqu'une partie importante des surfaces est occupée par de l'agriculture intensive (**Figure IV.6**).

	Variables prédictives	Coefficient	Erreur standard	<i>z</i>	<i>p</i>
A	<i>Effet de l'habitat seul</i>				
	Ordonnée	-0.049	0.101	-0.488	0.626
	Agriculture intensive	1.013	0.444	2.285	0.022
	(Agriculture intensive) ²	-1.126	0.455	-2.478	0.013
	Effets aléatoires	Variance	Ecart type		
	σ_{nid}^2	0	0		
B	Variables prédictives	Coefficient	Erreur standard	<i>z</i>	<i>p</i>
	<i>Effet de la densité et de l'habitat moins les variables d'habitat corrélées à la densité</i>				
	Ordonnée	-0.041	0.100	-0.407	0.684
	Agriculture permanente	0.230	0.116	1.986	0.047
	Effets aléatoires	Variance	Ecart type		
	σ_{nid}^2	1.0225e-10	1.0112e-05		

Tableau IV.8: Sortie du modèle du sexe ratio secondaire, tenant compte de l'habitat seul (A), et tenant compte des effets de la densité et de l'habitat moins les variables d'habitat corrélées à la densité (B). Nombre d'observations = 403.

Comme pour la condition corporelle des jeunes et $\sigma_{\theta_{sex}}^2 = \sigma_{habitat}^2 + \sigma_{nid}^2 + \sigma_{résiduelle}^2$ pour tester l'effet de la densité des congénères dans un rayon de 5 km autour de chaque nid, nous avons exclu des covariables habitats les covariables « Prairies » et « Agriculture intensive » qui sont corrélées avec la densité locale (coefficient de corrélation > 0.7). Il ressort un effet positif de l'habitat « Agriculture permanente » sur le sexe ratio secondaire, mais aucun effet de la densité locale de nids n'a été détecté (**Tableau IV.5 et Tableau IV.8B, Figure IV.7**). Comme le montre la **figure IV.7**, le sexe ratio secondaire a tendance à être biaisé en faveur des mâles lorsque les surfaces occupées par de l'agriculture permanente dans un rayon de 5 km autour chaque nid augmentent, même si dans ce cas l'incertitude autour de la probabilité d'être un mâle est très importante.

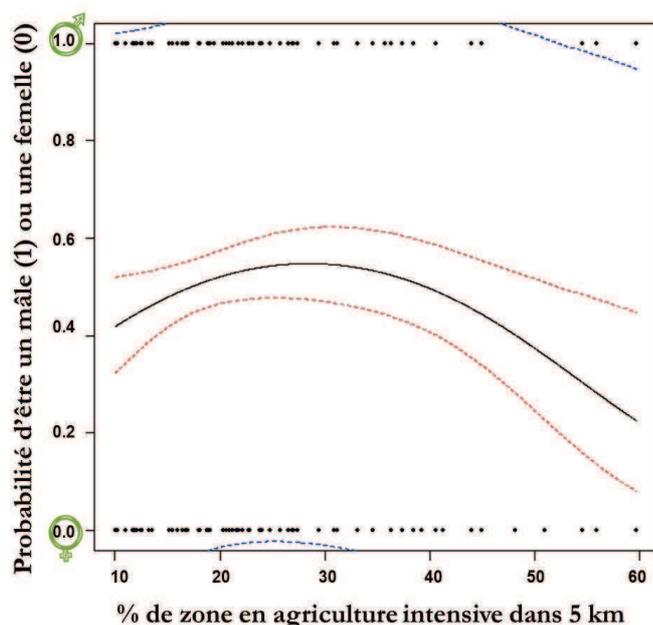


Figure IV.6 : Relation entre la probabilité d'être un mâle (1) ou d'être une femelle (0) en fonction du pourcentage d'agriculture intensive dans un rayon de 5 km autour chaque nid. Le trait plein noir représente la relation obtenue à partir du modèle sélectionné (Tableau X) avec l'erreur type associée (traits pointillés rouges), et la variation due à l'effet nid en aléatoire (traits pointillés bleus).

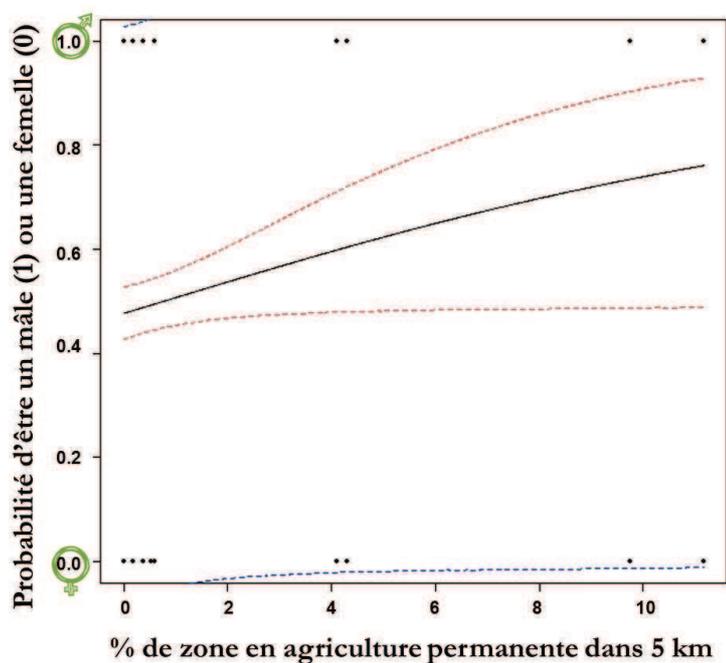


Figure IV.7 : Relation entre la probabilité d'être un mâle (1) ou d'être une femelle (0) en fonction du pourcentage d'agriculture permanente dans un rayon de 5 km autour chaque nid. Le trait plein noir représente la relation obtenue à partir du modèle sélectionné (Tableau X) avec l'erreur type associée (traits pointillés rouges), et la variation due à l'effet nid en aléatoire (traits pointillés bleus).

IV.4 Discussion

Dans cette partie nous avons estimé les performances de reproduction des couples reproducteurs de Cigogne blanche à travers le nombre de jeunes à l'envol, la condition corporelle des jeunes et le sexe ratio secondaire de la nichée, et quantifié la part des variations de ces traits due aux caractéristiques individuelles des couples reproducteurs, aux conditions environnementales du climat et de l'habitat, et à la densité.

IV. 4.1 Taille de la nichée et condition corporelle : des effets contrastés

IV.4.1.1 Effet du climat

Pour tester l'effet des variables climatiques sur le nombre de jeunes à l'envol nous avons utilisé deux périodes phénologiques distinctes, en différenciant les conditions au retour de migration des oiseaux, des conditions pendant la période de reproduction. Nos résultats suggèrent que, sur la durée de l'étude, et contrairement à nos prédictions, la variation dans les paramètres climatiques étudiés (quantité de pluie, NAO, NDVI, contenu en humidité du sol) n'affecte pas le nombre de jeunes à l'envol. Ces résultats diffèrent donc de ceux obtenus dans d'autres études sur la cigogne (Nevoux *et al.*, 2008a ; 2008b), où les variations dans les conditions climatiques sur les sites de reproduction (quantité de pluie) impactent les paramètres de fécondité. Nevoux *et al.* (2008b) ont montré, sur la même population que celle étudiée dans la présente étude, que pendant la période 1992 à 2003, il existait un faible ($p = 0.05$) effet positif de la pluie en période de reproduction sur le nombre de jeunes à l'envol. La pente de la relation entre le nombre de jeunes à l'envol en fonction de cette variable de pluviométrie (moyenne cumulée entre avril et juin) est également positive (0.05) dans notre cas. Cependant, nous n'avons pas d'effet significatif de cette variable ($p = 0.158$), certainement dû au fait que notre série temporelle est plus longue, ce qui a pour effet de rajouter de la stochasticité environnementale et de compliquer la détection de cet effet.

Nous n'avons pas non plus détecté d'effet des variables climatiques étudiées sur la condition des jeunes. Nous pensons que ces variables ne sont peut-être pas de bons proxys de la disponibilité en nourriture pour les cigognes dans la zone d'étude. Pourtant, des auteurs ont montré que la météorologie pouvait modifier le potentiel de ressources alimentaires disponibles chez la cigogne (Dallinga & Schoenmakers, 1987 ; Tryjanowski & Kuzniak, 2002 ; Saether *et al.*, 2006 ; Nevoux *et al.*, 2008a ; 2008b), ce qui est un des plus importants facteurs responsables de leur développement, et qui va directement et indirectement affecter la croissance et la survie de la nichée (Kosicki & Indykiewicz, 2011). Une hypothèse possible pour expliquer le fait de ne pas constater d'impact de ces variables climatiques pendant la période de reproduction, est que la zone d'étude se trouve dans une région particulièrement tempérée pour que les conditions pendant la période de reproduction soient suffisantes pour assurer une forte abondance d'insectes, d'écrevisses et autres proies de la cigogne. En effet, la variabilité temporelle du nombre moyen de jeunes à l'envol est relativement faible dans notre population (**Figure IV.1**), et la part de variabilité due aux effets années semble également assez faible (**Tableau IV.1**). Ceci suggère donc que les variations climatiques inter annuelles ne contribuent que très peu aux variations de ce paramètre démographique. Enfin, dans les marais charentais, la prolifération des écrevisses

de Louisiane (Barbraud *et al.*, 2003 ; Encadré 2 chapitre I), et le régime alimentaire généraliste et opportuniste de la Cigogne blanche, lui permet certainement de satisfaire dans ce milieu ses besoins et ceux de sa progéniture en nourriture. Le nombre de jeunes à l'envol dans cette population est d'ailleurs un des plus forts enregistrés en Europe (Tableau IV.9), ce qui est une très bonne indication des bonnes conditions climatiques et trophiques dans la zone.

Pays	Nombre moyen de jeunes à l'envol	référence
Charente-Maritime (Ouest de la France)	De 2.2 à 4.6 jeunes par nid et par an; 2,9 ± 1,2 de 1990 à 2006	Travail de thèse ; Barbraud <i>et al.</i> , 1999
Obra River Valley (Ouest de la Pologne)	De 1.4 à 2.9 jeunes par nid de 1983 à 2000	Tryjanowski & Kuzniak, 2002
Suisse (Nord et Centre)	2,4 ± 0.5 jeunes par nid de 1990 à 1998	Moritz <i>et al.</i> , 2001
Strasbourg (Alsace, Est de la France)	2,5 ± 0.1 jeunes par nid de 2003 à 2004	Massemin-Challet <i>et al.</i> , 2006

Tableau IV.9 : Nombre de jeunes à l'envol enregistrés dans différentes populations de cigognes blanches en Europe.

Sur des études à long terme, comme dans ce suivi, il serait intéressant de s'attacher à des périodes particulières où des événements climatiques extrêmes se sont produits. En effet, les événements météorologiques extrêmes tels que des périodes de canicule, de grand froid ou de forte tempête en pleine période de reproduction peuvent s'avérer cruciaux pour les progénitures de nombreux animaux (Tryjanowski *et al.*, 2009). Certaines études sur la Cigogne blanche ont montré que le nombre de poussins qui survivent durant les deux premières semaines après l'éclosion sont généralement viables jusqu'à l'envol, sauf cas de prédation et de famine, très rares chez cette espèce (Aguirre & Vergara 2007), et que les poussins sont seulement vulnérables aux intempéries pendant les vingt premiers jours de leur vie (Jovani & Tella 2004 ; Profus *et al.*, 2004). Au cours de cette thèse, durant la saison de reproduction 2012 des pluies exceptionnellement fortes pendant la période de reproduction (Observation personnelle) ont eu un impact conséquent sur la reproduction des cigognes blanches dans les marais charentais. Cette saison 2012 est l'année qui enregistre le plus faible taux de reproduction (~ 2.8 jeunes à l'envol par nid) depuis le début de l'installation de la population. Actuellement la cause de ce faible succès reproducteur est attribuée à deux jours et deux nuits consécutifs de pluie sans interruption en pleine période d'éclosion, ce qui n'a probablement pas permis aux jeunes nouveaux nés de se réchauffer sous des adultes détrempés devant découvrir les jeunes ne serait-ce que le temps de changer de partenaire pour la couvaison, ou de se lever pour nourrir les jeunes poussins.

IV.4.1.2 Effets de l'habitat, de la densité et de l'expérience

Les résultats précédents suggèrent que l'habitat semble avoir des effets sur certains paramètres de reproduction dans la zone d'étude. Comme on l'a vu dans le chapitre III, les individus sélectionnent leur site de nidification en fonction de certaines variables d'habitat. Identifier les préférences de sites de nidification apporte des informations sur le comportement de sélection d'habitat de reproduction, mais n'informe pas sur l'expression d'une préférence d'habitat en termes de performances de reproduction, malgré les effets densité dépendance mis en évidence dans le chapitre précédent (*cf.* chapitre III).

Dans ce chapitre nous n'avons pas constaté d'effet significatif de l'habitat sur le nombre de jeunes à l'envol sur la période d'étude et ce une caractérisation des habitats dans un rayon de 5 km autour de chaque nid, ce qui va à l'encontre de nos prédictions. Par contre, les résultats sur la condition corporelle des jeunes démontrent clairement que les différences d'habitats et/ou de densité peuvent être des facteurs importants dans la variation de ce paramètre. Nous n'avons pas pu discriminer entre les effets de l'habitat ou de la densité (**Tableau IV.7A** et **Tableau IV.7B**) à partir de l'AIC des deux modèles concurrents. Chacun apportant des informations complémentaires, nous tentons de les interpréter ici.

D'abord, en ce qui concerne l'effet de l'habitat sur la condition des jeunes (**Figure IV.4 gauche**), comme nous l'avions prédit, il existe un **effet négatif d'un habitat défavorable** à la nidification de la cigogne (les zones d'agriculture intensive, cf. chapitre III) sur la condition des jeunes. Ceci suggère donc que ces habitats n'ont pas de ressources suffisamment abondantes et disponibles pour satisfaire les besoins énergétiques de la progéniture, ce qui confère à ces poussins une moins bonne condition corporelle que ceux provenant d'un nid où la proportion de zones agricoles intensives est faible. De plus, les prairies, habitats favorables à la nidification (cf. chapitre III) contribuent largement, d'après nos résultats (**Figure IV.4 droite**), à la bonne condition des jeunes qui ont une proportion d'habitat en prairies suffisante à 5 km autour de leur nid. La condition corporelle des jeunes étant directement liée à la capacité des parents à rechercher de la nourriture et à l'abondance de cette dernière, nous pensons donc, à la lumière de nos résultats, que les covariables d'habitat utilisées caractérisent plus finement la disponibilité en proies pour les cigognes que les variables climatiques utilisées. Par conséquent, le site de nidification où naissent les jeunes va avoir un réel impact sur leur croissance et leur développement, affectant potentiellement la direction que peut prendre leur histoire de vie individuelle (Metcalf & Monaghan, 2001 ; Monaghan, 2008). On peut faire l'hypothèse chez la Cigogne blanche que la survie, le recrutement ou la dispersion des juvéniles sont potentiellement fonction de leur condition corporelle à l'envol du nid, comme cela a été montré chez quelques espèces (Naef-Daenzer *et al.*, 2001 ; Barbraud *et al.*, 2003 ; Wiens *et al.*, 2006). De plus ces trois paramètres vont contribuer au taux de croissance et à la dynamique de la population (Caswell 2001).

Concernant le deuxième modèle, il met en évidence un effet positif de la densité locale sur la condition corporelle des jeunes. Ce résultat va à l'encontre de nos prédictions, et peut être une simple conséquence statistique de la corrélation entre la densité locale et les variables d'habitat (prairies et agriculture intensive) ou bien suggérer un effet Allee. En effet, avec la mise en évidence dans le chapitre III d'effet densité dépendance sur la sélection d'habitat, suggérant que des nouveaux individus, à densité croissante, s'installent dans des habitats sous-optimaux par compétition exclusive, nous prédisions qu'à densité croissante, la compétition intra-spécifique pour la recherche de nourriture devienne plus importante, ce qui aurait conduit à un nombre de jeunes moins important et/ou des jeunes de condition corporelle moins bonne. Hors, nous observons **un effet positif de la densité sur la condition des jeunes**. Ceci pourrait donc suggérer un effet Allee via l'attraction des congénères à la recherche de nourriture. Malgré le comportement territorial observé dans la zone d'étude à proximité des nids, il est régulier d'observer des groupes de quelques individus (jusqu'à quelques dizaines) s'alimentant dans un même patch de nourriture, à proximité les uns des autres (Observation personnelle). Les individus à la recherche de nourriture pourraient utiliser comme indicateur de patchs de nourriture des conspécifiques

en train de s'alimenter, ce qui pourrait engendrer ce comportement d'attraction et d'agrégation, une cigogne en attirant une autre, et expliquer l'effet positif de la densité locale sur la condition des jeunes. La recherche de nourriture devient moins coûteuse, et les jeunes sont plus approvisionnés. Carrascal *et al.* (1990) ont d'ailleurs discuté ce comportement d'agrégation pour la recherche de nourriture chez la cigogne, montrant que plus la taille d'un groupe en train de se nourrir était importante, plus les cigognes en tiraient un bénéfice, privilégiant ainsi la recherche de nourriture à la vigilance. La cigogne pourrait donc pouvoir tolérer ses congénères et modifier son comportement comme une stratégie pour améliorer son efficacité à rechercher son alimentation (Carrascal *et al.*, 1990). Actuellement et avec nos données il est difficile de tester si cet effet positif de la densité locale sur la condition corporelle des jeunes est due à un artefact statistique ou à un possible effet Allee.

L'absence d'effet de l'habitat et de la densité dans un rayon de 5 km autour de chaque nid sur le nombre de jeunes à l'envol pendant la période d'étude, suggère que les effets densité-dépendants n'affectent pas encore ce paramètre. La **Figure IV.1** qui met en parallèle la densité locale et le nombre de jeunes à l'envol, montre que malgré une multiplication par 5.3 de la densité locale en 16 ans, il n'y a aucun effet sur le nombre de jeunes à l'envol. D'un point de vue de la théorie des traits d'histoire de vie, on s'attend à ce que les traits auxquels le taux de croissance de la population, et donc la fitness des individus, est le moins sensible, soient affectés en premier par des variations de l'environnement ou de densité. Ceci est cohérent avec nos résultats car la condition des jeunes a probablement moins d'effet sur le taux de croissance que le succès reproducteur (Nevoux, 2008c).

Enfin nos résultats confirment ceux de Nevoux *et al.* (2008b) qui ont montré un effet positif de l'expérience des reproducteurs sur le nombre de jeunes à l'envol.

IV.4.2 Le sexe ratio secondaire

IV.4.2.1 Sexe ratio et ordre d'éclosion : controverse

La Cigogne blanche n'a pas de dimorphisme sexuel très marqué, que ce soit en taille (les mâles sont légèrement plus grands) ou en besoins énergétiques (Kosicki *et al.*, 2006 ; Cwiertnia *et al.*, 2006 ; Kwiecinski et Tryjanowski 2009). Même les études sur la survie ne montrent pas de différences selon le sexe (Kanyamibwa *et al.*, 1990 ; Schaub *et al.*, 2005). Par conséquent, il n'est pas facile de prédire quel sexe chez les poussins peut être favorisé par les parents dans des conditions environnementales différentes. Fernandes *et al.* (2006) ont montré, chez une espèce proche de la Cigogne blanche, la Cigogne noire *Ciconia nigra* au sein d'une population portugaise, que le sexe ratio était déséquilibré vers les femelles. Tryjanowski *et al.* (2011) ont montré, sur une population de Cigogne blanche polonaise, que les mâles étaient plus communs que les femelles, quasiment quelle que soit la taille de la nichée. Dans cette étude, nous n'avons pas observé de différence dans la proportion de femelles et de mâles par catégorie de taille de nichée. Avec une tendance proche de celle que trouve Tryjanowski *et al.* (2011), nous avons trouvé que les mâles ont une tendance (non-significative) à être les aînés dans les fratries de poussins, et que cette domination du sexe mâle plus élevée pour la première éclosion s'inverse par ordre d'éclosion.

Tout au long de cette étude, nous nous sommes basés sur l'hypothèse que la taille des poussins reflète leur âge et donc leur ordre relatif d'éclosion – hypothèse soutenue et non testée par d'autres auteurs (Aguirre & Vergara, 2007 ; Tryjanowski *et al.*, 2011). Pourtant, si certains poussins sont nourris préférentiellement, ou si certains poussins arrivent à se procurer plus facilement de la nourriture, alors il est possible qu'ils aient grandi plus vite que leurs frères et sœurs. Bien que cela demande un suivi intensif et potentiellement trop déranger pour cette espèce, il serait néanmoins intéressant de vérifier cette hypothèse en milieu naturel.

Pour Tryjanowski *et al.* (2011) il ne fait aucun doute que le sexe ratio soit biaisé vers les mâles. Cependant, nos résultats peuvent laisser planer un doute sur cette affirmation étant donné le léger dimorphisme entre les mâles et les femelles dans notre population, qui nous fait relativiser cette différenciation de l'ordre des poussins dans une fratrie.

IV.4.2.2 Influence de l'habitat

Nos résultats sur le sexe ratio secondaire des nichées suggèrent des effets de l'habitat (agriculture intensive et agriculture permanente) dans un rayon de 5 km autour du nid. Nous n'avons pas pu discriminer entre ces deux modèles (**Tableau IV.8A et IV.8B**) à partir de leur AIC. Pourtant, nous nous attarderons particulièrement dans cette partie à discuter de l'effet de l'agriculture intensive. En effet, pour construire le modèle où un effet positif des zones en agriculture permanente en faveur des mâles a été détecté, nous n'avons pas pris en compte certaines variables importantes, caractérisant d'un côté un habitat très favorable (les prairies), et de l'autre un habitat défavorable (les zones d'agriculture intensive, *cf.* chapitre III), car ces variables sont corrélées avec la densité locale. Étant donné la faible pente de la relation entre le sexe ratio et les surfaces en agriculture permanente, sa significativité très proche de 0.05 et la forte incertitude sur les prédictions (**Tableau IV.8B**), nous pensons que l'effet de cette variable reste négligeable ou pourrait résulter d'un artefact statistique. En effet la proportion moyenne de surfaces en agriculture permanente est très faible dans un rayon de 5 km autour des nids ($2,1 \pm 3,5$ %), et il s'agit d'une variable caractérisant les vignes et les vergers, qui n'ont pas vraiment d'intérêt pour la Cigogne blanche.

Nous avons mis en évidence un effet non-linéaire d'un habitat défavorable pour la nidification de la cigogne sur le sexe ratio secondaire. Les zones d'agriculture intensive font partie des habitats en plus grande proportion moyenne ($21,2 \pm 11,5$ %) dans un rayon de 5 km autour de chaque nid dans la zone d'étude. Nous constatons qu'en faible proportion de cet habitat dans un rayon de 5 km autour des nids, le sexe ratio reste équilibré (probabilité d'être un mâle = 0.42, **Figure IV.6**). Cependant lorsque la proportion de zones d'agricultures intensives augmente (au-delà de 30% environ) le sexe ratio se biaise vers les femelles, pour atteindre seulement 20 % de mâles (**Figure IV.6**) lorsque la proportion de surfaces en agriculture intensive atteint 60 %. Ce résultat pourrait suggérer une mortalité différentielle en faveur des femelles dans notre zone d'étude. En effet, le léger dimorphisme sexuel dont nous tenons compte pour formuler nos hypothèses de départ impliquerait un coût plus important pour les parents de nourrir un poussin mâle qu'un poussin femelle. Pianka, (1999) précise l'importance capitale, dans les discussions sur le

sexe ratio, de tenir compte des cas de dimorphismes sexuels, justement à cause des cas concernant la mortalité différentielle des sexes durant la période de soins parentaux, en raison des besoins énergétiques différentiels entre les sexes (Pianka, 1999). Aussi, le léger dimorphisme sexuel observé chez cette espèce pourrait conduire à un investissement parental différentiel selon le SRS, de manière à maximiser la fitness des parents. Cet investissement différentiel pourrait être particulièrement accru dans des situations où l'abondance et la disponibilité en nourriture sont limitantes et conduire à un accroissement de la mortalité différentielle.

Une hypothèse alternative basée sur la théorie de Trivers & Willard, (1973), serait que les femelles auraient tendance à biaiser le SRP de leur progéniture vers les femelles dans un environnement défavorable où il y a une faible disponibilité en nourriture comme dans les zones d'agriculture intensive, comme le proposent également Clutton-Brock *et al.* (1985). Tout comme Tryjanowski *et al.* (2011), qui soupçonnaient un SRS et un SRP biaisés chez la cigogne, nous ne pouvons pas exclure, au vu de nos résultats, que le sexe ratio primaire pourrait être biaisé, avec des répercussions sur le SRS, si les femelles ajustent le SRP en fonction de leur propre condition, et donc potentiellement en fonction de l'habitat, et si la variance du succès reproducteur est différente entre les deux sexes. Cependant, nous constatons que cette variance est identique chez les deux sexes (*cf.* Barbraud *et al.* 1999 p.474-475), ce qui rend cette hypothèse alternative peu probable.

IV.4.2.3 Sexe ratio, expérience de reproduction, climat et densité

Nous n'avons constaté aucun effet de l'expérience de reproduction, des variables climatiques étudiées et de la densité locale sur le sexe ratio secondaire des nichées. Étant donné que nous nous sommes basés sur l'hypothèse que, du fait du léger dimorphisme sexuel, les poussins mâles exigent plus d'énergie que les poussins femelles, suggérant qu'ils soient plus coûteux à élever, ces résultats suggèrent à nouveau que les variables climatiques locales que nous avons utilisées ne représentent pas de manière adéquate la disponibilité en nourriture et l'abondance des proies chez cet oiseau.

Concernant l'expérience, étant donné que l'expérience des reproducteurs montre un effet net sur la taille de la nichée (*cf.* IV.4 ; Martin, 2008 ; Nevoux *et al.*, 2008b), et que la théorie des traits d'histoire de vie prédit que l'effort de reproduction devrait augmenter avec l'âge à mesure que la valeur reproductrice diminue (Stearns, 1992), on aurait pu s'attendre à ce que la sélection favorise l'ajustement du sexe ratio de la progéniture (SRS) en fonction de l'âge des parents (Lazarus, 2002 ; Weimerskirch *et al.*, 2005). Ceci ne semble pas être le cas ici, car l'expérience reproductive des parents n'a aucun effet sur le sexe ratio secondaire.

Les effets des conditions climatiques et de la densité sur le sexe ratio des descendants ont été beaucoup étudiés chez les ongulés, espèces polygames et fortement dimorphiques (Clutton-Brock *et al.*, 1984 ; 1986 ; Kruuk *et al.*, 1999 ; Post *et al.*, 1999 ; Mysterud *et al.*, 2000), mais pas chez des espèces monogames présentant un léger dimorphisme sexuel. Ces différentes études sont en accord avec les prédictions théoriques, à savoir une diminution du sexe mâle chez les descendants quand la densité de la population augmente. Les mécanismes avancés par ces études sur les ongulés ne sont pas adaptatifs, mais pourraient

venir d'une mortalité in utero plus élevée chez les mâles dans des conditions environnementales difficiles, d'où une modification du sexe ratio à forte densité (Mysterud *et al.*, 2000). Il s'agirait donc d'un mécanisme qui interviendrait au niveau du SRP. Concernant la population de cigognes blanches étudiées ici, nous n'avons mis en évidence aucun effet de la densité. Il est possible que la population de cigognes, n'étant pas dans des conditions d'équilibre (*cf.* chapitre III), n'ait pas encore atteint une densité suffisamment conséquente pour en ressentir les effets au niveau du sexe ratio des poussins. Cependant, chez cet oiseau monogame, on soupçonne un SRS proche de l'équilibre. On s'attendrait donc plutôt à voir une variation du sexe ratio au niveau du SRS si la densité devait impacter le sexe ratio.

IV.4.2.4 Différence d'allocation dans le sexe ratio d'une même espèce

Dans le cas de notre population de Cigogne blanche en Charente-Maritime, les conditions d'équilibre de la population ne sont pas encore atteintes. A l'inverse, la population de Cigogne blanche étudiée par Tryjanowski *et al.* (2011) en Pologne est dans un environnement où les habitats sont peu modifiés par l'Homme, et gardent une structure plus originelle en prairies. Aussi, la discordance dans nos conclusions (Tableau IV.10) pourrait s'expliquer par cet état de stabilité différent. Nous sommes ici dans un cas où l'ajustement du sexe ratio diffère entre deux populations d'une même espèce. Comme Komdeur (2012) le précise, ceci illustre clairement la difficulté de faire des prédictions *a priori* dans les cas où les bénéfices de la fitness par un ajustement du sexe ratio n'ont pas été démontrés.

Résultats de Tryjanowski <i>et al.</i> (2011)	Taille de la nichée	Total du nombre de (entre 2005 et 2008)		Nombre de nichées (en 2005 et 2008) dans lesquelles le sexe le plus vieux est		
	<i>p-value</i>	Femelles (n=150)	Mâles (n=192)	<i>p-value</i>	Femelles (n=24)	Mâles (n=97)
	1	(0.85) 0.125	1	6	(0.85) 0.125	1
2	(0.57) 0.242	31	42	(0.720) 0.011	10	26
3	(0.58) 0.035	68	96	(0.85) <0.01	8	46
4	(0.46) 0.510	45	38	(0.76) 0.027	5	16
5	(0.67) 0.302	5	10	(1.00) 0.25	0	3
6	-	0	0	-	0	0

Nos résultats (Tableau IV.2 et IV.3)	Taille de la nichée	Total du nombre de (entre 2003 et 2006)		Pour des nichées complètement sexées et mesurées, nombre de nichées (en 2005 et 2006) dans lesquelles le sexe le plus vieux est		
	<i>p-value</i>	Femelles (n=206)	Mâles (n=197)	<i>p-value</i>	Femelles (n=48)	Mâles (n=38)
	1	(0.67) 0.687	2	4	(0.80) 0.004	5
2	(0.43) 0.313	36	27	(0.50) 1.000	12	12
3	(0.42) 0.114	67	49	(0.10) 0.041	15	5
4	(0.54) 0.288	92	108	(0.07) 0.001	14	1
5	(0.73) 0.226	3	8	(0.00) 1.000	1	0
6	(0.17) 0.219	5	1	(0.00) 1.000	1	0

Tableau IV.10 : Nombre de poussins mâles et femelles selon la taille de la nichée, et sexe le plus vieux dans la nichée selon le rang dans la nichée et tests binomiaux associés concernant l'étude de Tryjanowski *et al.* (2011) et notre étude.

Sous l'hypothèse que selon les conditions de l'environnement, la femelle reproductrice ajuste sa condition en agissant sur le SRP biaisé vers le sexe fort, Tryjanowski *et al.* (2011) montrent que dans de mauvaises conditions, le sexe ratio de la progéniture des cigognes devrait être biaisé vers les mâles. Dans notre cas, l'on montre que le sexe ratio de la progéniture (SRS) tend vers un équilibre, et que dans de mauvaises conditions le SRS est biaisé vers les femelles. Ce phénomène pourrait s'expliquer par une mortalité différentielle due à la différence de coût mâle/femelle, même légère. Cependant, ni l'étude de Tryjanowski *et al.* (2011) ni la nôtre n'ont considéré la compétition au sein de la fratrie. En effet, chez la cigogne blanche, contrairement à de nombreuses espèces d'oiseaux, le nourrissage des poussins n'est pas effectué par becquée à chaque poussin. Les parents régurgitent la nourriture dans le nid et ce sont les poussins qui vont piocher dans ce régurgitat pour se nourrir (Creutz, 1985 ; observation personnelle). Le développement des poussins de Cigogne blanche devrait donc être fortement affecté par la compétition entre frères et sœurs. En accord avec les résultats de Tryjanowski *et al.* (2011), nous montrons que si l'aîné est un mâle, les cadets sont en majorité des femelles et les benjamins (les derniers poussins à naître) seront le plus souvent des mâles. Par compétition, étant donné la taille des nichées dans notre zone d'étude, ce sont les derniers à naître qui seront les moins compétitifs pour la prise de nourriture au nid. Dans ces conditions, et uniquement dans des conditions environnementales mauvaises, le sexe ratio de la population de cigogne des marais charentais aura tendance à se biaiser vers les femelles.

Ces deux études indiquent qu'il faut être prudent dans les comparaisons de résultats pour une même espèce dans des populations différentes, parce que les populations ne sont pas dans les mêmes conditions de stabilité environnementale. Un cas identique a été relevé par Komdeur (2012) sur la Chouette hulotte (*Strix aluco*). Dans cette étude, les parents ajustent le SRP de la nichée en réponse à la densité des proies (campagnols) sur les zones de reproduction (Appleby *et al.*, 1997). Chez cette espèce, une plus grande densité de proies est associée à un SRP biaisé vers le sexe fort (dans ce cas les mâles). Une étude plus récente sur la même espèce qui considérait un échantillon beaucoup plus grand a permis de confirmer que les femelles sont produites en plus grand nombre dans des conditions où la ressource alimentaire est abondante (Desfor *et al.*, 2007). Ces deux études sur la Chouette hulotte confirment, comme dans le cas des études de Tryjanowski *et al.* (2011) et la nôtre sur la Cigogne blanche, l'incohérence entre les modèles d'allocation des sexes ratios au sein d'une même espèce qui suggèrent que des stratégies adaptatives d'allocation des sexes pourraient différer entre les populations.

Enfin, il reste encore à faire la lumière sur certains comportements tels que les reproductions hors couple, qui pourraient engendrer une variance du succès de reproduction différente entre les sexes, que nous ne pouvons percevoir avec les données actuelles. Dans ce cas, nos hypothèses sur l'ajustement de sexe ratio selon la théorie de Trivers & Willard (1973) seraient à reconsidérer.



Chapitre V

Conclusions et perspectives

Contenu

V.1 Conclusions	152
V.1.1 Synthèse des résultats d'un point de vue écologique	154
V.1.2 Bilan méthodologique	160
V.2 Perspectives	162
V.2.1 Améliorer la capacité de prédiction des modèles d'habitat	163
V.2.2 Utilisation du modèle d'habitat	163
V.2.3 Les effets de l'habitat sur la survie juvénile, le recrutement et la dispersion	164

V.1 Conclusions

De plus en plus d'études s'attachent à prédire la distribution future des espèces, bien souvent à des fins de conservation, et pour cela, essayent de comprendre l'impact des changements globaux sur les populations animales. Pour bien prédire, il est nécessaire d'avoir une image de la situation passée et présente de ce que l'on observe, de façon à identifier et comprendre les relations qui existent entre la distribution et l'abondance des animaux et les paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement. Aussi, il est indispensable d'avoir des données à long terme sur les populations étudiées, de manière à pouvoir identifier l'impact des variations de l'environnement (climat et habitat) sur les populations. Dans le cadre de cette thèse, l'analyse des données spatiales et démographiques issues du suivi de la population à long terme (30 ans) de la Cigogne blanche en Charente-Maritime, associée à l'analyse de données environnementales accessibles sur une période de 17 ans, a permis de mettre en évidence plusieurs mécanismes qui conduisent aux décisions de sélection d'habitat de nidification et qui restaient encore mal compris. Les résultats obtenus confortent les travaux qui montrent que la dégradation des habitats par les activités humaines peut influencer sur les décisions de sélection d'habitat par les animaux. De plus, cette étude apporte des informations essentielles à la compréhension des adaptations de cette population dans un environnement variable à travers l'analyse des conséquences de la sélection d'habitat sur plusieurs traits démographiques directement liés à la valeur sélective des individus, ce qui permettra de prédire plus efficacement le devenir de la population face aux changements environnementaux futurs. Ce travail a permis de mettre en évidence qu'il était important de considérer les effets combinés des conditions du climat, de l'habitat, et de la part individuelle (considérée ici au travers de l'expérience des reproducteurs) sur les variations des traits démographiques (**Figure V.1**). Rares sont les études à avoir considéré à la fois ces effets du climat, de l'habitat et des effets individuels sur la démographie d'une espèce dont la population n'est pas à l'équilibre. L'ensemble des travaux de cette thèse sont en cours de publication au travers de deux articles, l'un étant actuellement en révision dans une revue internationale de rang A (PLoS ONE), et l'autre, étant en cours de préparation, également pour une revue internationale.

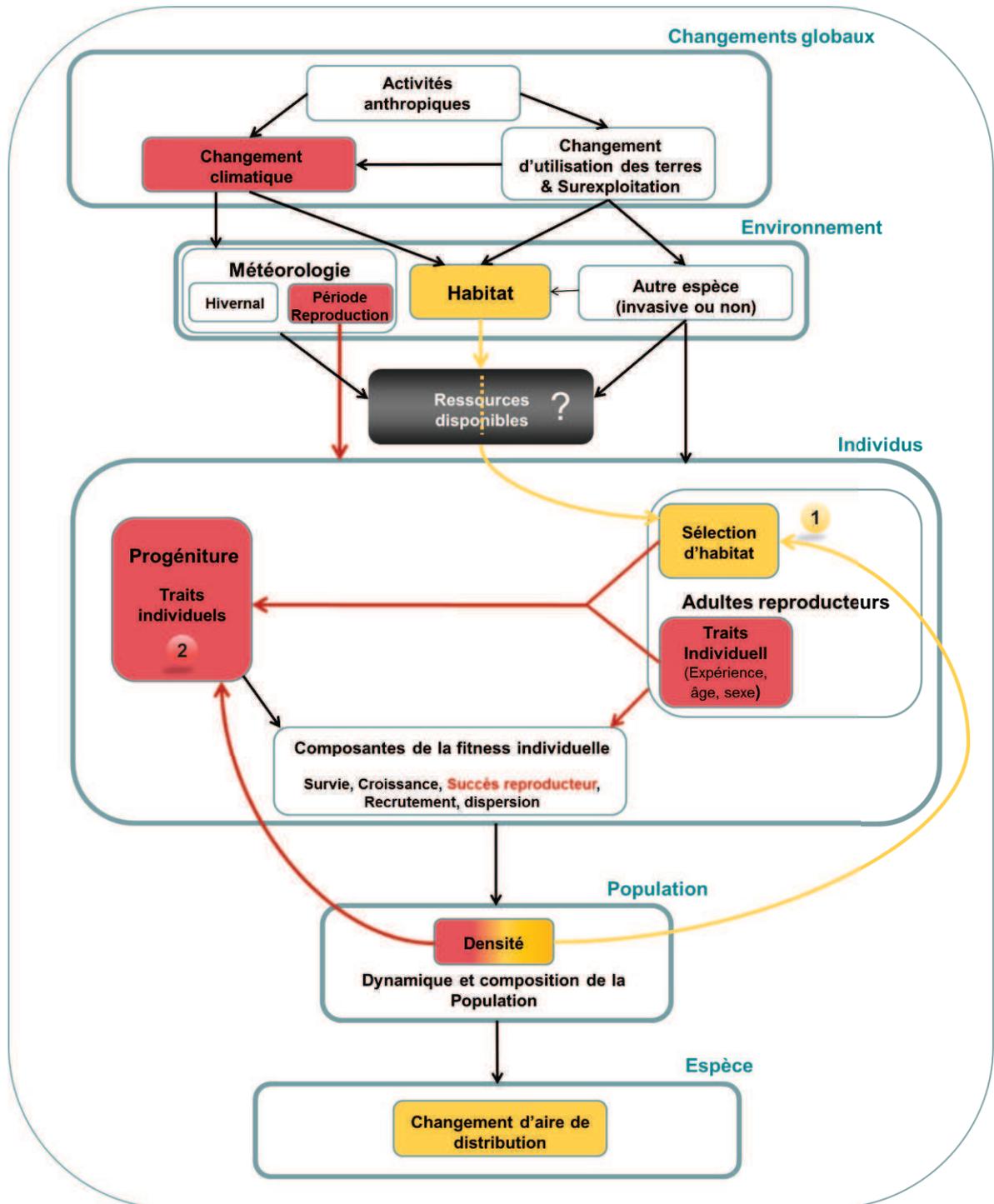


Figure V.1 : Représentation schématique des effets des changements globaux sur une espèce donnée. Les flèches noires représentent certaines relations déjà connues chez la Cigogne blanche, les flèches jaunes représentent les relations mises en évidence dans le chapitre III de la thèse, et les flèches rouges représentent les relations mises en évidence dans le chapitre IV de la thèse.

V.1.1 Synthèse des résultats d'un point de vue écologique

V.1.1.1 Les changements d'abondance et de distribution

Comprendre et identifier les causes proximales et ultimes qui régissent la présence et l'abondance des espèces dans le temps et dans l'espace est un thème central en écologie (Brown, 1984 ; Krebs, 2001). Les relations qui existent entre les organismes et leur environnement sont nombreuses et parmi les facteurs environnementaux, les interactions biotiques semblent les plus complexes à appréhender. Certains auteurs ont proposé une approche alternative pour contourner la difficulté de déterminer l'importance des facteurs biotiques (Kearney & Porter, 2004 ; 2009 ; Kearney, 2006), en proposant d'évaluer, à l'échelle spécifique, la part et l'expression des propriétés des organismes (traits individuels) dans l'environnement physique (niche fondamentale) qui explique la distribution de l'espèce (niche réalisée). Une différence importante entre la niche fondamentale et la niche réalisée correspond alors au rôle primordial des interactions biotiques sur la distribution. Il est donc crucial d'identifier les traits individuels qui vont nous donner une information sur la valeur sélective des individus, pour pouvoir évaluer la réponse des espèces face aux variations environnementales dans l'espace et dans le temps.

La Cigogne blanche, après avoir subi un important déclin jusqu'aux années 1970 en Europe, a vu ses populations croître de façon considérable (Schierer, 1992 ; Roques & Petit, 1992 ; Müller & Schierer 2002). Aujourd'hui, certaines populations semblent être stabilisées (Müller & Schierer 2002), mais d'autres sont encore en pleine expansion numérique et spatiale, dont la population de Cigogne blanche de Charente-Maritime. Les changements d'utilisation du sol, et le changement climatique ont eu un impact important sur le déclin des populations de cigognes blanches au siècle dernier (Gibbs, 2000 ; Tilman *et al.*, 2001 ; Eppink *et al.*, 2004). Aujourd'hui, bien que des mesures de protection permettent de plus en plus de préserver les zones humides caractérisant l'habitat des cigognes blanches, mais aussi de nombreux oiseaux d'eau (Bernard, 1994), le réchauffement climatique fait plus que jamais ressentir ses effets sur les espèces et les écosystèmes (Vitousek *et al.*, 1997 ; Hughes 2000 ; Walther *et al.*, 2005 ; Parmesan et Yohe 2003 ; Parmesan 2006 ; Rosenzweig *et al.*, 2008 ; Hurrell & Trenberth, 2010 ; Bellard *et al.*, 2012). Les espèces des milieux sensibles sont les premières touchées (Holland, 1988 ; Kamel, 2003). Dans ce contexte il peut alors paraître paradoxal qu'une espèce qui a frôlé l'extinction en France puisse aujourd'hui être présente sur l'ensemble des zones humides du territoire français, avec notamment les populations de la façade atlantique en pleine croissance. La popularité de la Cigogne blanche, et son statut d'espèce emblématique lui ont prévalu des soins particuliers en terme d'actions de conservation qui ont fortement contribué à la situation actuelle de ses populations. De plus, alors que l'Homme a contribué par ses activités et ses besoins croissants de consommation à la détérioration des milieux naturels favorables à cette espèce jusqu'à récemment (Vitousek *et al.*, 1997 ; Sanderson *et al.*, 2002 ; Liu *et al.*, 2003), il a également contribué, directement par des actions de réintroduction et de préservation, et indirectement en créant de nouvelles ressources alimentaires (introduction des écrevisses américaines dans plusieurs zones humides françaises par exemple) à l'expansion des populations de cigognes.

Force est de constater que les changements d'abondance et de distribution de cette espèce sont directement liés aux changements globaux définis dans leur globalité comme vu dans le chapitre I.

V.1.1.2 Les effets du climat

De nombreuses études suggèrent une grande sensibilité des espèces aux changements climatiques (Grosbois *et al.*, 2008). Notamment, le climat semble agir de manière indirecte sur les espèces longévives, à stratégie lente, comme les grands mammifères et certains oiseaux, en modifiant l'abondance et la qualité des ressources disponibles pour ces espèces (Møller *et al.*, 2010). Les ressources dont dépendent ces espèces sont souvent difficiles à quantifier et les données climatiques à des échelles globales et locales constituent souvent des indices des variations de l'environnement auxquelles sont soumises les populations (Stenseth *et al.*, 2003; Forchhammer & Post 2004).

Les paramètres climatiques que nous avons utilisés dans cette thèse varient au cours du temps et sont connus pour avoir un effet sur les populations de cigognes blanches en Europe (Schaub *et al.*, 2005 ; Saether *et al.*, 2006). Concernant la population de cigognes de Charente-Maritime, Nevoux *et al.* (2008a ; 2008b) ont notamment montré que sur son aire de reproduction, la cigogne semble bénéficier de la présence de précipitations au printemps. En effet, la pluie semble être un paramètre important dans la productivité des zones humides, en influençant l'abondance et l'accessibilité des insectes, des amphibiens et des écrevisses dont se nourrissent les cigognes (Géroutet, 1994 ; Barbraud & Barbraud, 1997 ; Barbraud *et al.*, 2002). De plus, plusieurs études portant sur les paramètres démographiques de plusieurs populations de cigognes blanches ont montré ou suggéré que « sur les zones d'hivernage au Sahel, les précipitations vont intégralement déterminer le développement de la végétation et l'abondance des espèces qui s'en nourrissent » (Lebreton 1978 ; Kanyamibwa *et al.*, 1990 ; 1993 ; Barbraud *et al.*, 1999 ; Schaub *et al.*, 2005 ; Saether *et al.*, 2006 ; Nevoux *et al.*, 2008a ; 2008b). Dans notre étude, qui ne concerne que la période de reproduction, nous n'avons pas constaté d'effet significatif du climat, bien que la tendance de l'effet des précipitations aille dans le même sens que les résultats trouvés par Nevoux *et al.* (2008a ; 2008b) dans notre zone d'étude, mais également par d'autres auteurs dans d'autres régions d'Europe (Schaub *et al.*, 2005 ; Saether *et al.*, 2006). Le fait d'avoir élargi la période d'étude par rapport aux analyses précédentes pourrait expliquer les tendances non-significatives observées, et pourrait provenir du fait que nous ayons ajouté de la stochasticité environnementale aux données. Dans tous les cas, l'effet constaté dans les études de Nevoux *et al.* (2008a ; 2008b) est faible, et bien qu'il est certain que les précipitations ont un effet positif indirect sur la reproduction et la survie de la Cigogne blanche, notre zone d'étude concerne des zones humides où les niveaux d'eau sont la plupart du temps certainement suffisants toute l'année pour le développement des proies des cigognes. En effet, nous rappelons ici que les espèces d'écrevisses exotiques envahissantes sont en constante expansion dans les marais français (revoir **Encadré 2**), et sont très résistantes aux variations climatiques, même avec des déficits en pluviométrie, ce qui fournit une source de nourriture considérable pour les cigognes (Barbraud *et al.*, 2002). De plus, les marais charentais dans lesquels nous avons travaillé ont la particularité de subir une gestion des flux d'eaux par l'Homme afin de permettre aux différents usagers (éleveurs, pêcheurs) de satisfaire leurs besoins.

Par conséquent, il est possible que l'effet des pluies ne se fasse que peu ressentir dans les marais charentais. Dans l'ensemble, nous n'avons pas non plus détecté d'effet des variables climatiques étudiées sur les traits démographiques (nombre de jeunes à l'envol, sexe ratio) et phénotypiques de la progéniture (condition corporelle). Nous pensons donc que les variables climatiques que nous avons ici testées ne sont peut-être pas de bons proxys de la disponibilité en nourriture pour les cigognes dans la zone d'étude.

V.1.1.3 Les effets de l'habitat et de la sélection d'habitat densité-dépendante

Parmi les forçages environnementaux liés aux changements globaux qui vont fortement affecter la distribution, la phénologie, les traits physiologiques ou l'abondance des espèces, les changements d'habitats sont particulièrement importants. En effet, tous les milieux où choisissent d'aller les animaux sont hétérogènes suivant l'échelle spatiale de référence (Forman, 1995), et la qualité des habitats a une profonde influence sur la valeur sélective des individus (Newton, 1998; Sergio & Newton, 2003). Aussi, détecter les variations spatiales dans la qualité des habitats va permettre aux individus de choisir où s'installer (Orians & Wittenberger, 1991 ; Sergio & Newton, 2003). Par conséquent, l'on peut s'attendre à ce que les changements d'habitat affectent l'hétérogénéité spatiale de ceux-ci et donc la réponse des individus.

Nous avons montré que la Cigogne blanche réagit particulièrement aux variations d'habitat. En effet, notre étude montre clairement que les individus s'installent préférentiellement dans des zones avec de fortes proportions de prairies humides avec des réseaux denses de fossés et de mares et tendent à éviter les zones fortement cultivées (céréales) et urbaines. Ces résultats sont très similaires à ceux qui ont été trouvés dans d'autres populations (Alonso *et al.*, 1991 ; Latus *et al.*, 2000 ; Radović & Tepić, 2009 ; Wickert *et al.*, 2010) et en parfait accord avec les connaissances sur l'écologie de cette espèce (Cramp & Simmons 1977). Etant donné que les individus sélectionnent leur habitat de nidification afin de maximiser leur valeur sélective, cela suggère que les zones cultivées ne permettent pas le développement de ressources alimentaires suffisamment abondantes et disponibles pour satisfaire les besoins énergétiques de la progéniture. En effet, la production de biomasse dans les zones humides est une des plus fortes dans les écosystèmes terrestres (Holland, 1988 ; Kamel, 2003). Dans notre zone d'étude et sur la période considérée, les variations spatiales de l'habitat autour des nids ne semblent pas avoir d'effet sur le nombre de jeunes à l'envol. Ce résultat suggère donc que la sélection de l'habitat de nidification permet aux individus de maximiser le nombre de descendants produits lors des événements de reproduction. En revanche, les individus qui nichent dans des zones avec de fortes proportions de prairies vont produire des poussins en meilleure condition corporelle que ceux qui nichent dans des zones où la proportion de prairie est faible (et où la proportion de zones cultivées est forte). A nouveau ce résultat suggère fortement une moindre disponibilité en ressources alimentaires dans les zones cultivées en comparaison aux zones de prairies et explique en partie la préférence que les cigognes ont pour ces habitats au moment de la sélection de leur site de nidification. Cela suggère également que les covariables d'habitat utilisées ici sont probablement de meilleurs proxys de la disponibilité en proies pour les cigognes que les variables climatiques utilisées. Concernant le sexe ratio de la nichée, nous avons également pu mettre en évidence un effet de l'habitat environnant,

avec un biais vers les femelles dans les nichées autour desquelles les habitats sont dominés par des zones cultivées. Nos résultats suggèrent que les cigognes pourraient faire preuve d'un investissement différentiel qui pourrait être particulièrement accru dans des situations où l'abondance et la disponibilité en nourriture sont limitantes et conduire à un accroissement de la mortalité différentielle. Par conséquent, nous avons mis en évidence que le site de nidification où naissent les jeunes cigognes a un réel impact sur leur croissance et leur développement, ce qui peut par la suite affecter la direction que peut prendre leur histoire de vie individuelle (Metcalfe & Monaghan, 2001 ; Monaghan, 2008).

Un résultat majeur de cette thèse est la mise en évidence des effets de la densité au niveau de la sélection d'habitat et de certains traits d'histoire de vie. Ce résultat a une portée générale, puisqu'il met en évidence des effets densités dépendants sur la sélection d'habitat dans une population loin de l'équilibre démographique ce qui concerne de nombreuses populations animales et végétales, et met en lumière le comportement particulier du modèle d'étude. En effet, la Cigogne blanche est un oiseau semi-colonial, pouvant nicher en colonie ou de manière isolée, et pouvant chercher sa nourriture seul ou en groupe.

Dans notre zone d'étude, la Cigogne blanche a un comportement de nidification majoritairement territorial, sauf depuis les années 2000 où ont commencé à apparaître quelques oiseaux nichant à proximité d'autres sous forme de colonie. Aussi, en plus d'apporter des connaissances consistantes sur la sélection d'habitat chez les cigognes blanches, identifier les phénomènes de densité-dépendance sur la sélection d'habitat, nous a permis de mettre l'accent sur les patrons d'utilisation de l'espace (la distribution idéale) qui résultent des décisions prises par les individus (Wiens, 1985). Nos résultats suggèrent que le comportement d'agrégation en colonies résulte en partie d'interactions entre l'augmentation de la densité de nicheurs, de la disponibilité en habitats et des mécanismes de choix d'habitat de nidification. Enfin, malgré le fait que plusieurs de nos résultats correspondent bien avec les prédictions issues de la théorie de la distribution idéale, il serait utile dans les études futures de tester explicitement l'existence d'un comportement de compétition qui pourrait faire que les oiseaux les moins dominants soient relégués à des habitats de mauvaise qualité à densité croissante, comme le suggèrent nos résultats.

Concernant le comportement des cigognes en recherche alimentaire, Carrascal *et al.* (1990) ont montré qu'elles pouvaient avoir un comportement d'agrégation pour la recherche de nourriture, avec un bénéfice croissant pour les individus lorsque la taille du groupe en train de se nourrir augmente. Nos résultats montrant un effet positif de la densité locale sur la condition corporelle des jeunes sont cohérents avec ceux de Carrascal *et al.* (1990) à travers un effet Allee. Il se pourrait donc que pour la recherche de nourriture, les individus puissent tolérer leurs congénères et modifier leur comportement comme une stratégie pour améliorer leur efficacité à s'alimenter. Cependant, actuellement et avec nos données il est difficile de tester si cet effet positif est dû à un artefact statistique ou à un possible effet Allee.

V.1.1.4 Les études sur la Cigogne blanche : similarités et différences

Aucune étude à notre connaissance n'a considéré à la fois les effets du climat, de l'habitat et individuels sur la démographie de la Cigogne blanche. Un grand nombre d'études ont pris en considération les effets du climat et de la production primaire sur la dynamique des populations de cette espèce, montrant des effets importants des conditions rencontrées par les oiseaux en

zone d'hivernage, et un effet plus faible mais non négligeable des conditions climatiques rencontrées en période de reproduction (Lebreton 1978 ; Kanyamibwa *et al.*, 1990 ; 1993 ; Barbraud *et al.*, 1999 ; Schaub *et al.*, 2005 ; Sæther *et al.*, 2006 ; Nevoux *et al.*, 2008a ; 2008b ; Kosicki & Indykiewicz, 2011).

Depuis plus récemment, plusieurs auteurs se sont intéressés à caractériser l'habitat de reproduction (Latus & Kujawa, 1999 ; Tryjanowski *et al.*, 2005 ; Radović & Tepić, 2009) et d'alimentation de la Cigogne blanche (Rachel, 2006). Certains auteurs ont également, à partir de simples données d'habitat, fait des prédictions sur la distribution potentielle des cigognes blanches, en identifiant les zones prioritaires pour la restauration d'habitat favorable (Olsson & Rogers, 2009) ou en développant des modèles historiques de distribution (Wickert *et al.*, 2010). Nos résultats sont en accord avec toutes ces études concernant la préférence des individus pour nicher à proximité de zones de prairies humides et éviter les zones de grandes cultures. La Cigogne blanche est un oiseau caractéristique des zones humides, et même s'il lui arrive de nicher dans des zones urbaines, les milieux humides caractéristiques de l'habitat de prairie où elle trouvera sa nourriture sont présents alentours. Une seule étude a considéré à la fois les effets de la densité d'oiseaux et de l'habitat sur cette espèce dans le Brandenburg en Allemagne (Latus & Kujawa, 2005). Ces auteurs ont montré que la densité de cigognes est positivement reliée à la densité de terres cultivées ainsi qu'à la densité de bordures de prairies. Ils ont également montré que la plus grande part de variation dans la densité des couples nicheurs pouvait être expliquée par la fragmentation des prairies et des cultures intensives.

Ce travail est donc le premier à considérer de manière aussi complète les effets possibles du climat, de l'habitat et des traits individuels sur la sélection de l'habitat et plusieurs traits démographiques, et permet d'apporter de nouvelles informations sur les stratégies reproductrices et comportementales de la Cigogne blanche.

Comme le souligne Wickert *et al.* (2010), avec des données plus fines concernant la structure de l'habitat de reproduction des cigognes blanches, il serait possible de faire des prédictions beaucoup plus précises de la structure spatiale des populations dans le passé. Notre travail a été conçu d'une manière mécaniste, afin justement de pouvoir prédire la distribution de l'espèce de façon la plus cohérente possible avec les informations connues de son écologie. Aujourd'hui, nous sommes capables d'apporter, avec ce travail, ce type d'information.

V.1.1.5 Application à d'autres espèces

La particularité de ce travail de thèse a été de considérer un modèle d'étude, la Cigogne blanche, qui ne se trouve pas dans des conditions d'équilibre démographique. Jusqu'à récemment, la théorie de la sélection d'habitat s'est focalisée sur des conditions d'équilibre, négligeant les situations où les habitats ne sont pas saturés par des individus (par exemple, *Ens et al.*, 1995 ; *Oro*, 2008). Ainsi, les modèles de distribution d'espèces généralement utilisés supposent des conditions d'équilibre entre la distribution des espèces et le climat ou l'habitat actuel (*Pearson & Dawson*, 2003). Cependant, dans la nature beaucoup de populations sauvages ne sont pas en état d'équilibre. Alors que la majorité des études qui traitent de la théorie de la sélection d'habitat sont focalisées sur des conditions d'équilibre, notre travail figure parmi les premières études empiriques portant sur les changements de sélection d'habitat dans une population sauvage en

pleine expansion (*Lorriliere et al.*, 2010) et mettant en évidence une sélection d'habitat densité-dépendante. De plus, la prise en compte d'échelles spatiales multiples dans les modèles fournit une meilleure description de la sélection d'habitat.

La sélection d'habitat densité-dépendante nous informe sur la régulation/limitation des populations et leurs réponses aux changements climatiques et/ou aux changements d'utilisation des sols. Ce type d'analyse est donc un outil utile pour la gestion des populations et la conservation, et pour informer les analyses démographiques mécanistiques impliquant la densité dépendance. L'application des considérations de ce travail à d'autres espèces est donc tout à fait envisageable, notamment pour les populations qui ne sont pas à l'équilibre et ne saturent donc pas leur habitat, telles que les populations en déclin (*Beletsky & Orians*, 1994) ou en expansion (*Williams et al.*, 1994). Le cas des espèces invasives est un cas caractéristique pour qui ce travail pourrait être appliqué (*Sakai et al.*, 2001 ; *Smith et al.*, 2004).

V.1.1.6 La ressource alimentaire : la boîte noire

La majorité des études démographiques mettant en relation un effet de l'environnement sur les performances de reproduction ou la survie des animaux évoquent un changement de qualité ou de disponibilité des ressources (*Forcada et al.*, 2005 ; *Jenouvrier et al.*, 2009). Cependant, cette information sur la ressource est une boîte noire en écologie, correspondant souvent à l'échelon du réseau trophique manquant pour la plupart des écosystèmes, notamment marins, mais aussi parfois terrestres. Actuellement, avec l'analyse des contenus stomacaux, des fèces ou des pelotes de régurgitation et le suivi des animaux, le régime alimentaire et la distribution spatiale des animaux sont beaucoup mieux connus que ceux de leurs proies (*Cherel & Klages* 1997 ; *Géroudet*, 1994 ; *Barbraud & Barbraud*, 1997 ; *Barbraud et al.*, 2002). Très peu d'études ont modélisé la distribution des prédateurs en fonction de l'abondance et de la distribution des proies, à cause du manque d'information sur la distribution spatiale et l'abondance des proies. Aujourd'hui, de plus en plus de recherches sont amorcées pour essayer de combler ce manque d'information.

Pour caractériser les zones d'alimentation des oiseaux, nos modèles d'habitat se sont donc basés principalement sur des variables caractérisant l'habitat, des indices de production

primaire, de pluviométrie, d'humidité dans le sol, des indices climatiques (NAO), disponibles à partir de bases de données environnementales et d'images satellites notamment. Grâce à l'analyse des pelotes de régurgitation pendant la période d'élevage (Géroudet, 1994 ; Barbraud & Barbraud, 1997 ; Barbraud *et al.*, 2002), nous connaissons le régime alimentaire des cigognes, et une grande partie de leurs espèces proies (celles contenant des pièces anatomiques non digérées par les cigognes). Dans notre étude, nous avons également été confrontés à un manque d'informations concernant la distribution et l'abondance des proies de la Cigogne blanche en période de reproduction. Nos résultats suggèrent cependant qu'il semble que les variables d'habitat obtenues à relativement fine échelle (quelques centaines de mètres) par rapport à la stratégie de recherche alimentaire de cette espèce (quelques kilomètres) soient de meilleurs proxys de la ressource que les variables climatiques.

V.1.2 Bilan méthodologique

V.1.2.1 Approche multi-échelle

Dans notre processus de modélisation, nous avons utilisé une nouvelle approche pour prendre en compte la sélection d'habitat à différentes échelles spatiales. Habituellement, pour tenir compte de plusieurs échelles spatiales, un modèle par échelle est construit. Ici, nous avons montré que différentes variables agissent à différentes échelles simultanément. Cette approche combinée à la prise en compte des interactions avec la densité n'a, à notre connaissance, que très peu été utilisée en écologie. Cornulier (2005) a été le premier à considérer cette approche multi-échelle en décrivant des interactions spatialement imbriquées à différentes échelles trouvées chez la Chouette chevêche *Athene noctua*, le Busard cendré *Circus pygargus* et le Busard Saint-Martin *Circus cyaneus*. La procédure mise en place permettant de sélectionner les modèles avec un mélange d'échelles spatiales est pour une grande part manuelle, mais nécessite pour chaque étape des temps de calcul raisonnables, en considération du nombre de covariables à tester. Cette approche est généralisable à toute espèce, et permet d'obtenir des modèles de distribution spatiale beaucoup plus réalistes en l'absence d'informations précises sur les distances de prospection alimentaire des espèces (Piorecky & Prescott, 2006). Cependant, pour limiter le risque de créer un très grand nombre de combinaisons (et de modèles), il est nécessaire de faire des choix cohérents et limités dans la gamme d'échelles définie *a priori*.

V.1.2.2 Limites liées aux covariables environnementales

La validité des modèles corrélatifs de sélection d'habitat, mais également des modèles mécanistes, va beaucoup dépendre de la pertinence biologique des covariables explicatives intégrées dans les modèles avant de sélectionner les covariables. L'utilisation de données environnementales exige de s'imposer certaines limites :

- La résolution temporelle des données environnementales varie selon les covariables utilisées. Il est nécessaire de tenir compte de l'échelle temporelle (hebdomadaire, mensuelle, saisonnière, annuelle) à laquelle les processus biologiques peuvent opérer. Pour cela, une connaissance de l'écologie des espèces étudiées est primordiale.

- La résolution spatiale va déterminer la finesse de la modélisation des habitats, mais cette résolution est d'abord dépendante de la résolution spatiale propre de chaque donnée. L'homogénéisation des résolutions de l'ensemble des données est nécessaire, et sera donc en général dépendante de la plus large résolution disponible. Aujourd'hui, beaucoup de données d'habitat en milieu terrestre sont disponibles à des échelles assez fines de l'ordre de la centaine de mètres pour les données Corine Land Cover utilisées par exemple. Selon l'échelle à laquelle nous devons modéliser l'habitat, il est nécessaire de penser au préalable à la résolution choisie pour les données. En effet, nous avons modélisé l'habitat des cigognes blanches à une résolution de 100 m, cependant, si notre zone d'échantillonnage avait été plus importante, comme à l'échelle de la France, il aurait alors fallu définir une résolution plus importante, de l'ordre du km. Du choix de la résolution dépendra également le temps de calcul nécessaire à l'estimation des modèles. De plus en plus de fonctions sont construites de manière à réduire ces temps de calcul tout en intégrant des données de plus en plus fines : la gestion des covariables dans les modèles était initialement complexe, et a nécessité l'écriture de fonctions spécifiques.
- Il peut y avoir un décalage entre les mesures d'un processus physique et leurs effets sur les niveaux trophiques les plus élevés. C'est ce qu'on appelle les possibles effets retard. Nous n'en avons pas tenu compte ici. Ces effets sont variables, allant d'un écart de quelques mois à quelques années. Ce sont principalement les réponses démographiques aux changements du climat qui ont mis ces effets retard en évidence (Stenseth *et al.*, 2002), avec des effets sur la survie ou le succès de reproduction d'espèces liés à des variations climatiques de l'année passée sur le temps présent par exemple (Jenouvrier *et al.*, 2006). Détecter ces effets n'est pas un phénomène aisé qui peut être mis en évidence avec les modèles utilisés. Pour pouvoir caractériser ces phénomènes, il serait nécessaire d'avoir une réelle connaissance de la dynamique spatiale et temporelle des proies en fonction des paramètres environnementaux.
- Enfin, l'incertitude concernant les effets des covariables environnementales dans les modèles de sélection d'habitat peut-être en partie intégrée à l'aide de modèles répliqués, ce qui permet de prendre en compte les variations possibles dans l'échantillonnage effectué.

V.2 Perspectives

Le travail de modélisation effectué dans cette thèse présente plusieurs intérêts en écologie. Il correspond à une approche plus comportementale et spatialement explicite de la sélection d'habitat densité-dépendante, en prenant en compte l'hétérogénéité de l'environnement à plusieurs échelles, permettant ainsi, de faire la lumière sur les mécanismes densité-dépendants à fine échelle. Ce travail permet également d'éclairer les processus liés aux comportements d'agrégation, qui sont difficilement mis en évidence autrement. La modélisation de la distribution et de la persistance des espèces est un domaine de recherche en plein développement depuis quelques années (Guisan & Thuiller 2005). Des études récentes, en comparaison aux modèles corrélatifs, soulignent l'importance de prendre en compte les traits des organismes pour mieux comprendre les mécanismes qui expliquent la distribution des espèces. (Kearney & Porter 2004 ; 2009). Ces informations permettent de mieux comprendre l'impact des changements climatiques et d'usage des sols sur les populations animales, qui sont d'un intérêt majeur aujourd'hui. Aussi, un travail de projection permettrait de prédire le devenir de la Cigogne blanche dans des zones humides à partir de la caractérisation et de la compréhension des mécanismes impliqués dans la sélection d'habitat densité-dépendante, et des conséquences des variations de l'habitat sur les traits démographiques identifiés lors du travail de cette thèse, et au travers des résultats des travaux antérieurs.

V.2.1 Améliorer la capacité de prédiction des modèles d'habitat par couplage avec des modèles de distribution des proies

Notre approche de modélisation de l'habitat a déjà un très bon pouvoir prédictif, en tenant compte de la densité des congénères, de l'échelle de sélection de l'habitat, et en considérant l'ensemble des variables habitat à fine résolution. Cependant, sans tomber dans l'excès de l'utilisation des covariables qui pourrait mener à des sélections de covariables au hasard, certaines informations pourraient améliorer la capacité de prédictions des modèles. Comme nous l'avons expliqué au point V.1.1.5, le grand manque de la majorité des modèles d'habitat concerne la distribution et l'abondance de la ressource alimentaire. Il est souvent difficile d'avoir cette information sur les proies, mais de plus en plus, des modèles d'habitat sont réalisés sur des espèces proies à partir d'échantillonnages de celles-ci dans leur milieu. Il est tout à fait concevable que l'habitat de l'écrevisse de Louisiane et des autres proies principales de la Cigogne blanche soit modélisé pour les marais charentais, de même que des échantillonnages permettraient d'obtenir des estimations de l'abondance des proies. Les sorties de ces modèles concernant les proies pourraient être utilisées comme covariables pour expliquer plus finement la distribution spatiale des cigognes blanches en période de reproduction.

V.2.2 Utilisation du modèle d'habitat

V.2.2.1 Validation

Aujourd'hui, pour valider les modèles d'habitat, la technique la plus couramment utilisée consiste à utiliser une partie du jeu de données pour prédire sur l'ensemble de la zone d'étude (cross-validation). Dans un avenir proche nous souhaitons valider notre modèle d'habitat en l'appliquant sur une autre zone de reproduction de la Cigogne blanche en France présentant des conditions environnementales similaires. Les marais du Cotentin et du Bessin en Basse Normandie (Manche et Calvados) abritent une population nicheuse consécutrice de cet oiseau (environ 140 couples nicheurs) installée depuis la fin des années 1970, où le suivi de la population est très proche de celui que nous effectuons (A. Chartier, communication personnelle). Nous envisageons donc de prédire la probabilité de présence des nids à partir de notre modèle de sélection d'habitat sur les données d'habitat CLC et BD TOPO de cette région, et confronter ensuite nos prédictions avec la distribution des nids observée sur le terrain. Ceci permettrait ainsi de valider la robustesse de notre modèle.

V.2.2.2 Prédiction futures

Une fois le modèle d'habitat validé il sera intéressant de faire des prédictions concernant la distribution future de cet oiseau en Charente-Maritime (et dans d'autres régions), en utilisant les scénarios issus des modèles climatiques développés par le GIEC (**Encadré 1** chapitre I) et les scénarios Corine Land Cover (CLC) fournies dans le cadre du projet européen ATEAM (Advanced Terrestrial Ecosystem Analysis and Modelling). Notre découpage des données habitat issues de la base de données CLC correspond en effet aux habitats définis dans la base de données ATEAM, à partir de laquelle il est possible de faire

Chapitre V. Conclusions et perspectives

des projections des changements de l'occupation des sols jusqu'en 2080. Nos résultats suggèrent qu'une diminution (augmentation)

des surfaces en prairies humides (agriculture intensive) aurait très certainement un effet négatif sur la population de cigognes blanches (réduction de sa distribution spatiale et/ou de ses effectifs). Cependant les effets détectés de la densité-dépendance sur la sélection de l'habitat de nidification compliquent de telles prédictions et nécessitent la prise en compte de ces mécanismes dans des modèles prédictifs. De plus il sera nécessaire de coupler ces modèles d'habitat à des modèles de dynamique de population intégrant explicitement les effets des conditions climatiques sur les zones d'hivernage. Ceci permettra éventuellement d'estimer la capacité d'accueil du milieu pour cette espèce.

Enfin, la forme et le type de relation entre l'environnement et la sélection d'habitat de la Cigogne blanche pourraient évoluer dans les années à venir. C'est pourquoi il est essentiel de poursuivre ce programme de suivi à long terme, afin de pouvoir être en mesure de détecter de la plasticité dans les réponses des individus, à savoir, des changements au niveau des stratégies de reproduction, d'alimentation et de comportement.

V.2.2.3 Extensions

Il serait très intéressant d'appliquer le même type de modèle de sélection d'habitat densité-dépendant sur d'autres populations de cigognes blanches en période de reproduction, pour comparer les covariables d'habitat sélectionnées, et les comportements d'agrégation mis en évidence ici. Comme on l'a vu, les cigognes nichent en colonie dans certaines régions plus qu'elles ne le font en Charente-Maritime et il pourrait être intéressant pour améliorer notre compréhension de la colonialité chez les oiseaux d'effectuer un tel travail de modélisation de la sélection d'habitat densité-dépendante dans des populations contrastées suivies longitudinalement.

Notre travail s'est focalisé sur les effets des variations spatio-temporelles du climat et de l'habitat pendant la période de reproduction. Cependant, la Cigogne blanche étant un oiseau migrateur les individus de notre population d'étude utilisent d'autres types d'habitat en dehors de la période de reproduction sur les zones d'hivernage et les zones de transit au cours de la migration. Il a notamment été montré que des oiseaux hivernent en Espagne et utilisent abondamment les décharges à ciel ouvert pour trouver des ressources alimentaires (Martinez Rodriguez, 1995). Par conséquent, la modélisation de la sélection d'habitat (éventuellement en prenant en compte les effets de densité) sur ces zones fréquentées par les cigognes en dehors de la période de reproduction permettrait d'améliorer notre compréhension de l'écologie de cette espèce et de sa dynamique.

V.2.3 Les effets de l'habitat sur la survie juvénile, le recrutement et la dispersion

On l'a vu, le site de nidification où naissent les jeunes cigognes va avoir un réel impact sur leur croissance et leur développement, affectant leur condition corporelle et le sexe ratio des nichées. Chez plusieurs espèces il a été montré que la survie juvénile, le recrutement ou

la dispersion des juvéniles sont fonction de la condition corporelle des jeunes à l'envol du nid (Naef-Daenzer *et al.*, 2001 ; Barbraud *et al.*, 2003 ; Wiens *et al.*, 2006). Il serait donc très intéressant de vérifier cette hypothèse chez la Cigogne blanche, et étant donné l'effet de l'habitat sur ce trait phénotypique, de tester l'effet de l'habitat sur ces traits démographiques. Il s'agira d'une étape importante pour la modélisation de la dynamique de cette population car survie juvénile, recrutement, dispersion et sexe ratio sont des paramètres contribuant directement au taux de croissance et à la dynamique d'une population (Caswell 2001). Nous envisageons ce type d'analyse dans un futur proche car le suivi démographique par capture-marquage-recapture de la population étudiée a d'ores et déjà permis d'obtenir de nombreuses informations sur le devenir des poussins après leur envol à partir desquelles il est relativement simple d'estimer la survie juvénile, le recrutement et la dispersion.



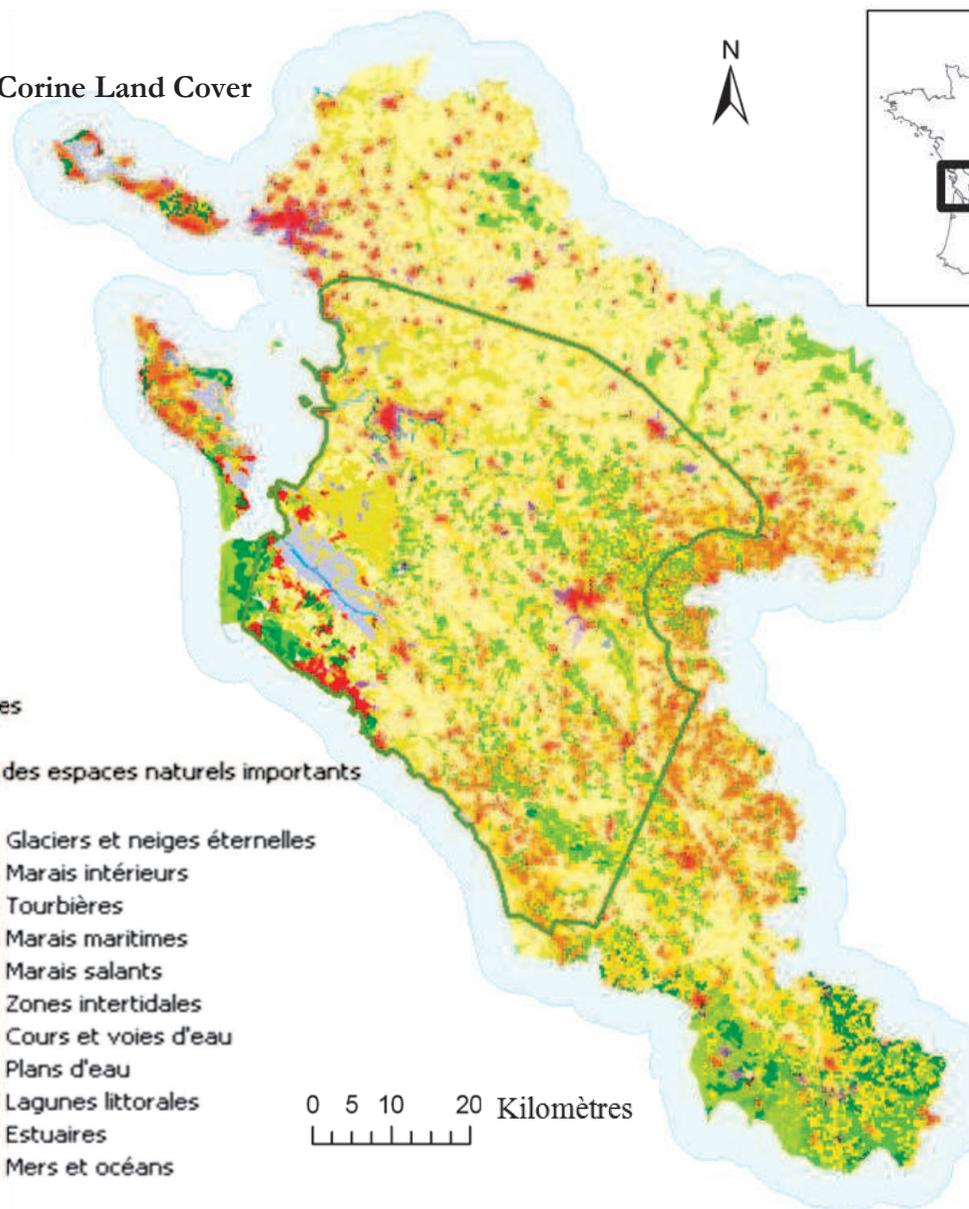
Annexe 1 : Tableau de la nomenclature Corine Land Cover et des groupes de variables utilisées pour traduire les variables d'utilisation du sol

Covariables habitats groupées	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3
Zone urbaine	1. Territoires artificialisés	1.1. Zones urbanisées	1.1.1. Tissu urbain continu
	1. Territoires artificialisés	1.1. Zones urbanisées	1.1.2. Tissu urbain discontinu
	1. Territoires artificialisés	1.2. Zones industrielles ou commerciales et réseaux de communication	1.2.1. Zones industrielles et commerciales
	1. Territoires artificialisés	1.2. Zones industrielles ou commerciales et réseaux de communication	1.2.2. Réseaux routier et ferroviaire et espaces associés
	1. Territoires artificialisés	1.2. Zones industrielles ou commerciales et réseaux de communication	1.2.3. Zones portuaires
	1. Territoires artificialisés	1.2. Zones industrielles ou commerciales et réseaux de communication	1.2.4. Aéroports
	1. Territoires artificialisés	1.3. Mines, décharges et chantiers	1.3.1. Extraction de matériaux
	1. Territoires artificialisés	1.3. Mines, décharges et chantiers	1.3.3. Chantiers
	1. Territoires artificialisés	1.4. Espaces verts artificialisés, non agricoles	1.4.1. Espaces verts urbains
	1. Territoires artificialisés	1.4. Espaces verts artificialisés, non agricoles	1.4.2. Equipement sportifs et de loisirs
Agriculture intensive	2. Territoires agricoles	2.1. Vignobles	2.1.1. Terres arables hors périmètres d'irrigation
Agriculture permanente	2. Territoires agricoles	2.2. Cultures permanentes	2.2.1. Périmètres irrigués en permanence
	2. Territoires agricoles	2.2. Cultures permanentes	2.2.2. Vergers et petits fruits
Agriculture hétérogène	2. Territoires agricoles	2.4. Zones agricoles hétérogènes	2.4.2. Systèmes culturaux et parcellaires complexes
	2. Territoires agricoles	2.4. Zones agricoles hétérogènes	2.4.3. Surfaces essentiellement agricoles, interrompues par des espaces naturels
Prairie	2. Territoires agricoles	2.3. Prairies	2.3.1. Prairies
Forêt	3. Forêts	3.2. Milieux à végétation arbustive et/ou herbacée	3.2.1. Pelouses et pâturages naturels
	3. Forêts	3.1. Forêts	3.1.1. Forêts et feuillus
	3. Forêts	3.1. Forêts	3.1.2. Forêts de conifères
	3. Forêts	3.1. Forêts	3.1.3. Forêts mélangées
Zone buissonnante	3. Forêts	3.2. Milieux à végétation arbustive et/ou herbacée	3.2.2. Landes et broussailles
	3. Forêts	3.2. Milieux à végétation arbustive et/ou herbacée	3.2.4. Forêt et végétation arbustive en mutation
Marais	4. Zones humides	4.1. Zones humides intérieures	4.1.1. Marais intérieurs
	4. Zones humides	4.1. Zones humides intérieures	4.1.2. Tourbières
Zone aquatique	5. Surface en eau	5.1. Eaux continentales	5.1.1. Cours d'eau et voies d'eau
	5. Surface en eau	5.1. Eaux continentales	5.1.2. Plans d'eau
Marais salants	4. Zones humides	4.2. Zones humides maritimes	4.2.1. Marais maritimes
	4. Zones humides	4.2. Zones humides maritimes	4.2.2. Marais salants
	4. Zones humides	4.2. Zones humides maritimes	4.2.3. Zones intertidales
Mer - Océan	5. Surface en eau	5.2. Eaux maritimes	5.2.1. Lagunes littorales
	5. Surface en eau	5.2. Eaux maritimes	5.2.2. Estuaire
	5. Surface en eau	5.2. Eaux maritimes	5.2.3. Mers et océans
Sol nu	3. Forêts	3.3. Espaces ouverts, sans ou avec peu de végétation	3.3.1. Plages, dunes et sable
	3. Forêts	3.3. Espaces ouverts, sans ou avec peu de végétation	3.3.2. Roches nues
	3. Forêts	3.3. Espaces ouverts, sans ou avec peu de végétation	3.3.3. Végétation clairsemée
	3. Forêts	3.3. Espaces ouverts, sans ou avec peu de végétation	3.3.4. Zones incendiées
	3. Forêts	3.3. Espaces ouverts, sans ou avec peu de végétation	3.3.5. Glaciers et neiges éternelles
-	2. Territoires agricoles	2.1. Terres arables	2.1.2. Périmètres irrigués en permanence
-	2. Territoires agricoles	2.1. Arable land	2.1.3. Rizières
-	2. Territoires agricoles	2.2. Cultures permanentes	2.2.3. Olivieraies
-	2. Territoires agricoles	2.4. Zones agricoles hétérogènes	2.4.1. Cultures annuelles associées aux cultures permanentes
-	2. Territoires agricoles	2.4. Zones agricoles hétérogènes	2.4.4. Territoires agro-forestiers
-	3. Forêts	3.2. Milieux à végétation arbustive et/ou herbacée	3.2.3. Végétation sclérophylle
-	1. Territoires artificialisés	1.3. Mines, décharges et chantiers	1.3.2. Décharges

Annexe 2 A : (cf. Nomenclature Annexe 1)

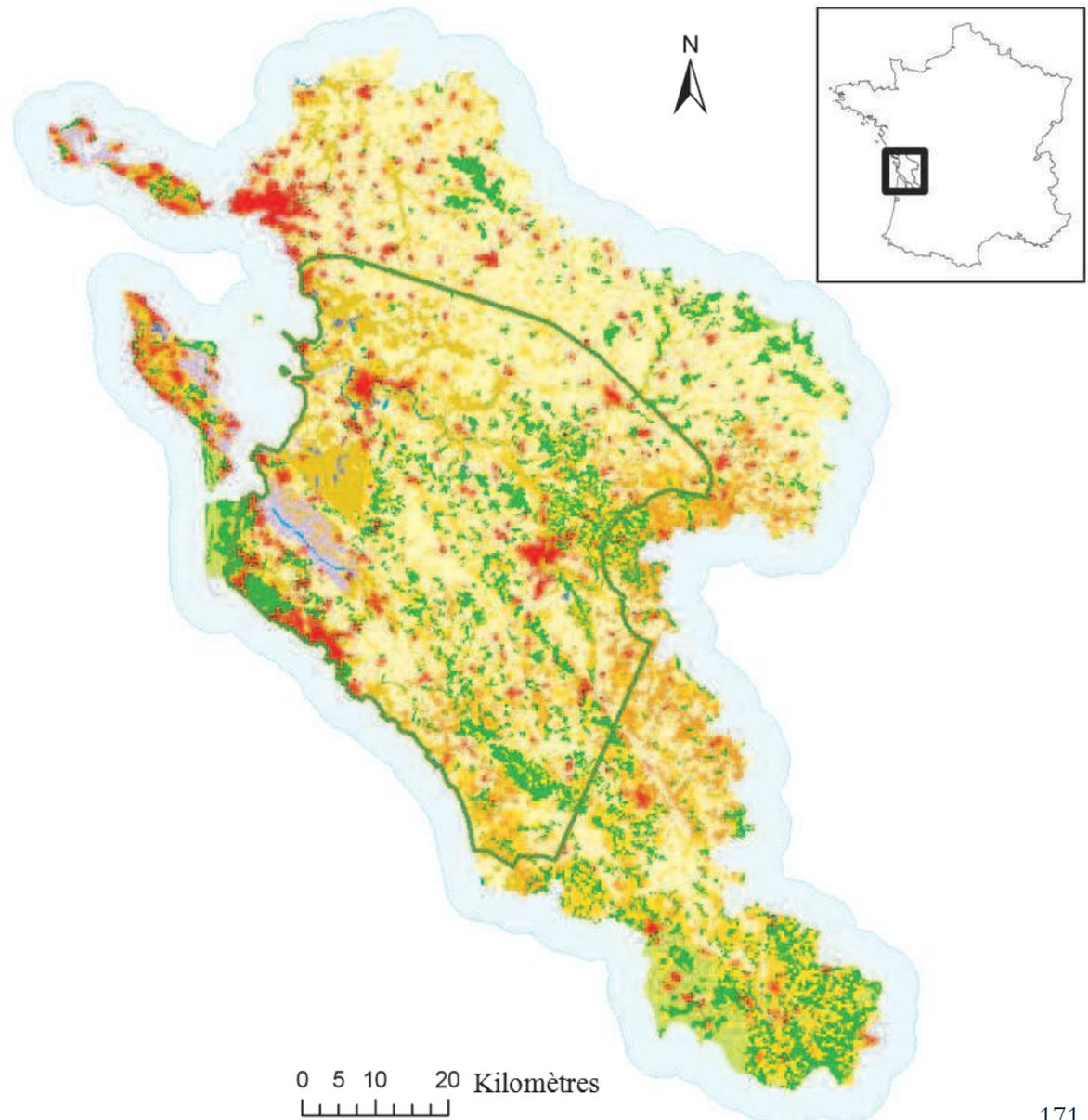
44 Habitats différents issus de la base de données Corine Land Cover

- 111 : Tissu urbain continu
- 112 : Tissu urbain discontinu
- 121 : Zones industrielles et commerciales
- 122 : Réseaux routier et ferroviaire et espaces associés
- 123 : Zones portuaires
- 124 : Aéroports
- 131 : Extraction de matériaux
- 132 : Décharges
- 133 : Chantiers
- 141 : Espaces verts urbains
- 142 : Equipements sportifs et de loisirs
- 211 : Terres arables hors périmètres d'irrigation
- 212 : Périmètres irrigués en permanence
- 213 : Rizières
- 221 : Vignobles
- 222 : Vergers et petits fruits
- 223 : Oliveraies
- 231 : Prairies
- 241 : Cultures annuelles associées aux cultures permanentes
- 242 : Systèmes culturaux et parcellaires complexes
- 243 : Surfaces essentiellement agricoles, interrompues par des espaces naturels importants
- 244 : Territoires agro-forestiers
- 311 : Forêts de feuillus
- 312 : Forêts de conifères
- 313 : Forêts mélangées
- 321 : Pelouses et pâturages naturels
- 322 : Landes et broussailles
- 323 : Végétation sclérophylle
- 324 : Forêt et végétation arbustive en mutation
- 331 : Plages, dunes et sable
- 332 : Roches nues
- 333 : Végétation clairsemée
- 334 : Zones incendiées
- 335 : Glaciers et neiges éternelles
- 411 : Marais intérieurs
- 412 : Tourbières
- 421 : Marais maritimes
- 422 : Marais salants
- 423 : Zones intertidales
- 511 : Cours et voies d'eau
- 512 : Plans d'eau
- 521 : Lagunes littorales
- 522 : Estuaires
- 523 : Mers et océans



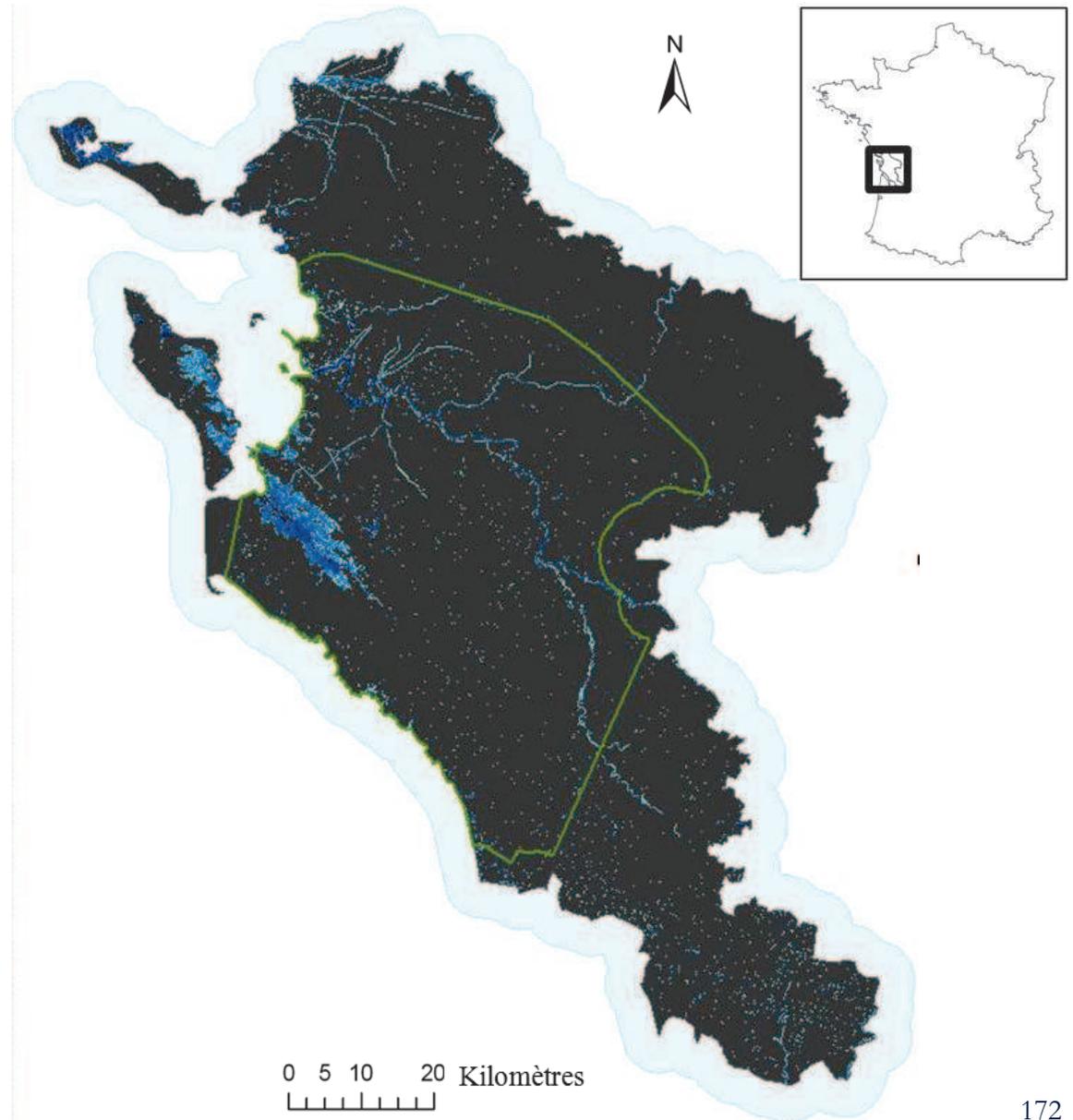
Annexe 2 B : (cf. Nomenclature Annexe 1)

Regroupement des 44 habitats de la base de données Corine Land Cover en 12 covariables d'habitats utilisées pour les modèles.



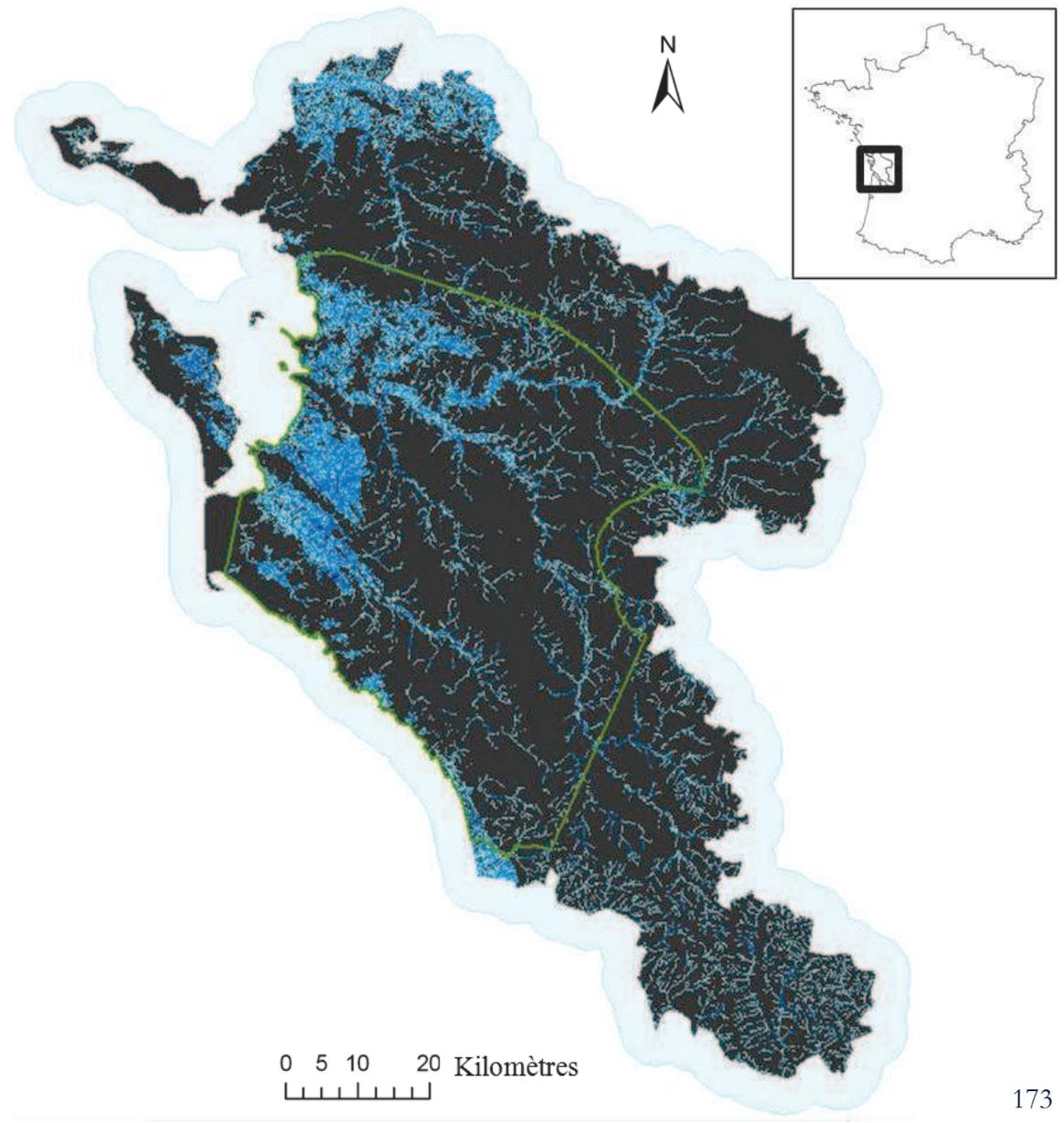
Annexe 2 C :

Covariable d'habitat « Surface en eau » (cf. Tableau II.1) de la base de données Topographie (BD Topo) utilisée pour les modèles.



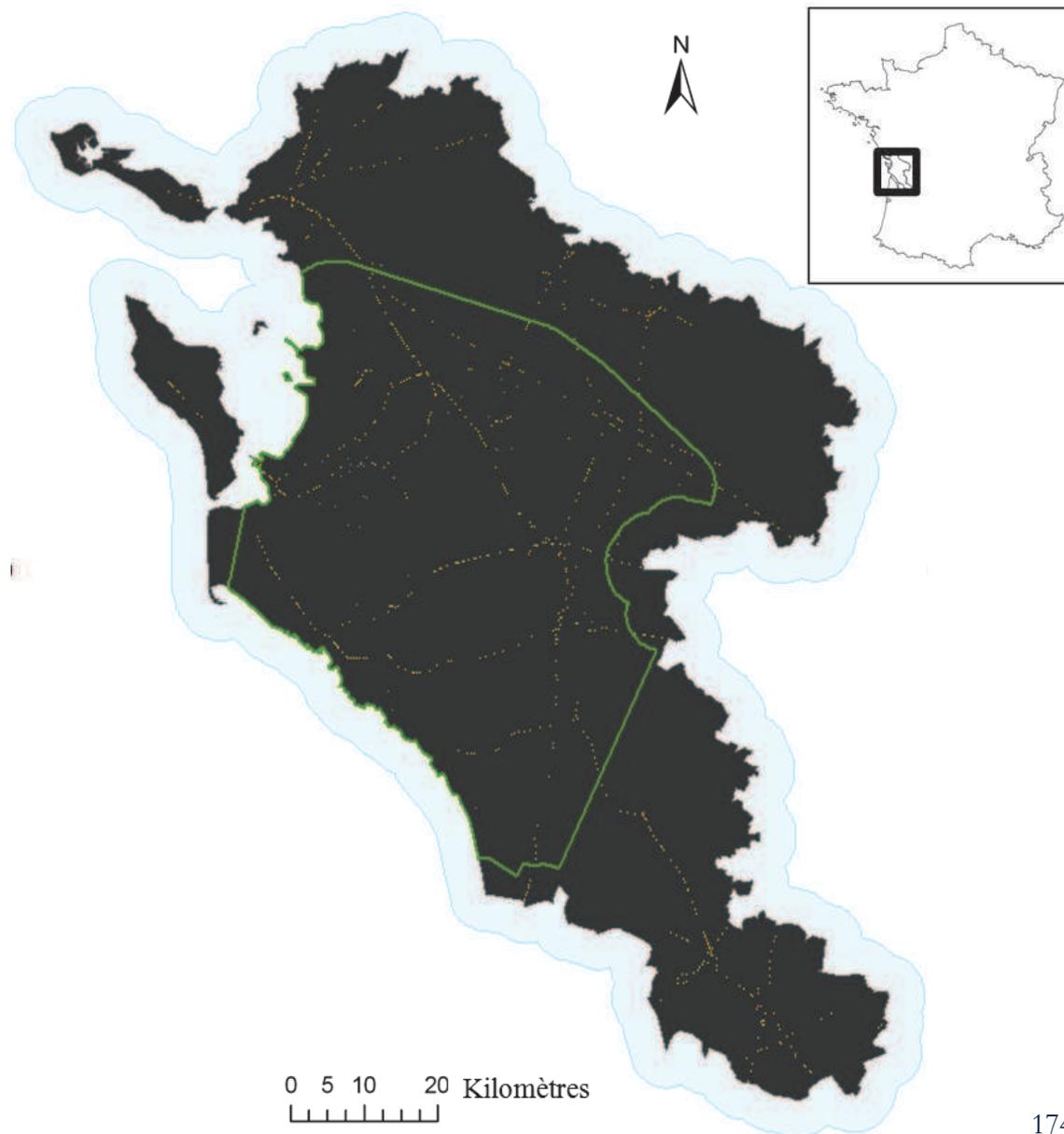
Annexe 2 D :

Covariable d'habitat « Fossés » (*cf.* Tableau II.1)
de la base de données Topographie (BD
Topo) utilisée pour les modèles.



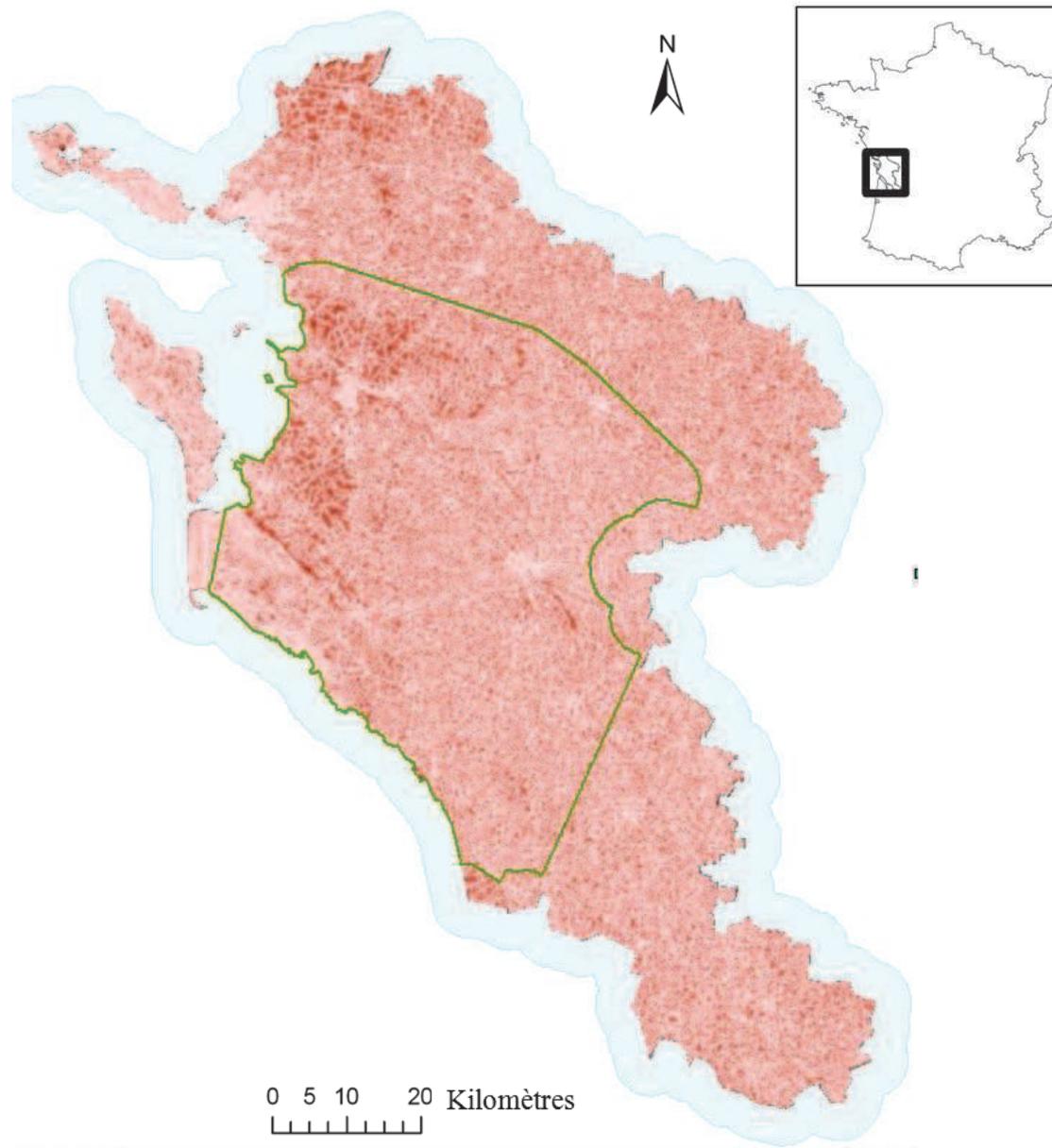
Annexe 2 E :

Covariable d'habitat « Pylônes » (cf. Tableau II.1) de la base de données Topographie (BD Topo) utilisée pour les modèles.



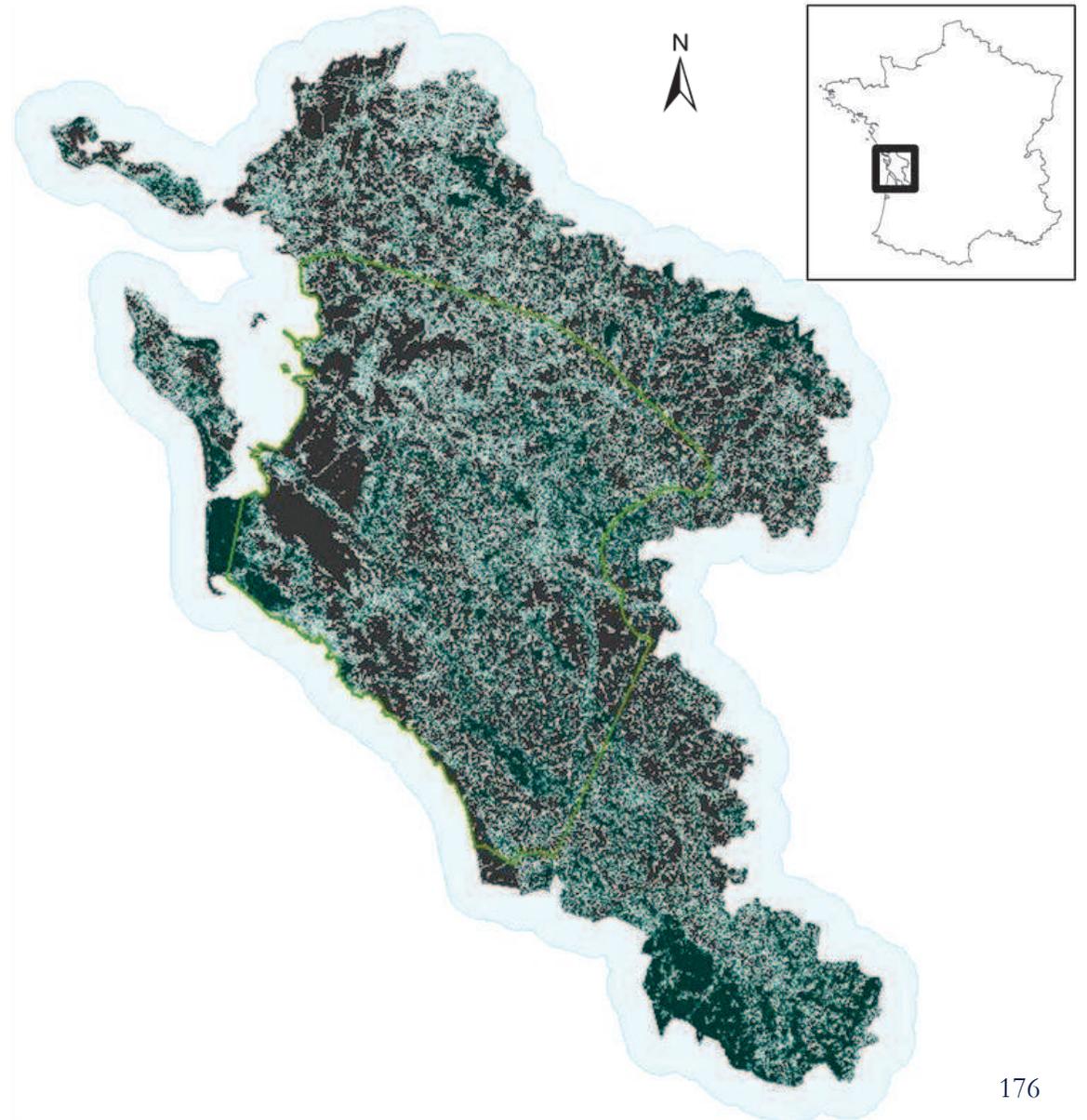
Annexe 2 F :

Covariable d'habitat « Eloignement des routes » (cf. Tableau II.1) de la base de données Topographie (BD Topo) utilisée pour les modèles.



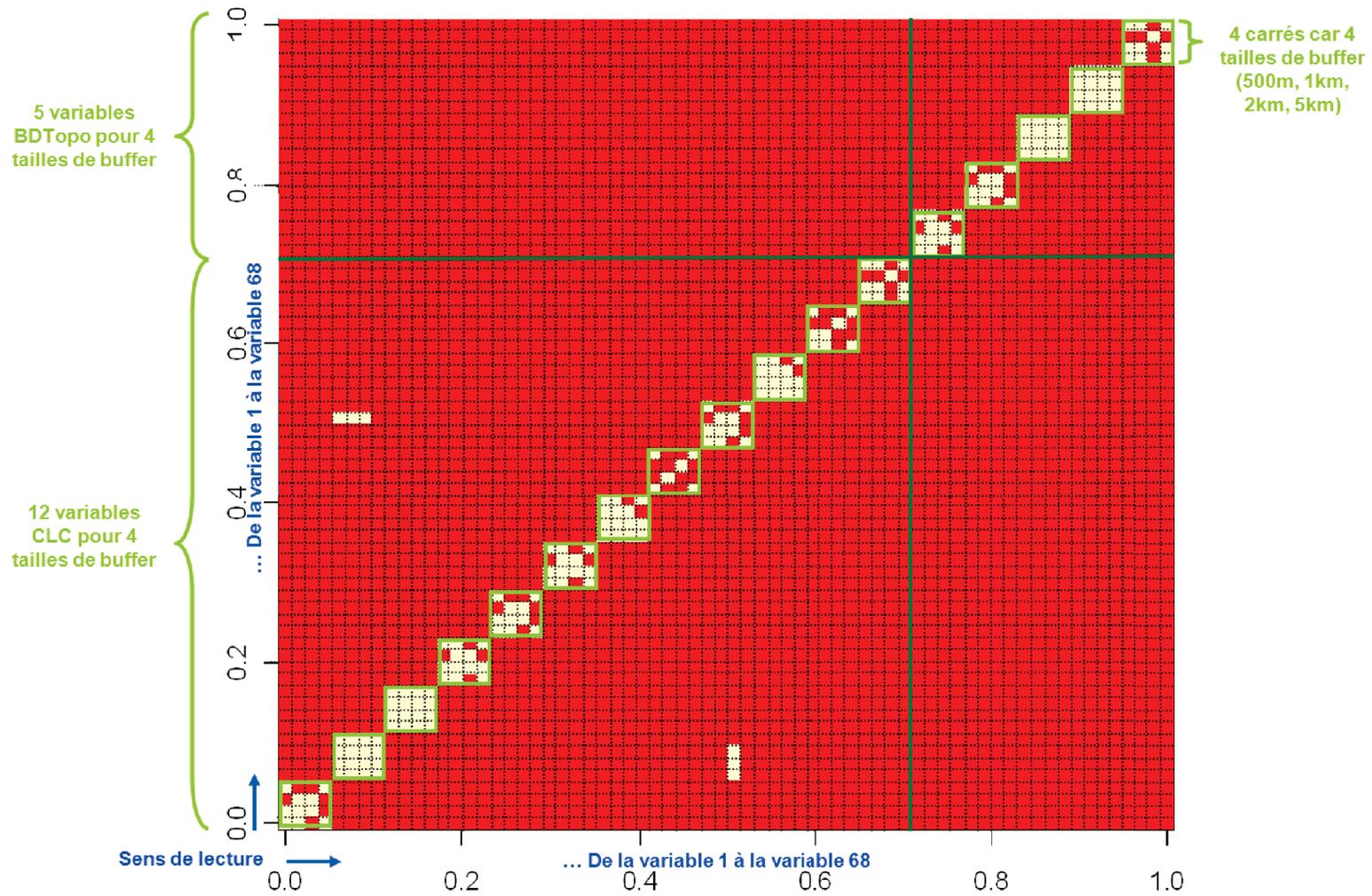
Annexe 2 G :

Covariable d'habitat « Végétation » de la base de données Topographie (BD Topo) utilisée pour s'assurer que les points de sites de nidification non sélectionnés sont bien générés aléatoirement sur des zones où un support est disponible pour un nid de Cigogne blanche.

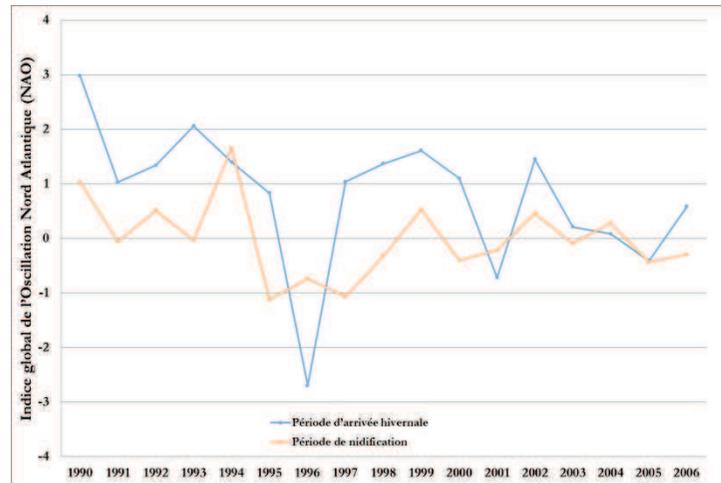
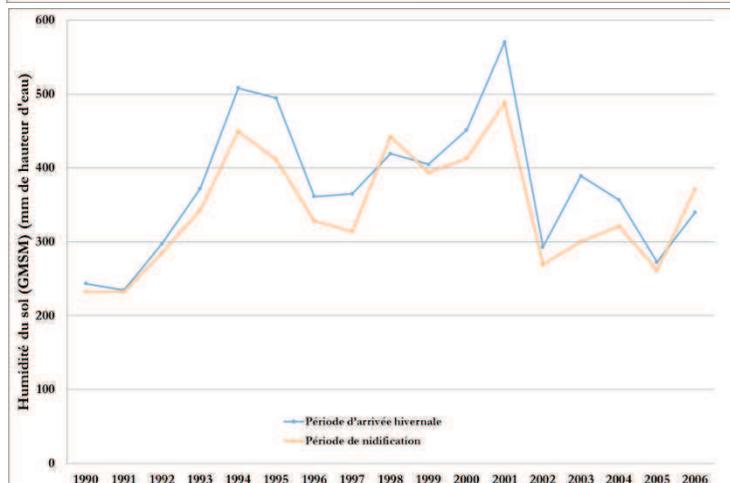
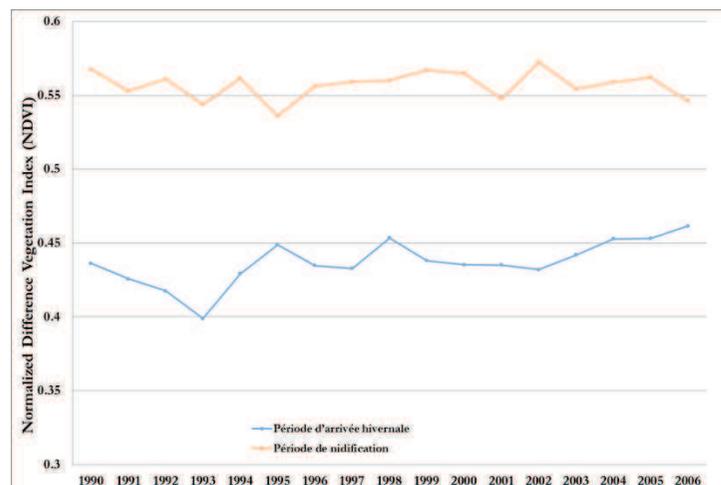
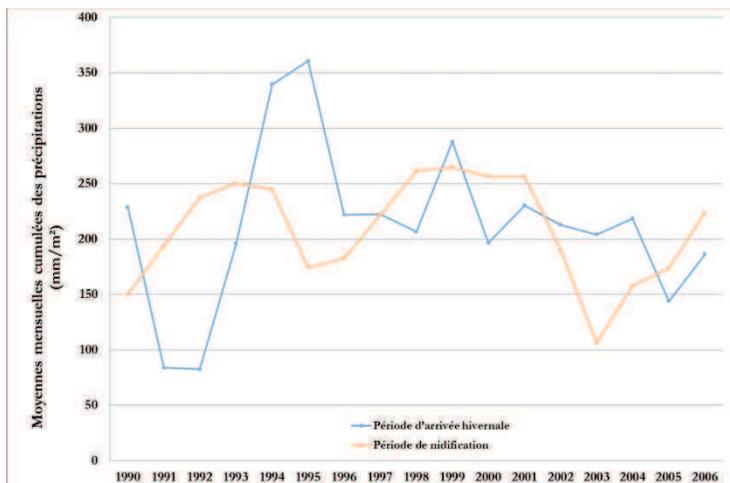


Annexe 3 : Aide à la lecture d'une matrice de corrélation : exemple pour une matrice à 68 covariables (17 groupes de covariables) pour une année donnée

Matrice de corrélation (>0,7)



Annexe 4 : Tendance des indices climatiques de précipitation moyenne mensuelle cumulée (en haut à gauche), d'humidité du sol GSMS (en bas à gauche), d'indice locale de productivité primaire NDVI (en haut à droite) et de l'indice d'Oscillation Nord Atlantique NAO (en bas à droite)



Evidence for Density-Dependent Habitat Selection at Varying Scales in an Expanding Bird Population

Hélène Gadenne^{1,*}, Thomas Cornulier², Cyril Eraud³, Jean-Claude Barbraud⁴ and Christophe Barbraud¹

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Villiers-en-Bois, France, ² Institute of Biological Biological and Environmental Sciences, Zoology Building, Tillydrone Avenue, University of Aberdeen, Aberdeen AB24 2TZ, UK, ³ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Station de Chizé, 79360 Villiers-en-Bois, France, ⁴ 4 impasse du Vignaud, La Nougérée, 17770 Bercloux, France

Funding: H. Gadenne was supported by a grant from CNRS INEE / Région Poitou-Charentes. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript

Competitive Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* gadenne@cebc.cnrs.fr

Density-Dependent Habitat Selection

Abstract : Understanding factors shaping the spatial distribution of animals is crucial for the conservation and management of wildlife species. Ideal distribution theory suggests that as population density increases, a larger proportion of the population will settle in suboptimal habitats if the preferred habitats are limiting. We test this hypothesis at varying spatial scales in an increasing white stork *Ciconia ciconia* population using a long term dataset in western France. During a 16 years study period, the breeding population density increased from 0.66 nests.100 km⁻² to 6.6 nests.100 km⁻², representing a 10-fold increase in density. Our findings show that settlement probability of storks was mainly positively affected by grasslands located near wetlands at the beginning of the colonisation of the area. However, we show that the apparent selection for the initially preferred habitats disappeared as stork density increased. At the same time, the apparent selection for initially less favoured habitats had increased in agreement with theory. Areas with intensive or moderately intensive agriculture were extremely unlikely to be occupied by breeding white storks. Moreover, modelling density dependent habitat selection at various spatial scales revealed a consistent choice of scales according to foraging habitat variables across time. Our results suggest that snapshot analyses of resource selection in populations at high density may be misleading for population conservation or management. In contrast, our longitudinal approach to resource selection can be a valuable tool for understanding resource limitation.

Introduction

Habitat selection is a key process determining the distribution and abundance of wild populations [1]. Because habitat selection has profound consequences on individual performances and ultimately fitness [2,3], examining variation in habitat selection in wild populations is crucial to better understand the factors shaping their spatial distribution. A general theoretical principle is that preferences for certain quality of habitats should

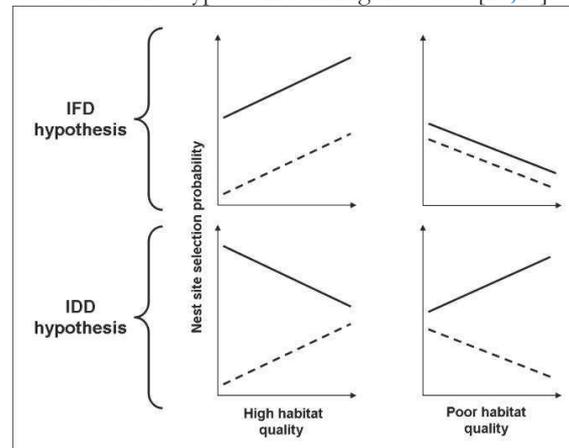
mirror their fitness returns [4]. Understanding mechanisms governing spatial distribution of individuals is therefore critical to the conservation and management of wildlife species [5]. Assuming that habitat quality is spatially heterogeneous and that individuals are searching for high-quality patches to maximize their fitness, evolutionary models of breeding habitat selection postulate the alternative concepts of the ideal free distribution (IFD) and the ideal despotic distribution (IDD) [6,7]. According to the IFD concept, individuals are free to move among sites. Movements occur in

direct proportion to the availability of food resources among habitat patches, and average fitness at equilibrium is equalized across habitats by density dependence. According to the IDD concept, some individuals are able to occupy first and defend the best habitats, forcing others to settle in lower-quality habitats with lower fitness returns.

Until recently habitat selection theory focused on equilibrium conditions, neglecting situations where the habitats are not saturated by individuals [e.g. 8,9]. However, *in natura*, many wildlife populations are not in equilibrium. Habitats may not be saturated when populations are declining [10] or when populations are expanding their geographic range [11]. The case of invasive species is a typical example of increasing populations whose geographic range is expanding [12,13]. Relatively little attention has been paid to density-dependent habitat selection in wild populations in non-equilibrium conditions [14]. At high densities, according to the IDD hypothesis, new settlers in philopatric species which exhibit a flexible territoriality are forced by competitive exclusion to settle in suboptimal habitats [15,14]. Conversely, in populations at low density which suffer Allee effects, Green and Stamps [16] showed that it is more advantageous for individuals to clump with conspecifics rather than exploring suitable habitats during long time periods, because settlement costs reduce or eliminate patch switching. Understanding habitat selection at varying densities is necessary to successfully predict the distribution of individuals in threatened populations [17], or to predict the impact of climate change on the distribution of populations using species distribution models, which generally assume equilibrium conditions between species distributions and current climate [18]. Hence, studying density-dependence in habitat selection is challenging since fine and long term monitoring of populations are needed. Most studies of density dependent habitat selection are based on transversal monitoring of several populations with different densities [19]; i.e. comparing habitat selection along a gradient of populations of various densities, but with populations occupying a similar type of habitat. Studies based on longitudinal monitoring of habitat selection and population densities are rare, and are often based on large scale censuses making it difficult to characterize 'habitat at a correct scale both geographically and in terms of habitat resolution' [20]. It consists in comparing habitat selection at various time intervals within a same population at various densities in the same geographic area. Furthermore, lacking are studies investigating density dependent habitat selection at varying spatial scales with fine resolution.

In this study, we attached importance to longitudinal monitoring of habitat selection to study density-dependent habitat selection in an expanding population of breeding white storks *Ciconia ciconia* monitored by a long-term survey (28 years). This population is far from density-dependent

equilibrium, with an average annual population growth rate of $\approx 19\%$ [21]. The white stork is known to have two contrasted types of nesting habits, colonial nesting with several near nests [22] or isolated territorial nesting [23]. In the study area, the population was itself newly settled with 100 % of isolated nests until the year 2000 (average distance between nests = 1.9 ± 1.7 km). Despite the settlement of a first colony in 2000 (one tree with two nests) and up to four in 2006 (12, 5, 5 and 3 nests), the majority of nests in the study area (98 % in 2000 and 86 % in 2006) remained isolated with a territorial behaviour. The territorial behaviour of white storks during breeding [24], with pairs defending the nest-site and its surroundings at the beginning of occupancy and throughout the breeding season [25], led us to predict that they would follow an IDD rather than an IFD because dominant individuals should gain access to higher quality territories. Previous work on this population and others suggested that fecundity was negatively related to population density [21,26] and differed between habitat types surrounding nest sites [21,27].



The overwhelming majority of nests in the study area are isolated. Given the extremely low number of pixels with more than one nest we did not attempt to run analyses using numbers of nest instead of presence-absence data. We analysed the probability of selecting a nesting site with respect to habitat characteristics in three years corresponding to different population densities. Habitats were assumed to have different qualities, and it was implicitly assumed that habitat quality corresponded to a proxy of the abundance of food resources. Indeed no data were available describing the temporal and spatial variation in abundance of preys consumed by storks. We then assessed the evidence for density-dependent habitat selection by testing for interactions between habitat characteristics and breeding densities. Under the IDD hypothesis (Fig. 1), with an increasing breeding density and the territorial behaviour of white storks (implying that some individuals were able to mobilize resources and prevent others from exploiting them), we predicted that habitats should be sequentially occupied by white storks according to their quality,

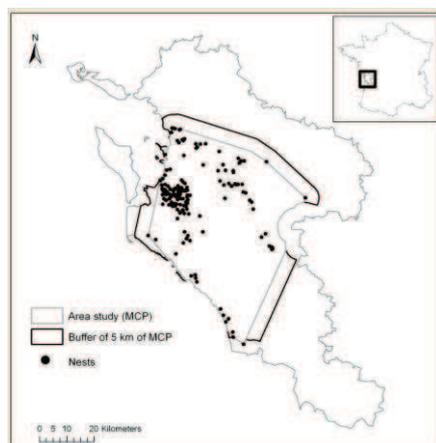
highly favourable habitats being occupied first (by the more-dominant birds) and less favourable ones being occupied as density increased (less-dominant birds would be relegated in these less favourable habitats). At low density, the probability of selecting a nesting site should increase with the proportion of favourable habitat. When density increases individuals are forced to settle in other habitats. We thus expected a negative (positive) relationship between density and the slope of the relationship between the proportion of favourable (unfavourable) habitats and the probability of selecting a nesting site. Under the IFD hypothesis (Fig. 1), as under the IDD hypothesis, highly favourable habitats should be occupied first and less favourable ones be occupied as density increased. Thus, at low density, we expect the same type of relationship than under the IDD hypothesis. However, when density increases, it is assumed that individuals are free to settle in the place of their choice with an ideal judgment of the habitat's suitability and without dominance effects. Therefore individuals still settle in favourable habitats and we do not expect a negative relationship between nesting probability and the proportion of favourable habitat. We can also expect a saturation of the probability of selecting a nesting site when the proportion of some habitats reaches a threshold, due to a possible aggregative behaviour in these habitats in the absence of other suitable habitat.

Materials and Methods

Ethics Statement

This study did not necessitate the capture or handling of protected or endangered animals. All data about present/absence of nests were collected by observation at distance using binoculars and spotting scope. No specific permits were required for the described field studies. No specific permissions were required for these activities, which were not conducted on privately-owned or protected areas.

Study area and population monitoring



The study is based on field surveys conducted from 1978 to 2006 over a 2724 km² area located in Western France (Charente-Maritime, 45.5°N, 1.0°W, Fig. 2). In this area the landscape is a complex mosaic of agricultural, forest, grassland, wetland and urban patches. The climate is under oceanic influence, with rainy winters (annual values: 750 to 950 mm) and mild temperatures (averages: 5°C in winter, 20°C in summer). The altitudinal gradient is weak ranging from 0 m to 173 m a.s.l.

In 1978 we began a long-term demographic study of white storks following the establishment of a new population [28]. The first nests of breeding white storks were built in trees, surrounded by damp meadows and pastures with irrigation ditches [29]. Because of the scarcity of trees favourable for white stork nests, artificial nest sites were placed in the study area between 1980 and 1996, each year during winter [21]. During this period the number of artificial nest-sites was always greater than the number of occupied nest-sites and it was therefore assumed that nest-site availability was not a limiting factor for white storks that intended to breed [21]. From 1996 few new artificial nests were built. This has not prevented white storks from using natural or other man-made structures (e.g. electric pylons) to nest. Between the 1980s and the 2000s the proportion of nests built on man-made structures (artificial nest-sites, electric pylons, and buildings) decreased from 90 to 53%, whereas on trees it increased from 10 to 47% (Barbraud unpublished data).

Each year, two to three observers surveyed quasi-exhaustively (white stork nests are readily detectable due to their large size) all white stork nests that were occupied at least once in previous years, and all locations that could potentially support white storks. Each nest was visited every one or two weeks during the breeding season (from February to June) and its status (occupied by breeding birds or not) recorded every year. The philopatric behaviour of this population combined with the intensive monitoring of white storks in the area for demographic studies (thanks to a large observer network) has allowed virtually all breeding pairs to be located until the early 2000s [30]. Thereafter we estimated that less than 2% of nests were missed.

During the breeding season white storks forage in natural and agricultural meadows, temporary and permanent ponds, and occasionally in crop fields [25]. In the study area it feeds mainly on insects, crustaceans, anurans and micro-mammals [31].

Habitat data

To model habitat selection of breeding white storks we used 13 habitat covariates that may influence the probability of selecting a nesting site (Table 1). Habitat covariates corresponding to land use were derived from the Corine Land Cover (CLC) digitized database [Union européenne – Le Service de l'Observation et des Statistiques (SOeS), Corine

Land Cover, 2006] available for the years 1990, 2000 and 2006. To limit the number of habitat covariates we pooled some of the habitat categories as defined in the CLC database, and reduced the 44 land use types of the CLC database to nine land use variables chosen for their relevance to the ecology of white storks (Table S1). Habitat covariates describing salt marshes, sea and bare ground habitats were excluded since they were either irrelevant for breeding white storks or were highly correlated (Pearson's $r > 0.7$) with other variables of interest. Topographic habitat variables (water area, length of water bodies, distance to roads, hedges and tree lines) were extracted for the year 2006 from BD TOPO® Version 2 [Institut Géographique National (IGN), 2011] (Table 1). Habitat data were derived at a spatial resolution of 100 m, which offered both sufficient precision and acceptable computation time, using ArcGIS Desktop 9.3.1. A 5 km buffer zone around the study area was added to take into account maximum foraging distances (Fig. 2, black polygon). We assumed that topographic variables remained nearly unchanged from 1990 to 2006 because they represent stable infrastructure elements of the landscape. Also, we assumed that each nest support remained unchanged between 1990, 2000 and 2006 for the following reasons: power lines and pylons (which are used as nest supports) were established before 1990 in the area; since white storks need relatively large and old trees to build their nest we considered that a tree supporting a nest in 2006 was a potential nest site in 1990; all supports used as nesting sites in 1990 and 2000 were still present in 2006.

Breeding white storks are central-place foragers and both the quality of the foraging patches and the distance from the nest are expected to be important to supply nestlings with food [23]. Foraging distance usually averages 1 to 2 km and does not generally exceed a radius of 5 km around the nest [32,23,26]. In order to cover the range of foraging distances, the area of each habitat (or total length for linear features) was calculated within four circular buffers (500, 1000, 2000 and 5000 m radius) around each nest site location and around a set of random points generated within the study area.

Overall, the CLC dataset allowed to define that habitat within the study area was dominated by intensive agriculture ($\approx 50\%$ of the area), pastures ($\approx 6\%$) and forests ($\approx 6\%$) without major changes between 1990 and 2006. This was validated by Wilcoxon tests for each covariate and between pairs of years (Table S2). The proportion of habitat according to buffer size, year and nest site selection is shown in Table S3.

Modelling the probability of selecting a nesting site

Analyses were based on the comparison of habitat characteristics at the random points and at the nest site locations using a grid structure

containing all the data points (sites selected and not selected). For the models, we used 1 000 generated points drawn at random from the centroids of the grid cells. The spatial distribution of nests was modelled independently for each year where covariates were available (1990, 2000 and 2006) in order to assess inter-annual variations in the spatial distribution process [33]. Habitat selection studies are sometimes controversial because of the definition, understanding, interpretation and influence of the sampling design used [34]. Our sampling design was close to the case-control design described by several authors [34,35,36], the only difference being that we did not sample in the sites not selected. In our case, we took into account all selected sites for a given monitored year and just sampled within the sites not selected where we were sure that no white stork nest was present. Furthermore, we sampled the sites not selected in pixels which had physical structures to build nests (mainly trees).

Analyses were carried out using logistic regression with function 'glm' in R 2.13.1 (R Development Core Team 2011 and contributors worldwide [37]) to contrast habitat proportions in buffers surrounding points where nesting sites were selected with the set of random points. We first tried to estimate logistic regression parameters using maximum likelihood. However, separation issues arose in the case of models in 1990 and 2000, that is, some combinations of covariates had only zeros or ones but not both. Separation is a well-known problem in logistic regression, and the usual fix is to remove the covariate, which is not optimal. Recently, Gelman et al. [38] proposed a Bayesian solution to fix separation issues. Their core idea is to use a weakly informative prior on regression parameters as a regularization device to obtain sound posterior estimates. Their default choice is a prior from the Student-t family, including the Cauchy distribution. These priors are heavy tailed, meaning that they can accommodate extreme observations much better than a normal prior. These priors effectively shrink extreme observations towards the prior mean, unless the information in the data is overwhelming. In other words, the prior acts as a regularization device, effectively smoothing noisy estimates when there is little information, and giving way to the data if data are informative (see [38] for more details). We thus used the R package "arm package 1.4-13" with the function bayesglm (R Development Core Team 2011 [37]) that implements the Cauchy prior as a default.

We defined as "covariate group" covariates describing the same habitat information [e.g. "AgriPast" (Tables 1 and S1) corresponding to grassland and natural pasture] for different buffer radius (e.g. in the covariate group "Agripast", we find the four covariates "AgriPast at 500m", "AgriPast at 1000m", "AgriPast at 2000m" and "AgriPast at 5000m"). Because of the important number of habitat covariates and because they were

correlated within a group, we manually performed a forward selection procedure, based on the Akaike Information Criterion (AIC, Akaike 1973). Thus, only one covariate within a given buffer scale among a given covariate group can be retained in a given model. This allowed to identify the scale (buffer radius) at which a habitat characteristic best explained the data. In the first step, each covariate was considered one by one without accounting for covariate group membership, and the selected covariate (lowest AIC) was retained in the model. In the following steps, all the remaining covariates were iteratively considered for addition, except those from covariate groups already present in the model. This procedure continued until the model with the lowest AIC was found. For each covariate both linear and quadratic functions were allowed to assess the possibility of optimum habitat conditions being selected by the birds. For all years, covariates “AgriPerm” and “Nude soil” at 500m radius, and covariate “Nude soil” in 2000 and 2006 at 1000 and 2000m respectively were log-transformed in order to homogenize their spread. All covariates were standardised (independently for each year) in order to compare their corresponding slope estimates.

In order to check the robustness of the procedure and representativeness of the sample we replicated each model for three different draws of 1 000 random points and only retained the covariates which were selected in two model outputs within the three subsamples for a same year (Table 2). We created maps of probability of selecting a nesting site for 2000 and 2006 by taking the average of the predicted probability per pixel for the three model replicates for each year for each 100 m pixel. Since only a subsample of the pixels was used to build the models (1000 random points + all the nest points in the year of interest), we corrected the predicted probability of selecting a nesting site per pixel using the following formula:

$$\text{Pred}_{st} = \text{Pred} \times \frac{N_{\text{model}}}{N_{\text{tot}}}$$

where Pred_{st} is the corrected probability of selecting a nesting site, Pred is the prediction from the model, N_{model} corresponds to the number of selected nesting sites, and random points (sites not selected) used in the model, N_{tot} corresponds to the total number of cells in the study area. Note that, as for most habitat models, this gives a relative index of habitat suitability for the overall study area and habitat types encountered, and for a certain population density (the gradient of density observed in our study population).

Finally, we used the proportion of deviance explained by the model as an analogue to the R^2 statistic [39].

Testing for density-dependent habitat selection

The large differences in breeding population size between 1990, 2000 and 2006 in the

study area allowed us to test for density-dependent habitat selection. This was achieved by pooling the data from the three years together and by assessing support for interactions between population density (according to years) and habitat variables.

We modelled the probability of selecting a nesting site using logistic regression and started with a model which included as predictor variables: 1) $\log(\text{population density})$ in order to account for differences in the average probability of selecting a nesting site per cell between years due to the change in total population size. The log function was necessary in order to linearise the effect of density on the logit scale used to model the probability of selecting a nesting site. Population density was defined as the number of nests divided by the surface of the study area; 2) all habitat covariates selected at least once in each of the habitat models performed for each year (1990, 2000, 2006) independently. When a different spatial scale was selected for a given habitat covariate in different years, we used the median spatial scale; and 3) the interaction between $\log(\text{population density})$ and each of the above habitat covariates.

We then fitted binomial models using a backward stepwise selection procedure and AIC to simplify the model while systematically testing for the interaction between habitat and $\log(\text{population density})$. The starting model had 25 explanatory variables [12 habitat covariates and the $\log(\text{population density})$] including 12 interactions. Following this step, we refined the selection of the spatial scales by selecting for each variable retained in the model the spatial scale (from 500 to 5000 m) that produced the model with the lowest AIC. We then carried out a final forward stepwise selection procedure in order to ensure that no habitat covariate had been missed out in the previous steps. The model selected after these procedures was the final model. From this final model we quantified the magnitude of quantitative (‘density’) vs. qualitative (‘year’) variable to characterize the change in density using an analysis of deviance [40].

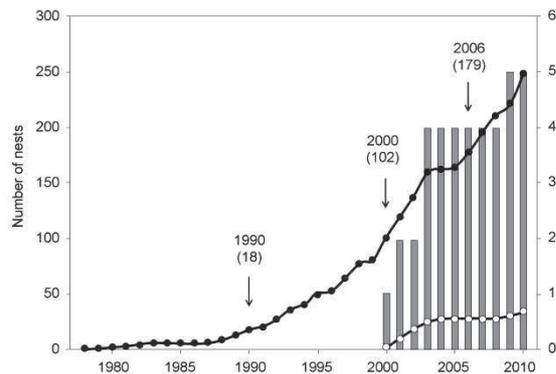
Spatial autocorrelation

Generalized linear models are based on the assumption that the values of observations in each sample are independent of one another, an assumption that can be violated by spatial autocorrelation [41,42]. Because accounting for spatial autocorrelation within each model was too computationally intensive, this was only included after the final step of model selection in order to check that there was no autocorrelation in the residuals after accounting for habitat availability. To include the potential effects of spatial autocorrelation in all the final models for each year and for all years combined with density-dependent interactions we used the function “`glmmPQL`” from the “MASS package 7.3-14” library in R (Venables & Ripley, 2002, R Development Core Team 2010 [37])

and assuming a spherical correlation structure [43]. Since models taking into account spatial autocorrelation cannot be compared with the final model fitted previously using the function `glm` (the `glmmPQL` function does not allow the calculation of an AIC), we compared the slope coefficients of the selected covariates and their statistical significance [44,45]. The standard errors of the slope coefficients obtained from the model without spatial autocorrelation were corrected by a variance inflation factor [46].

Results

Population trend



Within the study area, the white stork population increased from 1 in 1978 to 179 breeding pairs in 2006, and this trend continued further up until 2010 (Fig. 3). This corresponded to an increase in nest density from 0.66 nests.100 km⁻² in 1990, to 3.7 nests.100 km⁻² in 2000 and 6.6 nests.100 km⁻² in 2006. This represented a 10-fold increase in density between 1990 and 2006. In addition, Fig. 3 shows the settlement of the first breeding colony of white storks (i.e. >1 nest situated in a single tree or in trees separated by a few meters) in the study area in 2000. Before 2000 nests were isolated. Since then the number of colonies and number of nests per colony increased. The first colony in 2000 counted two nests against 25 nests in 2006 for four colonies.

Effect of habitat variables on the probability of selecting a nesting site

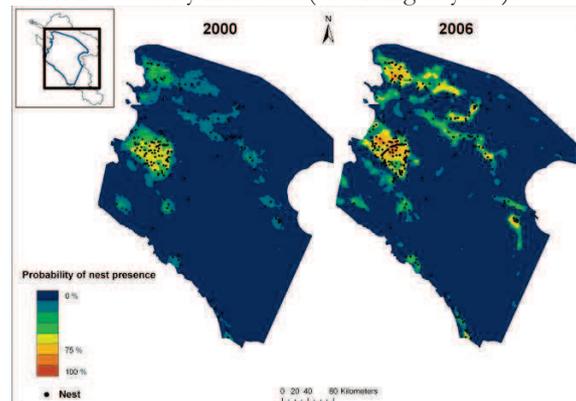
For each year, the probability of selecting a nesting site was found to increase with increasing proportion of grassland, water surface, streams, freshwater marshes, and with increasing distance to roads (Table 2). The probability of selecting a nesting site was found to be negatively affected by increasing proportions of water courses (named “Aquatic”, cf. Table S1), permanent and intensive agriculture, and urban areas. At a small scale (500m), the probability of selecting a nesting site increased when the proportion of heterogeneous agriculture habitats increased, but the reverse was observed at a larger scale (5000 m). Forest was found to negatively affect selecting a nesting site probability only once in a subsample data set and shrub area and the number

of pylons had contrasting effects in 2000 and 2006. However, the relatively small coefficient values for these covariates suggest only a weak effect. By contrast, for all years the proportion of grasslands had the greatest positive effect on the probability of selecting a nesting site compared to other habitat variables. The proportion of intensive and permanent agriculture and urban area had the strongest negative effects (Table 2).

Although similar sets of habitat covariates were selected in 2000 and 2006, models also highlighted some differences in habitat selection between years (Table 2). In 2000 and 2006, the number of predictor variables selected in the models increased compared to 1990. The effect of the proportion of grasslands became non linear. White storks also tended to occupy nesting sites surrounded by streams (corresponding to ditches, permanent, temporary, natural or artificial streams), heterogeneous agriculture, freshwater marshes, and situated far from roads (Table 2). For the covariate “number of pylon”, its negative effect on the probability of selecting a nesting site in 2000 was due to the relatively low number of pylons in areas where nests were present.

Model runs using the three different subsamples of random points per year yielded consistent results in terms of selected variables, spatial scales and coefficients within a given year. In addition, the proportion of deviance explained by each model was very similar (Table 2). Overall, this suggests only a minor effect of the choice of the set of random sites not selected by storks, although less consistent results between subsamples sometimes occurred for covariates with small effect sizes (i.e. heterogeneous agriculture in 2006).

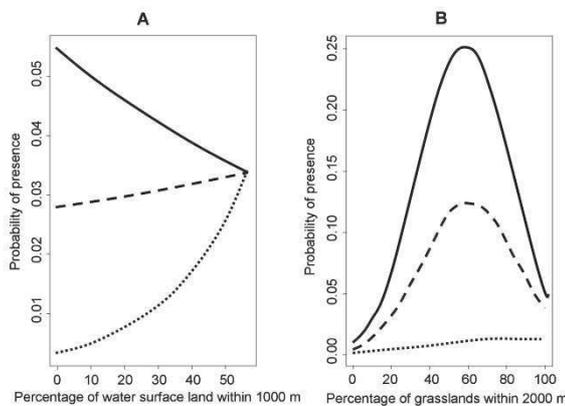
The predicted probability of selecting a nesting site is shown in Fig. 4. Deciding a threshold of 0.75 to define a square (at a spatial resolution of 100 × 100 m) as likely to be occupied, the model for 2000 classified 0.2% of the squares in the study area as favourable areas for nesting birds, corresponding to 0.64 km² of suitable habitat for nesting white storks in the study area. The model for 2006 classified 5% of the squares as favourable areas for nesting birds corresponding to 15.97 km² of suitable habitat. Habitat surfaces considered as favourable increased when nest density increased (according to years).



Testing for density dependent habitat selection

Results of the tests for interactions between the effects of habitat variables and population density on the probability of selecting a nesting site are shown in Table 3. We found a negative interaction between the proportion of water surface around nest sites and nest density, with a positive effect at low density and a negative effect at high density (Fig. 5A). At low density the probability of selecting a nesting site increased with increasing water surface area within 1000 m, but decreased at high density. Despite the relatively weak effect of the interaction proportion of water surface around nest sites \times nest density on the probability of selecting a nesting site (which varied between 0 and 0.05), the final model with this interaction was 3.4 AIC-points lower than a model without the interaction. This weak effect size was due to the small proportion of this habitat in the study area, and notably within 1000 m around nest sites ($2.5 \pm 8.6\%$). We also found a positive interaction between density and grassland area within 2000 m. The effect of this interaction on the probability of selecting a nesting site was strong (probability of selecting nesting site varied between 0 and 0.25). The final model with this interaction was 4.4 AIC-points lower than a model without the interaction. At low density, the probability of selecting a nesting site marginally increased with increasing grassland availability (but remained close to 0), whereas this relationship took a bell-shaped form at higher densities (Fig. 5B). Precisely, the probability of selecting a nesting site was maximised when the proportion of grassland area reached 58% in a 2000m radius around potential nest sites (Fig. 5B).

Using the final model, a model where $\log(\text{density})$ was replaced by year, and a model without $\log(\text{density})$ or year effect (but with the effects of habitat variables), the analysis of deviance indicated a highly significant effect of density on the variation of the probability of selecting nesting site between years ($F_{4,4} = 162.6, p < 0.001$).



Spatial autocorrelation

The range of the spherical correlograms was estimated in each three subsample models in

1990, 2000 and 2006. Ranges of the correlograms decreased from 1990 (mean range = 829 m, varying between 409 and 1535 m) to 2000 (mean range = 363 m, varying between 266 to 423 m) and to 2006 (mean range = 277 m, varying between 208 to 356 m), i.e. as population density increased.

We also tested spatial autocorrelation in the final model, and the range of the spherical correlogram was 309 m, which indicated the existence of spatial autocorrelation. Taking into account spatial autocorrelation did not affect the values of the slope coefficients in the final model, but only slightly affected their significance level (Table S4). These weak variations suggest that most of the spatial variation in nests distribution was largely explained by the habitat covariates.

Discussion

While the majority of studies dealing with habitat selection theory focused on equilibrium conditions, our work is among the first empirical studies investigating changes in habitat selection in an expanding wild population [47]. We found evidence for density-dependent habitat selection in the white stork. Moreover the consideration of multiple spatial scales in the models provided a better description of habitat selection.

Habitat selection at multiple spatial scales

The most important habitat variables affecting the settlement probability of breeding white storks was grassland, followed by the presence of shallow waters like streams, ditches, and ponds. The importance of grassland habitats in proximity of water for white storks was reported by several authors [48,49,50,51]. At the opposite, areas with intensive or moderately intensive agriculture were extremely unlikely to be occupied by breeding white storks. Areas with relatively deep watercourses were not favoured breeding sites. As suggested by Moritz et al. [52] in these areas food is probably not accessible for this wading bird, water depth inhibiting free access to otherwise profitable preys.

In our modelling process we used a new approach to take into account habitat selection at various spatial scales. Usually to take into account several spatial scales, one model per spatial scale is built. Here, we showed that different variables act at different scales simultaneously. It is therefore important to have a procedure that allows selecting models with a mixture of spatial scales in order to obtain more realistic spatial distribution models [53]. To limit the risk to create a very large number of combinations (and models) one may define a range of scales a priori using for example previous information on foraging ranges of the studied organism. In light of the models' outputs the birds showed clear and fairly consistent breeding habitat preferences between years (for example, the grassland covariate had always positive and large

slope values). By using different spatial scales to model habitat selection we were able to show that there was a consistent choice of scales according to foraging habitat variables within years. However, the scale of the preferred and avoided breeding habitats varied between years. It tended to decrease from 1990 to 2006 for some of the selected covariates (e.g. the grassland covariate was selected at a radius of 5 km in 1990, 2 km in 2000 and 1 km in 2006). A possible explanation could be that while the density increased, birds had to restrict their home ranges to forage on habitats closer to their nest. Alternatively, storks in the early phase of the colonisation tended to cluster in a particular part of the study area and may not have used all the most suitable habitats. Variability in density could also lead to an increase in the spatial scale for some of the selected covariates [e.g. covariates representing the presence of water (water surface, stream and water course) were selected in radius < 2 km in 1990, but in a radius of 5 km in 2000 and 2006]. As density increased, possibilities to settle in highly suitable habitats became restricted for birds [6,54]. Eventually individuals settled in less favourable habitats, and were constrained to increase their home range to forage on habitats more distant from their nest.

Changes in apparent habitat selection in an increasing population reflect changes in the used/available ratio [55]. Interactions with density can reflect either a real change in habitat selection at the population level brought by a change in relative ability for newcomers, or a change in the absolute availability of habitat over time. Comparisons between years indicated that the proportions of available habitats within the study area presented no major change between 1990 and 2006. Hence, our findings about interactions between habitat covariates and density reveal a real change in habitat selection in white storks. Although we did not quantify the availability of artificial supports for nesting other than artificial platforms, we do not think that their numbers significantly increased between 1990 and 2006, which may have biased our results. Nearly all artificial supports (excluding artificial platforms) used for nesting were electric pylons and most (> 90%) were already in place in 1990. In addition to the consistent knowledge about habitat selection in white storks, the emphasis on density-dependence allowed us to focus on the occurring choice of this bird, notably the patterns of space use (the ideal distribution). This concerns the distribution of their nests in the geographic area, which results from every individual taking decisions [56].

The ideal distribution theory in nonequilibrium conditions

The ideal distribution theory (IFD or IDD) predicts that at high population density a larger proportion of the population will settle in suboptimal habitats if preferred habitats are limiting

[6,7]. As density increases, this will lead to a decrease in selection coefficients for initially preferred habitats, an increase in selection coefficients for initially less preferred habitats, and, in extreme cases, a reversal in the sign of the selection coefficients for initially avoided habitats (Fig. 1). In our study population, our findings support the first two predictions.

First, as predicted, breeding individuals were less likely to settle in a favoured habitat (water surface land) when density increased. This result together with the territorial behaviour of white storks during breeding [24], with pairs defending nest-site and surroundings at beginning of occupation and through breeding season [25], suggests that white storks followed an ideal distribution. In addition, knowing that fecundity in this population was negatively related to population density [21] and differed between habitat types surrounding nest sites [21], it suggests that these birds followed an IDD, with dominant individuals gaining access to higher quality territories.

Second, breeding individuals were more likely to settle in grassland habitats when breeding density increased. The slow variation in the estimated nest site selection probability at low density in grassland habitats suggests that white storks tend to prefer nesting in areas with water surface land rather than grassland. Although this is consistent with predictions made from the IDD model, grassland (which reflects food availability and foraging preferences of white storks) is likely a favourable habitat given the importance of the slope coefficients in the models and the estimates of the probability of selecting a nesting site in this habitat (up to 0.25). In fact, the case of grasslands is ambiguous, because even if we detected an increase in selection coefficients with increasing density, this covariate had the largest slope coefficients in all models. Thus, we cannot conclude that grassland is a less preferred habitat than water surface land for white storks. It seems that as density increased, new settlers did not colonise suboptimal habitats relative to grasslands, as expected. This suggests that at increasing density, white storks tended to aggregate themselves in grassland habitats instead of colonising suboptimal habitats, and that grassland habitat was not limiting.

Interestingly, the first case of colonial breeding was observed at relatively high population density (in 2000), and the proportion of nests in colonies increased with increasing population density. Therefore, in this population, coloniality could have emerged as a possible strategy to avoid settling in suboptimal habitats relative to grassland. This might be explained by a lack of alternative habitats which still offer favourable conditions (resources availability) for white storks to breed. Thus, the positive effect of the interaction between population density and grassland area on the probability of selecting a nesting site may arise from the aggregation behaviour of nesting pairs observed in

the study area since 2000. This may correspond to a change in breeding strategy, with a shift from exclusively territorial to partly colonial breeding at increasing density. In other areas white storks are well known to breed in isolated nests or in colonies and forage alone or in aggregations [25,57,22]. The decrease in the range of the selected spatial scales for the effect of the grassland covariate on the probability of selecting a nesting site from 1990 to 2006 also supports the idea of a change in breeding strategy due to increasing density.

The effect of intensive agricultural, urban and other avoided habitats on nest site selection did not seem to change or very little with increasing breeding density. According to the IDD hypothesis we might have expected that the probability of selecting a nesting site would have increased in these habitats as population size increased, resulting in a positive interaction with density. However, we found no evidence for such an effect at the current population levels. These habitats may provide very limited food resources and the settlement costs may be too high, particularly the costs of moving to forage in distant suitable foraging habitat patches.

Although in our study area a handful of breeding pairs nest at proximity of houses, most seem to avoid urban areas and our model confirms that they choose to nest far from roads. This contrasts with observations in other breeding areas (Alsace, eastern France: [58]; Switzerland: [52]; Spain: [58]), where white storks nest in large numbers on human habitations, with minor concern about human disturbance, even if it can have a negative impact on their breeding performances [59]. At present we have no explanation for this.

Finally, despite the fact that several of our results corresponded well with the predictions issued from the ideal distribution theory, it would be useful in future studies to test explicitly the existence of agonistic behaviour that may make less-dominant birds to be relegated to poor quality habitats as densities increase.

Conclusion

To conclude, the understanding of density-dependent habitat selection (notably in the case of populations in non-equilibrium conditions) allows a better understanding on how habitat preferences are altered when density varies. Moreover, identifying relevant scales of habitat selection proved to be appropriate to define how animals vary their selection of habitat temporally and spatially, alone or in interaction with density. The white stork proved to be an excellent study model for this work. In our study site, birds selected areas with large availability of shallow wetlands and permanent grasslands, and where intensive agriculture was nearly absent. Habitat selection varied with breeding density, which increased by 10-fold, suggesting that habitat selection models performed in populations far from equilibrium may be misleading for management

purposes as they may overemphasize suboptimal habitats and downplay the importance of the best habitats. Density-dependent habitat selection therefore also informs us about population regulation/limitation and its possible response to climate and/or land use changes. This type of analysis is therefore a useful tool for population management and conservation, and for informing mechanistic demographic analyses involving density dependence.

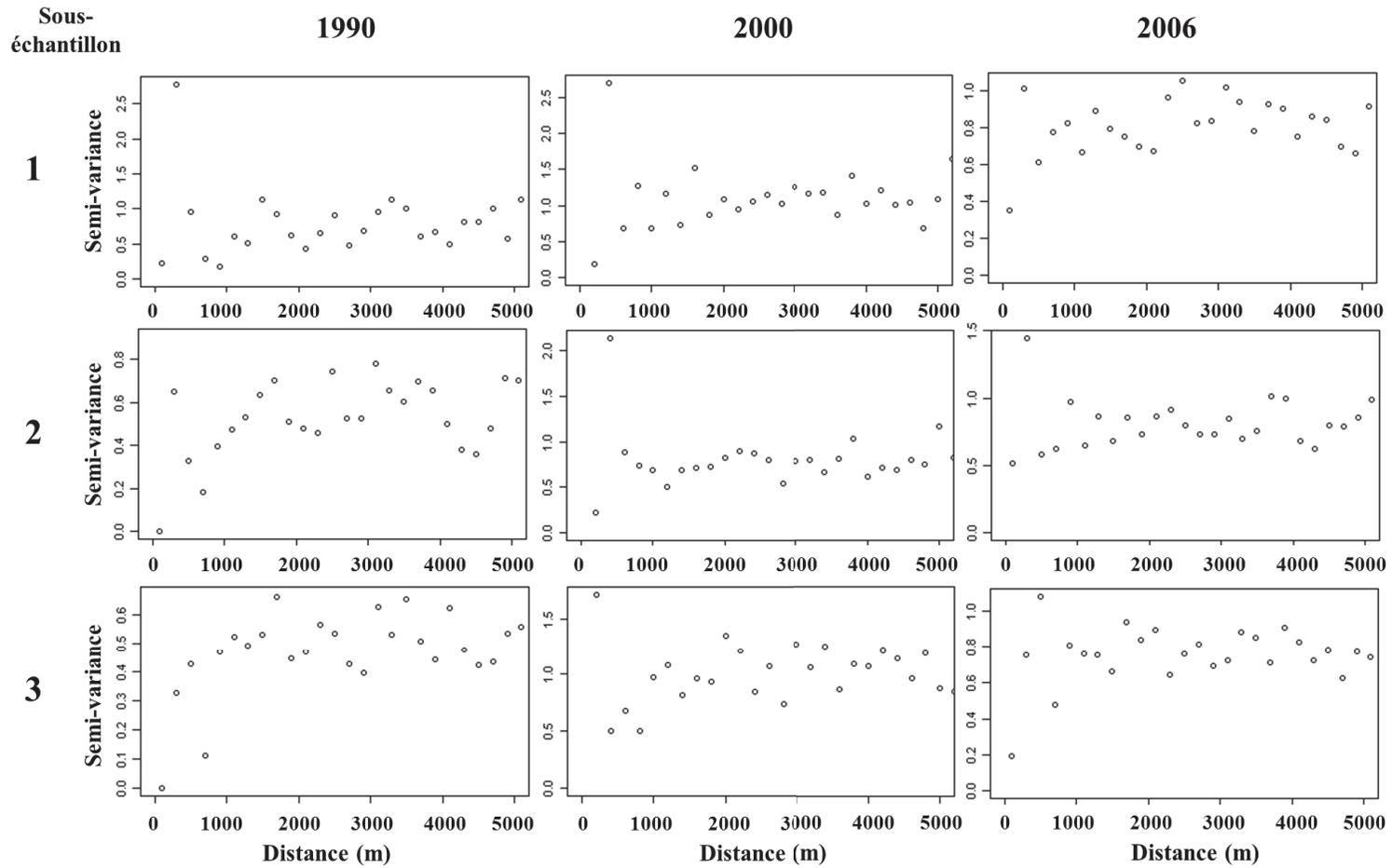
References

1. Kramer DL, Rangeley RW, Chapman LJ (1997) Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. In: Godin, J-GJ, editor. Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 37-80.
2. Huey RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *The Am. Nat.* 137: 91-115.
3. Orians GH, Wittenberger JF (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. Supplementary information. *Am. Nat.* 137: 529-549.
4. Levins R (1968) Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 123 p.
5. Kennedy M, Gray RD (1993) Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos* 68: 158-166.
6. Fretwell SD, Lucas HL Jr (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions of birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor* 19: 16-36.
7. Sutherland WJ (1996) From individual behaviour to population Ecology. Oxford University Press, USA. 213p.
8. Ens BJ, Weissing FJ, Drent RH (1995) The despotic distribution and deferred Maturity: Two Sides of the Same Coin. *Am Nat* 146: 625-650.
9. Oro D (2008) Living in a ghetto within a local population: empirical example of an ideal despotic distribution. *Ecology* 89: 838-846.
10. Beletsky LD, Orians GH (1994) Site fidelity and territorial movements of males in a rapidly declining population of yellow-headed blackbirds. *Behav Ecol Sociobiol* 34: 257-265.
11. Williams DA, Lawton MF, Lawton RO (1994) Population growth, range expansion, and competition in the cooperatively breeding brown-jay, *Cyanocorax morio*. *Anim Behav* 48: 309-322.
12. Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG (2001) The population biology of invasive species. *Annu Rev Ecol Syst* 32: 305-32.
13. Smith MM, Smith HT, Engeman RM (2004) Extensive contiguous north-south range expansion of the original population of an invasive lizard in Florida. *Int Biodeterior Biodegrad* 54: 261-264.

14. Messier F, Virgl JA, Marinelli L (1990) Density-dependent habitat selection in muskrats: a test of the ideal free distribution model. *Oecologia* 84: 380–385.
15. Nummi P, Saari L (2003) Density-dependent decline of breeding success in an introduced, increasing mute swan *Cygnus olor* population. *J Avian Biol* 34: 105–111.
16. Greene CM, Stamps JA (2001) Habitat selection at low population densities. *Ecology* 82: 2091–2100.
17. Zimmerman GS, LaHaye WS, Gutiérrez RJ (2003) Empirical support for a despotic distribution in a California spotted owl population. *Behav Ecol* 14: 433–437.
18. Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Glob Ecol Biogeogr* 12: 361–371.
19. Mørbæk R, Mysterud A, Loe LE, Holand Ø, Austrheim G (2009) Density dependent and temporal variability in habitat selection by a large herbivore; an experimental approach. *Oikos* 118: 209–218.
20. Chamberlain DE, Fuller RJ (1999) Density-dependent habitat distribution in birds: issues scale, habitat definition and habitat availability. *J Avian Biol* 30: 427–436.
21. Barbraud C, Barbraud JC, Barbraud M (1999) Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. *Ibis* 141: 469–479.
22. Jovani R, Tella JL (2007). Fractal bird nest distribution produces scale-free colony sizes. *Proc R Soc B* 274: 2465–2469.
23. Johst K, Brandl R, Pfeifer R (2001) Foraging in a patchy and dynamic landscape: human land use and the White Stork. *Ecol Appl* 11: 60–69.
24. Haverschmidt F (1949) The life of the White Stork. E.J. Brill, Leiden, The Netherlands. 96p.
25. Cramp S, Simmons KEL (1977) White Stork. In: Cramp S, Simmons KEL, editors. *Handbook of the Birds of the Western Palearctic*, Vol.1. Oxford: University Press, Oxford. pp. 328–335.
26. Denac D (2006) Resource-dependent weather effect in the reproduction of the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ardea* 94: 233–240.
27. Denac D (2006) Intraspecific exploitation competition as cause for density dependent breeding success in the White Stork. *Waterbirds* 29: 391–394.
28. Barbraud JC (1978) Nidification de la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) en 1978 en Charente-Maritime. *Trajhasse* 8: 11–13.
29. Barbraud JC, Barbraud C (1987) La nidification de la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) en Charente-Maritime de 1978 à 1987. *Trajhasse* 16: 3–7.
30. Nevoux M, Barbraud JC, Barbraud C (2008) Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *J Anim Ecol* 77: 1143–1152.
31. Barbraud C, Barbraud JC, Barbraud M, Delord K (2002) Recent changes in the feeding diet of White stork (*Ciconia ciconia*) chicks in Charente Maritime (West France). *Alauda* 70: 437–443 (In French).
- Alonso JC, Alonso JA, Carrascal LM (1991) Habitat selection by foraging White Storks, *Ciconia ciconia*, during the breeding season. *Can J Zool* 69: 1957–1962.
- Lohmus A (2003) Are certain habitats better every year? A review and a case study on birds of prey. *Ecography* 26: 545–552.
- Keating KA, Cherry S (2004) Use and interpretation of logistic regression in habitat selection studies. *J Wildl Manag* 68: 774–789.
- Johnson CJ, Nielsen SE, Merrill EH, McDonald TL, Boyce MS (2006) Resource selection functions based on use-availability data: Theoretical motivation and evaluation methods. *J Wildl Manag* 70: 347–357.
- Lele SR, Keim JL (2006) Weighted distributions and estimation of resource selection probability functions. *Ecology* 87: 3021–3028.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Gelman A, Jakulin A, Pittau MG, Su YS (2008) A weakly informative default prior distribution for logistic and other regression models. *Ann Appl Stat* 2: 1360–1383.
- Myers RH, Montgomery DC (1997) A tutorial on generalized linear models. *J Qual Technol* 29: 274–291.
- Skalski JR, Hoffmann A, Smith SG (1993) Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. In: Lebreton JD, North PM, editors. *Marked individuals in the study of bird population*. Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland. pp. 9–28.
- Dormann CF (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecol Biogeogr* 16: 129–138.
- Dormann CF (2009) Response to Comment on “Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review”. *Ecography* 32: 379–381.
- Pinheiro JC, Bates DM (1996) Unconstrained parameterizations for variance-covariance matrices. *Stat Comput* 6: 289–296.
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Bini LM, De Marco P, Blackburn TM (2007) Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. *Ecography* 30: 375–384.
- Kissling WD, Carl G (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecol Biogeogr* 17: 59–71.
- Fieberg J, Matthiopoulos J, Hebblewhite M, Boyce MS, Frair JL (2010) Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? *Phil Trans R Soc B* 365: 2233–2244.
- Lorrilliere R, Boisteanu B, Robert A (2010) Modelling the spatial dynamics of a recovering species: the grey heron *Ardea cinerea* in France. *Ibis* 152: 118–126.

48. Latus C, Kujawa K, Glemnitz M (2000) The influence of landscape structure on White stork's *Ciconia ciconia* nest distribution. *Acta Ornithol* 35: 97-102.
49. Tryjanowski P, Sparks T, Profus P (2005) Uphill shifts in the distribution of the white stork *Ciconia ciconia* in southern Poland: the importance of nest quality. — *Divers Distrib* 11: 219–223.
50. Radović A, Tepić N (2009) Using Corine Land Cover habitat database for the analysis of breeding bird habitat: case study of white storks (*Ciconia ciconia*) from northern Croatia. *Biologia* 64: 1212-1218.
51. Wickert C, Wallschläger D, Huettmann F (2010) Spatially predictive habitat modeling of a White stork (*Ciconia ciconia*) population in former East Prussia in 1939. *Open Ornithol J* 3: 1-12.
52. Moritzi M, Maumary L, Schmid D, Steiner Y, Vallotton L, Spaar R, Biber O (2001) Time budget, habitat use and breeding success of white storks *Ciconia ciconia* under variable foraging conditions during the breeding season in Switzerland. *Ardea* 89: 457–470.
53. Piorecky MD, Prescott DRC (2006) Multiple spatial scale logistic and autologistic habitat selection models for northern pygmy owls, along the eastern slopes of Alberta's Rocky Mountains. *Biol Conserv* 129: 360-371.
54. Cody ML (1985) An Introduction to Habitat Selection in Birds. In: Cody ML, editor. *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, London. pp. 4-56.
55. Krausman PR (1999) Some basic principles of habitat use. In: Launchbaugh KL, Sanders KD, Mosley JC, editors. *Grazing behavior of livestock and wildlife*. University of Idaho Forest, Wildlife and Range Experimental Station bulletin 70. pp. 85–90.
56. Wiens JA (1985) Habitat selection in variable environments: shrub-steppe birds. In: Cody ML, editor. *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, San Diego, pp. 227-251.
57. Carrascal LM, Bautista LM, Lázaro E (1993) Aggregation size and foraging behaviour of White storks *Ciconia ciconia* during the breeding season. *Ardea* 78: 399–404.
58. Bairlein F (1991) Population studies of White Storks (*Ciconia ciconia*) in Europe. In: Perrins CM, Lebreton JD, Hiron GJM, editors. *Bird Population Studies: relevation to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford. pp. 207–229.
59. Vergara P, Aguirre JI (2006) Age and breeding success related to nest position in a white stork *Ciconia ciconia* colony. *Acta Oecol* 30: 414-418.

Annexe 6 : Représentation des variogrammes des résidus des modèles pour les trois années et pour chaque sous-échantillon.



Bibliographie

- Aguirre J.I. & Vergara P. (2007) Younger, weaker white stork (*Ciconia ciconia*) nestlings become the best breeders. *Evolutionary Ecology Research*. **9**, 355–364
- Akaike H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: *Second International Symposium on Information Theory*. (eds. Petran B. N. & Csáki F.) Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary. 267–281.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O. & Schmidt K.P. (1949) *Principles of animal ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Alonso J.C., Alonso J.A. & Carrascal L.M. (1991) Habitat selection by foraging White Storks, *Ciconia ciconia*, during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology*. **69**, 1957-1962.
- Anderson R.P. (2012) Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **1260**(1), 66-80.
- Antczak M., Konwerski S., Grobelny S. & Tryjanowski P. (2002) The Food Composition of Immature and Non-breeding White Storks in Poland. *Waterbirds*. **25**(4), 424-428.
- Aoubid S. & Gaubert H. (2010) *Évaluation économique des services rendus par les zones humides. Collection « Études et documents » du Service de l'Économie, de l'Évaluation et de l'Intégration du Développement Durable et du Commissariat Général au Développement Durable*. **23**, 1-52.
- Aparicio J.M. & Cordero P.J. (2001) The effects of the minimum threshold condition for breeding on offspring sex-ratio adjustment in the lesser kestrel. *Evolution*. **55**(6), 1188–1197.
- Appleby B.M., Petty S.J., Blakey J.K., Rainey P., & Macdonald D.W. (1997) Does variation of sex ratio enhance reproductive success of offspring in tawny owls (*Strix aluco*)? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **264**, 1111–16.
- Araújo M.B., Whittaker R.J., Ladle R. & Erhard M. (2005b) Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*. **14**, 529–538.
- Araujo M.B. & Pearson R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, **28**(5), 693–695.
- Archaux F., Balança G., Henry P.Y & Zapata G. (2004) Wintering of White Storks in Mediterranean France. *Waterbirds*. **27**(4), 441-445.
- Arlt D., Forslund P., Jeppsson T. & Pärt T. (2008) Habitat-Specific Population Growth of a Farmland Bird. *PLoS One*. **3**(8), 1-10.
- Bairlein F. (1991) Population studies of White Storks (*Ciconia ciconia*) in Europe. In: *Bird Population Studies: revelation to conservation and management* (eds. Perrins C.M., Lebreton J.D. & Hirons G.J.M.) Oxford University Press, Oxford. 207–229.
- Balanyá J., Oller J.M., Huey R.B., Gilchrist G.W. & Serra L. (2006) Global Genetic Change Tracks Global Climate Warming in *Drosophila subobscura*. *Science*. **313**, 1773-1775.
- Barbraud J.C. (1978) Nidification de la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) en 1978 en Charente-Maritime. *Trajhasse*. **8**, 11-13.
- Barbraud J.C., Barbraud C. (1987) La nidification de la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) en Charente-Maritime de 1978 a 1987. *Trajhasse*. **16**, 3-7.

- Barbraud J.C. & Barbraud C. (1991) La Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime (France). *Alauda*. **59**, 169-176.
- Barbraud J.C. (1992) La Cigogne blanche en Charente-Maritime. In : « *Les Cigognes d'Europe. Cigogne blanche et Cigogne noire – Alimentation – Migrations – Populations – Facteurs létaux. Colloque International, Metz 3, 4 et 5 juin 1991* ». Institut Européen d'écologie – Association Multidisciplinaire des biologistes de l'environnement, 75-78.
- Barbraud C. & Barbraud J.C. (1997) Diet of chicks of White Storks *Ciconia ciconia* breeding in Charente-Maritime (France): the role of insects. *Alauda*. **65**, 259-262.
- Barbraud C., Barbraud J.C. & Barbraud M. (1999) Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. *Ibis*. **141**, 469-479.
- Barbraud C., Barbraud J.C., Barbraud M. & Delord K. (2002) Changements récents dans le régime alimentaire des poussins de Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime (centre-ouest, France). *Alauda*. **70**, 437-444.
- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society B*. **270**, 2111-2116.
- Barbraud C. & Weimerskirch H. (2005) Environmental Conditions and Breeding Experience Affect Costs of Reproduction in Blue Petrels. *Ecology*. **86**(3), 682–692.
- Barbraud C., Johnson A.R. & Bertault G. (2003) Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 246-257.
- Bard E. (2003) Les variations climatiques du passé et de l'avenir. In: *Evolution du climat et de l'océan*. Collège de France / Fayard, chapitre IX, 176-195. ou Les variations climatiques du passé et de l'avenir. In : « *Les géosciences au service de l'Homme : 100 ans de géologie à Nancy* ». 177-195.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B. & Ferrer E.A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*. **471**(7336), 51-57.
- Baubet E., Servanty S., Brandt S., Toïgo C. & Klein F. (2004) Améliorer la connaissance du fonctionnement démographique des populations de sangliers : vers une meilleure gestion de l'espèce *Sus scrofa*. *Rapport scientifique ONCFS*. France, 1-33.
- Beale C.M., Lennon J.J., Elston D.A., Brewer M.J. & Yearsley J.M. (2007) Red herrings remain in geographical ecology: a reply to Hawkins et al. (2007). *Ecography*. **30**, 845-847.
- Bearhop S., Fiedler W., Furness R.W., Votier S.C, Waldron S., Newton J., Bowen G.J., Berthold P. & Farnsworth K. (2005) Assortative Mating as a Mechanism for Rapid Evolution of a Migratory Divide. *Science*. **310**, 502-504.
- Beaugrand G. & Reid P.C. (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology*. **9**(6), 801-817.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (1996) *Ecology*. 3 (ed Blackwell Science LTD), Oxford
- Beletsky L.D & Orians G.H. (1994) Site fidelity and territorial movements of males in a rapidly declining population of yellow-headed blackbirds. *Behavioral Ecology Sociobiology*. **34**, 257-265.
- Bell G. & Gonzalez A. (2009) Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecology Letters*. **12**(9), 942–948.

- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W. & Courchamp F. (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*. **15**(4), 365-377.
- Bennett P.M. & Owens I.P.F. (2002) Evolutionary Ecology of Birds, In: *Life Histories, Matings Systems and Extinction*. Oxford University, Press, Oxford.
- Bernard P. (1994) *Les zones humides, rapport d'évaluation*. La documentation française, Paris. 391pp.
- Berndt A.M. & Hölzel N. (2012) Energy crops as a new bird habitat: utilization of oilseed rape fields by the rare Bluethroat (*Luscinia svecica*). *Biodiversity and Conservation*. **21**, 527–541.
- Berteaux D., Reale D., McAdam A.G. & Boutin S. (2004) Keeping pace with fast climate change: Can Arctic life count on evolution? *Integrative and Comparative Biology*. **44**, 140–51.
- Berthold P., Van den Bossche W., Fiedler W., Kaatz C., Kaatz M., Leshem Y., Nowak E. & Querner U. (2001) Detection of a new important staging and wintering area of the White Stork *Ciconia ciconia* by satellite tracking. *Ibis*. **143**, 450-455.
- Berthold P., Van den Bossche W., Jakubiec Z, Kaatz C., Kaatz M. & Querner U. (2002) Long-term satellite tracking sheds light upon variable migration strategies of White Storks (*Ciconia ciconia*). *Journal of Ornithology*. **143**(4), 489-493.
- Berthold P., Kaatz M. & Querner U. (2004) Long-term satellite tracking of white stork (*Ciconia ciconia*) migration: constancy versus variability. *Journal of Ornithology*. **145**(4), 356-359.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (1986) *Ecology - Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications.
- Bivand R.S., Pebesma E.J. & Gomez-Rubio V. (2008) Applied Spatial Data Analysis with R. *Springer, New York*. 376pp.
- Blanco G. (1996) Population dynamics and communal roosting of white storks foraging at a Spanish refuse dump. *Colonial waterbirds*. **19**(2), 273-276.
- Block W.M. & Brennan L.A. (1993) The habitat concept in ornithology: Theory and applications. In: *D.M. Power* (ed. Current Ornithology). Plenum Press, New York. **11**, 35-91
- Bonenfant C., Gaillard J.M., Klein F. & Loison A. (2002) Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography*. **25**, 446-458.
- Booth C., Artemyev A.V., Blaauw B., Cowie R.J., Dekhuijzen A.J., Eeva T., Znamer A., Gustafsson L., Ivankina E.V., Järvinen A., Metcalfe N.B., Sokolov L.V., Török J., Winkel W., Wright J., Zang H. & Visser M.E. (2004) Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London B*. **271**, 1657-1662.
- Both C., Bouwhuis S., Lessells C.M. & Visser M.E. (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*. **441**, 81-83.
- Botkin D.B., Saxe H., Araujo M.B., Betts R., Bradshaw R.H.W., Cedhagen T., Chesson P., Dawson T.P., Etterson J.R., Faith D.P., Ferrier S., Guisan A., Hansen A.S., Hilbert D.W., Loehle C., Margules C., New M., Sobel M.J. & Stockwell D.R.B. (2007) Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *Bioscience*. **57**, 227–236.
- Boyce M.S. & McDonald L.L. (1999) Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology & Evolution*. **14**(7), 268-272.

- Bozdogan H. (2000) Akaike's information criterion and recent developments in information complexity. *Journal of Mathematical Psychology*. **44**, 62-91.
- Bradley M., Kutz S., Jenkins E. & O Hara T. (2005) The potential impact of climate change on infectious diseases of Arctic fauna. *International Journal of Circumpolar Health*. **64**(5), 468.
- Bradshaw W.E. & Holzapfel C.M. (2008) Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters. *Molecular Ecology*. **17**, 157-166.
- Bretagnolle V., Villers A., Denonfoux L., Cornulier T., Inchausti P. & Badenhausser I. (2011) Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis*. **153**(1), 4-13.
- Brommer J.E., Rattiste K. & Wilson A.J. (2008) Exploring plasticity in the wild: laying date-temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. *Proceedings of the Royal Society of London B*. **275**, 687-693.
- Brooks T.M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A.B., Rylands A.B., Konstant W.R., Flick P., Pilgrim J., Oldfield S., Magin G. & Hilton-Taylor G. (2002) Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*. **16**, 909-923.
- Brooks T.M., Mittermeier R.A., da Fonseca G.A.B., Gerlach J., Hoffmann M., Lamoreux J.F., Mittermeier C.G., Pilgrim J.D. & Rodrigues A.S.L. (2006) Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science*. **313**, 58-61.
- Brown J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*. **124**(2), 255-279.
- Buckley L.B. (2008) Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *American Naturalist*. **171**, E1-E19.
- Buckley L.B., Urban M.C., Angilletta M.J., Crozier L.G., Rissler L.J. & Sears M.W. (2010) Can mechanism inform species distribution models? *Ecology Letters*. **13**, 1041-1054.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information - theoretic approach*. Second edition, Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Calenge C. & Basille M. (2008) A general framework for the statistical exploration of the ecological niche. *Journal of Theoretical Biology*. **252**(4), 674-685.
- Carrascal L.M., Alonso J.C. & Alonso J.A. (1990) Aggregation size and foraging behaviour of White storks *Ciconia ciconia* during the breeding season. *Ardea*. **78**, 399-404.
- Carrascal L.M., Bautista L.M. & Lázaro E. (1993) Aggregation size and foraging behaviour of White storks *Ciconia ciconia* during the breeding season. *Ardea*. **78**, 399-404.
- Carrascal L.M., Bautista L.M. & Lázaro E. (1993) Geographical variation in the density of the White Stork *Ciconia ciconia* in Spain: influence of habitat structure and climate. *Biological conservation*. **65**(1), 83-87.
- Caswell H. (2001) *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*, (ed. Sinauer Associates), Sunderland, Massachusetts.
- Caughley G. (1981) Overpopulation. In P. A. Jewell & S. Holt (eds Problems in management of locally abundant wild mammals). Academic Press, New York. 7-20
- Ceballos G. & Ehrlich P.R. (2002) Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*. **296**, 904-907.
- Cezilly, F. & Benhamou S. (1996). Les stratégies optimales d'approvisionnement. *Revue d'écologie - La Terre et La Vie* **51**, 43-86.

- Chamberlain D.E. & Fuller R.J. (1999) Density-dependent habitat distribution in birds: issues scale, habitat definition and habitat availability. *Journal of Avian Biology*. **3**, 427-436.
- Chapman C.A. & Lambert J.E. (2000) Habitat alteration and the conservation of African primates: Case study of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*. **50**, 169-185.
- Chapuisat M. (2008) In: *Behavioural Ecology*. Danchin E., Giraldeau L.A. & Cézilly F. (eds.). Oxford University Press, Oxford, New York. 467-497.
- Charmantier A., McCleery R.H., Cole L.R., Perrins C., Kruuk L.E.B. & Sheldon B.C. (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*. **320**, 800-803.
- Charnov E.L. (1982) *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Chen M., Xie P., Janowiak J.E. & Arkin P.A. (2002) Global Land Precipitation: A 50-yr Monthly Analysis Based on Gauge Observations. *Journal of Hydrometeorology*. **3**, 249-266.
- Cherel Y., Klages N.T.W. (1997) A review of the food of albatrosses (Diomedidae). In: *Albatross biology and conservation*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p.113-136.
- Cheung W.W.L., Meeuwig J.J., Feng M., Harvey E., Lam V.W.Y., Langlois T., Slawinski D., Sun C. & Pauly D. (2012) Climate-change induced tropicalisation of marine communities in Western Australia. *Marine and Freshwater Research*. **63**, 415-427.
- Chevin L.M., Lande R. & Mace G.M. (2010) Adaptation, plasticity and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology*. **8**, e1000357.
- Ciach M. & Kruszyk R. (2010) Foraging of White Storks *Ciconia ciconia* on Rubbish Dumps on Non-Breeding Grounds. *Waterbirds*. **33**(1), 101-104.
- Clavero M. & Garcia-Berthou E. (2005) Invasive species are a leading cause of nimal extinctions. *Trends Ecology Evolution*. **20**,110.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. & Guinness F.E. (1984) Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature*. **308**, 358-360.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. & Guinness F.E. (1985) Parental Investment and Sex Differences in Juvenile Mortality in Birds and Mammals. *Nature*. **313**, 131-133.
- Clutton-Brock T.H. & Iason G.R. (1986) Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology*. **61**, 339-374.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. & Guinness F.E. (1986) Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Animal Behaviour*. **34**, 460-471.
- Cody M.L. (1985) An introduction to Habitat selection in birds. In: *Habitat Selection in Birds*. (ed. Cody M.L.) Academic Press, California, 4-56.
- Colautti R.I. & Maclsaac H.J. (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*. **10**, 135-141.
- Cordero P. J., Vinˆ Uela J., Aparicio J. M. & Veiga J. P. (2001) Seasonal variation in sex ratio and sexual egg dimorphism favouring daughters in first clutches of the spotless starling. *Journal of Evolutionary Biology*. **14**, 829 - 834.
- Cornulier T. (2005) Composantes de la distribution spatiale d'un prˆdateur : effets respectifs de l'habitat, des ressources alimentaires et des interactions comportementales, analyse de processus ponctuels non homogˆnes. *Thˆse de l'universitˆ Claude Bernard, Lyon 1*.

- Cotton W.R. & Sr.Pielke R.A. (2007) *Human impacts on weather and climate*. Second edition, Cambridge University Press, New York. 308pp.
- Coulson T., Catchpole E.A., Albon S.D., Morgan B.J.T., Pemberton J.M., Clutton-Brock T.H., Crawley M.J. & Grenfell B.T. (2001) Age, Sex, Density, Winter Weather, and Population Crashes in Soay Sheep. *Science*. **292**, 1528-1531.
- Coulson T., Guinness F.E., Pemberton J.M. & Clutton-Brock T.H. (2004) The demographic consequences of releasing a population of red deer from culling. *Ecology*. **85**, 411–422.
- Courchamp F., Clutton-Brock T.H. & Grenfell B.T. (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*. **14**, 405-410.
- Cramp S. & Simmons K.E.L. (1977) White Stork. In: *Handbook of the Birds of the Western Palearctic*. (eds. Cramp S. & Simmons K.E.L.), Oxford University Press, Oxford. **1**, 328-335.
- Creutz G. (1985) *Der Weißstorch Ciconia ciconia*. Ziemsseng, Wittenberg Lutherstadt.
- Cushing D.H. (1990) Plankton Production and Year-Class Strength in Fish Populations - An Update of the Match Mismatch Hypothesis. *Advances in Marine Biology*. **26**, 249-293.
- Cwiertnia P, Kwiecinski Z, Kwiecinska H, Wysocki A, Tryjanowski P & Ollson O (2006) Sexing of white stork *Ciconia ciconia* based on biometric characters. In: *The white stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation*. (eds. Tryjanowski P., Sparks T.H. & Jerzak .L) Bogucki, Poznan', 423–429.
- Daan S., Dijkstra C. & Weissing F.J. (1995) An evolutionary explanation for seasonal trends in avian sex ratios. *Behavioral Ecology*. (4), 426-430.
- Dallinga J.H. & Schoenmakers S. (1985) Population changes of the White stork since ca. 1850 in relation to food, Unpublished manuscript, submitted to Proc, White Stork Symposium, Walsröde 'Allemagne, octobre 1985. 48pp. + annexes.
- Dallinga J.H. & Schoenmakers S. (1987) Regional Decrease in the Number of White Storks (*Ciconia c. ciconia*) in Relation to Food Resources. *Colonial Waterbirds*. **10**(2), 167-177.
- Damien J.P. & Gallicé A. (2009) Faire face à *Procambarus clarkii* et aux écrevisses invasives. *ÆSTUARIA*, cultures et développement durable. Réalisation. Actes de la journée d'étude organisée par le Parc naturel régional de Brière, Saint-André-des-Eaux, 2 février 2009. 148pp.
- Dandelot S., Verlaque R., Dutartre A. & Cazaubon A. (2005) Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia*. **551**, 1–6.
- de Kogel CH (1997) Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of offspring. *J Anim Ecol* 66:167–178. doi:10.2307/6019
- Denac D. (2006) Resource-dependent weather effect in the reproduction of the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ardea*. **94**, 233-240.
- Denac D. (2006) Intraspecific exploitation competition as cause for density dependent breeding success in the White Stork. *Waterbirds*. **29**, 391-394.
- Desfor K.B., Boomsma, J.J., & Sunde,P. (2007) Tawny owls *Strix aluco* with reliable food supply produce male-biased broods. *Ibis* 149, 98–105.
- Dodd Jr. C.K., Smith L.L. (2003) Habitat destruction and alteration: historical trends and future prospects for amphibians. In: *Amphibian Conservation* (ed. Semlitsch R.D.), Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 94-113.

- Dormann C.F. (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*. **16**, 129–138.
- Dormann C.F. (2009) Response to Comment on “Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review”. *Ecography*. **32**, 379–381.
- Dukes J.S. & Mooney H.A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*. **14**(4), 135–139.
- Dunn P.O. & Winkler D.W. (2010) Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. In: *Effects of Climate Change on Birds*, (eds Møller A. P., Fiedler W. & Berthold P.) Oxford University Press. 113–128.
- Durant J.M., Hjermmann D.O., Ottersen G. & Stenseth N.C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*. **33**, 271–283.
- Ellegren H., Gustafsson L. & Sheldon B.C. (1996) Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. **93**, 11723–11728.
- Ellegren H., Gustafsson L. & Sheldon B. (1996) Proceedings of the National Academy of Sciences USA, *Evolution*. **93**, 11723–11728.
- Elphick J. (2007) *The Atlas of bird migration: tracing the great journeys of the world's birds*. Firefly publishing, Buffalo, New York. 176pp.
- Emlen S.T. & Oring L.W. (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Fisher, R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon, Oxford. *Science*. **197**, 215–233.
- Ens B.J., Weissing F.J. & Drent R.H. (1995) The despotic distribution and deferred Maturity: Two Sides of the Same Coin. *American Naturalist*. **146**, 625–650.
- Eppink F.V., Van Den Bergh J.C.J.M. & Rietveld P. (2004) Modelling biodiversity and land use: urban growth, agriculture and nature in a wetland area. *Ecological Economics*. **51**(3–4), 201–216.
- Epstein P.R., Diaz H.F., Elias S., Grabherr G., Graham N.E., Martens W.J.M., Thompson E.M. & Susskind J. (1998) Biological and physical signs of climate change : focus on mosquito-borne diseases. *Bulletin of the American Meteorological Society*. **79**, 409–417.
- Fahrig L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **34**, 487–515.
- Fan Y. & Van Den Dool H. (2004), Climate Prediction Center global monthly soil moisture data set at 0.5° resolution for 1948 to present. *Journal Geophysical Research*. **109**(D10102), 1–8.
- Feld W. (1991) Storks killed by electrocution in Bade-Wurttemberg-protection of flying birds. In *European White Storks*. Roc. Int. Workshop. Metz, France: 305–308. Institut Europeen d'Ecologie & A.M.B.E.
- Fernandes M., Borges C., Simoes F., Caballero J.M., Pacheco C. & Franco C. (2006) Molecular sexing of the black stork *Ciconia nigra*: sex ratios in the Portuguese population. *Biota*. , 31–36.
- Fieberg J., Matthiopoulos J., Hebblewhite M., Boyce M.S. & Frair J.L. (2010) Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **365**, 2233–2244.

- Fiedler G. (1991) Accidents of White Storks against overhead lines in northern and eastern Germany - protection of birds. In European White Storks. Proc. Int. Workshop. Metz, France: 297-303. Institut Europeen d'Ecologie 8, A.M.B.E.
- Fiedler W., Bairlein F. & Köppen U. (2004) Using Large-Scale Data from Ringed Birds for the Investigation of Effects of Climate Change on Migrating Birds: Pitfalls and Prospects. *Advances. Ecological Research.* **35**, 49–67.
- Fisher R.A. (1930) *The Genetical Theory Of Natural Selection*. Oxford, England: Clarendon Press. **14**, 272 pp
- Fisher M.O., Nager R.G. & Monaghan P. (2006) Compensatory growth impairs adult cognitive performance. *PLoS Biology.* **4**, 1462–1466. doi:10.1371/journal.pbio.0040251
- Fitter A.H. & Fitter R.S.R. (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science.* **296**, 1689-1691.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N. & Snyder P.K. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science.* **309**, 570-574.
- Forcada J., Trathan P.N., Reid K., Murphy E.J. (2005) The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology.* **86**, 2408-2417.
- Forchhammer M.C., Stenseth N.C., Post E. & Langvatn R. (1998) Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society of London B.* **265**, 341-350.
- Forchhammer M.C. & Post E. (2004) Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. *Population Ecology.* **46**, 1-12.
- Forero-Medina G., Joppa L. & Pimm S.L. (2011) Constraints to species elevational range shifts as climate changes. *Conservation Biology.* **25**(1), 163–171.
- Forman R.T.T. (1995) *Land Mosaics: the Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forsyth D.M., Tustin K.G., Gaillard J.M. & Loison A. (2004) Fetal sex ratio variation in the highly polygynous Himalayan tahr: evidence for differential male mortality. *Behavioral Ecology.* **15**(4), 572–578.
- Fox A.D., Madsen J., Boyd H., Kuijken E., Norriss D.W., Tombre I.M. & Stroud D.A. (2005) Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations. *Global Change Biology.* **11**, 881-893.
- Frank S.A. (1990) Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics.* **21**, 13–55.
- Frank K.T., Petrie B., Choi J.S., Leggett W.C. (2005) Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. **308**(5728), 1621–1623.
- Franklin A.B., Anderson D.R., Gutiérrez R.J. & Burnham K.P. (2000) Climate, Habitat quality, and fitness in Northern Spotted owl populations in Northwestern California. *Ecological Monographs.* **70**(4), 539–590.
- Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C., Jansson L. & Wenninger T. (2010) EURING list of longevity records for European birds.

- Fretwell S.D. & Lucas H.L.Jr. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions of birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*. **19**, 16-36.
- Fry C. (1982) Destruction of European White storks in Nigeria by shooting. *Malimbus*. 4-47.
- Gaillard J.M. (1991) Some demographic characteristics in ungulate populations and their implication for management and conservation. In: *Proceedings of the International Symposium Ongulés/Ungulates* (eds Spitz F., Janeau G., Gonzales G. & Aulagnier S.) Paris. SFEMP - IRGM. 493-495.
- Gallien L., Douzet R., Pratte S., Zimmermann N. E. & Thuiller W. (2012) Invasive species distribution models – how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Global Ecology and Biogeography*. doi: **10.1111/j.1466-8238.2012.00768.x**,
- Gangloff L., Gangloff B., Schmitt B. & Schmitt A. 1989. Fortpflanzungsprogramm in Gefangenschaft des Weissstorks im Strassburger Zoo. In: *Rheinwald G., Ogden J. & Schulz H.* (eds Stork W.) Status and conservation. Proceedings of the First International Stork Conservation Symposium: 445–460. Dachverband Deutscher Avifaunisten, Rheinischer Landwirtschafts-Verlag, Bonn.
- Garrido J.R. & Fernandez-Cruz M. (2003) Effects of power lines on a white stork *Ciconia ciconia* population in central Spain. *Ardeola*. **50**(2), 191-200.
- Garrott R.A., White P. J. & Callie A. (1993) Vanderbily white. Overabundance: an issue for conservation biologists? *Conserv. Biol.* **7**(4), 946-949.
- Gause G. F. (1934) *The struggle for existence*. (ed Williams & Wilkins) Baltimore, USA. 163pp.
- Gelman A., Jakulin A., Pittau M.G. & YS S. (2008) A weakly informative default prior distribution for logistic and other regression models. *Annals of Applied Statistics*. **2**, 1360-1383.
- Géroudet P. (1978) *Grands échassiers, Gallinacés, Râles d'Europe*. (eds Delachaux et Niestlé), Neuchâtel. 429pp.
- Géroudet P. (1994) *Grands échassiers, Gallinacés, Râles d'Europe*. Paris. 534pp.
- Gibbs J.P. (2000). Wetland loss and biodiversity conservation. *Conservation Biology*. **14**, 314-317.
- GIEC (2007) *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*, GIEC, Genève, Suisse. 103pp.
- Gill J.A., Norris K. & Sutherland W.J. (2001) Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*. **97**, 265–268.
- Ginzburg L.R. & Jensen C.X.J. (2004) Rules of thumb for judging ecological theories. *Trends in Ecology and Evolution*. **19**, 121-126.
- Godet L. (2010) La "nature ordinaire" dans le monde occidental. *Espace Géographique*. **4**, 295-308.
- Goodman D. (1974) Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *American Naturalist*. **108**, 247–268.
- Gordo O. & Sanz J.J. (2005) Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*. **146**, 484–495.
- Gordo O., Sanz J.J. & Lobo J.M. (2007) Spatial patterns of white stork (*Ciconia ciconia*) migratory phenology in the Iberian Peninsula. *Journal of Ornithology*. **148**, 293-308.

- Goutte A., Kriloff M., Weimerskirch H. & Chastel O. (2011) Why do some adult birds skip breeding? A hormonal investigation in a long-lived bird. *Biology Letters*. **7**(5) 790-792.
- Grabherr G., Gottfried M. & Pauli H. (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature*. **369**, 448.
- Green A.J. (2001) Mass/Length Residuals: Measures of Body Condition or Generators of Spurious Results? *Ecology*. **82**(5), 1473–1483.
- Greene C.M. & Stamps J.A. (2001) Habitat selection at low population densities. *Ecology*. **82**, 2091-2100.
- Grenfell B.T., Wilson K., Finkenstadt B.F., Coulson T.N., Murray S., Albon S.D., Pemberton J.M., Clutton-Brock T.H. & Crawley M.J. (1998) Noise and determinism in synchronised sheep dynamics. *Nature*. **394**, 674–677.
- Grosbois V. & Thompson P.M. (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos*. **109**, 273-290.
- Grosbois V., Henry P.Y., Blondel J., Perret P., Lebreton J.D., Thomas D.W. & Lambrechts M. (2006) Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology*. **12**, 2235-2249.
- Grosbois V., Gimenez O., Gaillard J.M., Pradel R., Barbraud C., Clobert J., Møller A. P. & Weimerskirch H. (2008) Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews*. **83**, 357–399.
- Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. **135**, 147-186.
- Guisan A. and Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. **8**, 993-1009.
- Gurevitch J. & Padilla D.K. (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecology Evolution*. **19**,470-471.
- Haffer J. & Prance G.T. (2001) Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the Refuge Theory of Biotic Differentiation. *Amazoniana*. **16**(3-4), 579-607.
- Hall L.S., Krausman P.R. & Morrison M.L. (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*. **25**, 173–182.
- Hardy I.C.W. (2002) *Sex ratios: concepts and research methods*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 424pp.
- Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S. & Duncan R.P. (2009) Are treelines advancing? A global meta-analysis of treelines response to climate warming. *Ecology Letters*. **12**, 1040-1049.
- Haverschmidt F. (1949) *The life of the White Stork*. (ed. Brill E.J.) Leiden, The Netherlands. 96pp.
- Hawkins B.A., Diniz-Filho J.A.F., Bini L.M., De Marco P. & Blackburn T.M. (2007) Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. *Ecography*. **30**, 375 - 384.
- Haxaire J., Bouguet J.P. & Tamisier J.P. (2006) “*Vespa velutina* Lepeletier, 1836, une redoutable nouveauté pour la faune de France (Hym., Vespidae)”, *Bulletin de la Société Entomologique de France*. **111**(2), 194.

- Heim de Balsac H. (1934) Le recensement des Cigognes en Alsace. *Alauda*. **6**, 104-108.
- Heinroth O. & Heinroth M. (1926) Die Vogel Mitteleuropas. Bd. Berlin 2. x+285 pp.
- Hewison A.J.M. & Gaillard J.M. (1999) Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology and Evolution*. **14**, 229–234.
- Hickling R., Roy D.B., Hill J.K., Fox R. & Thomas C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*. **12**, 450–455.
- Hobbs R. (2000) Land-use changes and invasions. In: *Invasive species in a changing world*. (eds Harold A. Mooney and Richard J. Hobbs) Island Press, Washington, DC, 55-64.
- Hof C., Araujo M.B., Jetz W. & Rahbek C. (2011) Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature*. **480**, 516-521.
- Holland M.M. (1988) SCOPE/MAB Technical consultations on landscape boundaries. Report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. In: *A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries*. (eds. Di Castri F., Hansen A.J., & Holland M.M.). Biology international, Special issue. **17**, 47-106.
- Hubacek K., Guan D. & Barua A. (2007) Changing lifestyles and consumption patterns in developing countries: A scenario analysis for China and India, Futures. *White Rose Research Online*. **39**, 1084-1096.
- Huey R.B. (1991) Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist*. **137**, 91-115.
- Hughes L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*. **15**, 56–61.
- Hurrell J.W. (1995) Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science*. **269**, 676-679.
- Hurrell J.W. & Deser C. (2009) North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems*. **78**, 28-41.
- Hurrell J.W. & Trenberth K.E. (2010) Climate Change. In: *Effects of Climate Change on Birds*, (eds. Møller A.P., Fiedler W. & Berthold P.), University Press, Oxford, New York, 9-29pp.
- Husby A, Visser M.E., Kruuk L.E.B. (2011) Speeding Up Microevolution: The Effects of Increasing Temperature on Selection and Genetic Variance in a Wild Bird Population. *PLoS Biology*. **9**(2): e1000585. doi:10.1371/journal.pbio.10005.
- Hutchings J.A. (2005) Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*), Can. J. Fish. *Aquatic Science*. **62**, 824–832.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor. Symposia on Quantitative Biology*. **22**, 415–427.
- Hutto R.L. (1985) Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In: *Habitat Selection in Birds*. (ed Cody M.L.). Academic Press, California, 455-476.
- Hyrenbach K. & Veit R. (2003) Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-98): response at multiple temporal scales. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. **50**(14-16), 2537–2565.
- Ims R.A. & Andreassen H.P. (1999) Effects of experimental habitat fragmentation and connectivity on root vole demography. *Journal of Animal Ecology*. **68**, 839–852.

- Jakob C. (1992) Un exemple de destruction d'un biotope à cigognes en Alsace: causes et remèdes. In: *Les Cigognes d'Europe, Actes du Colloque International*. (eds Mériaux J.L., Schierer A., Tombal C. & Tombal J.C.) Institut Européen d'Ecologie, Metz. 265–272.
- Jakob E.M., Marshall S.D. & Uetz G.W. (1996) Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *OIKOS*. **77**, 61-67.
- Janzen F. (1994) Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **91**(16), 7487.
- Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., Zub K., Ruprecht A.L. & Bystrowski C. (1994) Resource use by tawny owls *Strix aluco* in relation to rodent fluctuations in Bialowieza National Park, Poland. *Journal of Avian Biology*. **25**, 308-318.
- Jenouvrier S., Barbraud C. & Weimerskirch H. (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of Southern Fulmars. *Journal of Animal Ecology*. **72**, 576-587
- Jenouvrier S., Barbraud C., Weimerskirch H. (2006) Sea ice affects the population dynamics of Adelie penguins in Terre Adelie. *Polar Biology*. **29**, 413-423.
- Jenouvrier S., Caswell H., Barbraud C., Holland M., Strove J., Weimerskirch H. (2009) Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **106**, 11425.
- Jensen A.L. (1999) Using simulation to verify life history relations indicated by time series analysis. *Environ-metrics*. **10**, 237–245.
- Johansen J.L. & Jones G.P. (2011) Increasing ocean temperature reduces the metabolic performance and swimming ability of coral reef damselfishes. *Global Change Biology* **17**(9), 2971–2979.
- Johnson D.H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*. **61**, 65–71.
- Johnson J.B. & Omland K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. **19**(2), 101-108.
- Johnson C.J., Nielsen S.E., Merrill E.H., McDonald T.L. & Boyce M.S. (2006) Resource selection functions based on use-availability data: Theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of Wildlife Management*. **70**, 347-357.
- Johnson M.D. (2007) Measuring Habitat Quality: A Review. *The Condor*. **109**(3), 489-504.
- Johnson P.T.J., McKenzie V.J., Peterson A.C., Kerby J.L., Brown J., Blaustein A.R. & Jackson T. (2011) Regional Decline of an Iconic Amphibian Associated with Elevation, Land-Use Change, and Invasive Species. *Conservation Biology*. **25**, 556–566.
- Johst K., Brandl R. & Pfeifer R. (2001) Foraging in a patchy and dynamic landscape: human land use and the White Stork. *Ecological Applications*. **11**, 60–69.
- Jones J. (2001) Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review. *The Auk*. **118**(2), 557-562.
- Jovani R., Tella J.L., Blanco G., Bertellotti M. (2004) Variable interannual relationships between T-cell mediated immunity and individual traits in white storks. *Ardeola*. **51**, 357–364
- Jovani R. & Tella J.L. (2004) Age-related environmental sensitivity and weather mediated nestling mortality in white storks *Ciconia ciconia*. *Ecography*. **27**, 611–618

- Jovani R. & Tella J.L. (2007) Fractal bird nest distribution produces scale-free colony sizes. *Proceedings of the Royal Society B*. **274**, 2465-2469.
- Martin J.G.A. & Festa-Bianchet M. (2011) Sex ratio bias and reproductive strategies: What sex to produce when? *Ecology*. **92**(2), 441-449.
- Kadane L.B. & Lazar N.A. (2004) Methods and criteria for model selection. *Journal of the American Statistical Association*. **99**, 279-290.
- Kamel M. (2003) Ecotone classification according to its origin. *Pakistan Journal Of Biological Sciences*. **6**(17), 1553-1563.
- Kania A.M. (1988) Academic library standards and performance measures. *College and research libraries*. **49**(1), 16-22.
- Kanyamibwa S., Schierer A., Pradel R. & Lebreton J.D. (1990) Changes in adult annual survival rates in a western European population of the White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*. **132**, 27-35.
- Kanyamibwa S., Schierer A., Pradel R. & Lebreton J.D. (1990) Changes in adult annual survival rates in a western European population of the white stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*. **132**, 27-35
- Kanyamibwa S. (1991) Dynamique des populations de cigogne blanche en Europe occidentales. Contribution à la conservation des populations naturelles. *Thèse de 3ème cycle universitaire de Montpellier II*.
- Kanyamibwa S., Bairlein F. & Schierer A. (1993) Comparison of survival rates between populations of the White Stork *Ciconia ciconia* in Central Europe. *Ornis Scandinavica*. **24**, 397-302.
- Karl T.R., Trenberth K.E. (2003) Modern Global Climate Change. *Science*. **302**, 1719-1723.
- Kark S. & Van Rensburg B.J. (2006) Ecotones: Marginal or central areas of transition? *Israel Journal of Ecology & Evolution*. **52**, 29-53.
- Kearney M. & Porter W.P. (2004) Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*. **85**, 3119-3131.
- Kearney M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*. **115**(1), 186-191.
- Kearney M., Porter W. (2009) Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*. **12**, 334-350.
- Keating K.A. & Cherry S. (2004) Use and interpretation of logistic regression in habitat selection studies. *J Wildl Manag.* **68**, 774-789.
- Keitt T.H., Bjørnstad O.N., Dixon P.M. & Citron-Pousty S. (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography*. **25**, 616-625
- Kennedy M. & Gray R.D. (1993) Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the Ideal Free Distribution. *Oikos*. **68**, 158-166.
- Kissling W.D. & Carl G. (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*. **17**, 59-71.
- Klopfer Peter H. & Ganzhorn Jörg U. (1985) Habitat selection: behavioral aspects. In: *Habitat Selection in Birds*. (ed Cody M.L.) Academic Press, California. 435-453pp.

- Kolbe J.J. & Janson F.J. (2002) Impact of Nest-Life-Site Selection on Nest Success and Nest Temperature in Natural and Disturbed Habitats. *Ecology*. **83**(1), 269–281.
- Kölliker M., Heeb P., Werner I., Mateman A.C., Lessells C.M. & Richner H. (1999) Offspring sex ratio is related to male body size in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology*. **10**(1), 68-72.
- Kosicki J.Z. & Indykiewicz P. (2011) Effects of breeding date and weather on nestling development in White Storks *Ciconia ciconia*. *Bird Study*. **58**, 178–185.
- Kowalski S. (1971) Avifaune de la région nantaise. *Bulletin Natures Sciences Sociétés. Ouest-France*. **68**, 59pp.
- Kramer D.L., Rangeley R.W. & Chapman L.J. (1997) Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. In: *Behavioural ecology of teleost fishes* (ed Godin J.G.J.). Oxford University Press, Oxford, UK. 37-80pp.
- Kramer A.M., Dennis B., Liebhold A.M. & Drake J.M. (2009) The evidence for Allee effects. *Population Ecology*. **51**, 341–354.
- Krausman P. (1999) Some basic principles of habitat use. In: *Grazing behavior of livestock and wildlife*. (eds Launchbaugh K.L., Sanders K.D. & Mosley J.C.) Moscow, ID: University Idaho. Idaho Forest, Wildlife and Range Experiment Station Bulletin. **70**, 85-90.
- Krebs C.J. (1995) Two Paradigms of Population Regulation. *Wildlife Research*. **22**, 1-10.
- Krebs J.R., Wilson J.D., Bradbury R.B. & Siriwardena G.M. (1999) The second silent spring? *Nature*. **400**, 611-612.
- Krebs C.J. (2001) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Fifth edition. San Francisco, California.
- Krebs C.J. (2002) Two complementary paradigms for analyzing population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. London. B*. **357**, 1211-1219.
- Kruszyk R. & Ciach M. (2010) White storks, *Ciconia ciconia*, forage on rubbish dumps in Poland – a novel behavior in population. *European Journal of Wildlife Research*. **56**, 83-87.
- Kruuk L.E.B., Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Pemberton J.M. & Guinness F.E. (1999) Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature*. **399**, 459-461.
- Kwieceński Z., Tryjanowski P. (2009) Differences Between Sexes in Digestive Efficiency of the White Stork *Ciconia ciconia* under Experimental Conditions. *Folia biologica (Kraków)* **57**, 193–198.
- Latus C. & Kujawa K. (1999) The impact of landscape structure on occurrence of white stork's nests. *Екологія*. **8**(2), 150-154.
- Latus C., Kujawa K. & Glemnitz M. (2000) The influence of landscape structure on White stork's *Ciconia ciconia* nest distribution. *Acta Ornithologica*. **35**, 97-102.
- Latus C. & Kujawa K. (2005) The effect of land cover and fragmentation of agricultural landscape on the density of white stork (*Ciconia ciconia*) in Brandenburg, Germany, *Polish journal of Ecology*. **53**(4), 535-543.
- Lavergne S., Mouquet N., Thuiller W. & Ronce O. (2010) Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **41**, 321-350.

- Lazarus J. (2002) Human sex ratios: adaptations and mechanisms, problems and prospects. In: *Sex Ratios: Concepts and Research Methods* (ed. I.C.W. Hardy), Cambridge University Press, Cambridge. 287–311.
- Leadley P., Pereira H.M., Alkemade R., Fernandez-Manjarrés J.F., Proença V., Scharlemann J.P.W. & Walpole M.J. (2010) Scénarios de biodiversité : Projections des changements de la biodiversité et des services écosystémiques pour le 21e siècle. *Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique*, Montréal. Cahier technique n°50, 55pp.
- Leathwick J.R. (1998) Are New-Zealand's Nothofagus species in equilibrium with their environment. *Journal of Vegetation Science*. **9**, 719–732.
- Lebreton J.D. (1981) Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret. *Thèse d'état, Université Claude Bernard Lyon 1* : 211pp.
- Lecomte V.J., Sorci G., Cornet S., Jaeger A., Faivre B., Arnoux E., Gaillard M., Trouvé C., Besson D., Chastel O. & Weimerskirch H. (2010) Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **107**(14), 6370-6375.
- Lehikoinen E. & Sparks T.H. (2010) Changes in migration. In: *Effects of Climate Change on Birds*. (eds Møller A.P, Fiedler W. & Berthold P.) Oxford University Press. 89-112.
- Leirs H., Stenseth N.C., Nichols J.D., Hines J.E., Verhagen R. & Verheyen W. (1997) Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature*. **389**, 176–180.
- Lele S.R. & Keim J.L. (2006) Weighted distributions and estimation of resource selection probability functions. *Ecology*. **87**, 3021-3028.
- Le Maitre D.C., Thuiller W. & Schonegevel L. (2008) Developing an approach to defining the potential distributions of invasive plant species: a case study of Hakea species in South Africa. *Global Ecology and Biogeography*. **17**, 569–584.
- Levine J.M., Vilà M., d'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K. & Lavorel S. (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London*. **270**, 775-781.
- Levins R. (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 123.
- L'Hôte Y., Mahe G., Some B. & Triboulet J.P. (2002) Analysis of Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000; the drought continues. *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques*. **47**, 563–572.
- Liu J., Daily G.C., Ehrlich P.R. & Luck G.W. (2003) Effects of household dynamics on resource consumption and biodiversity. *Nature*. **421**, 530-533.
- Liu C., Rawlins S. & Imeson A. (2008) Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*. **453**(15), 353-357.
- Loehle C. & Eschenbach W. (2012). Historical bird and terrestrial mammal extinction rates and causes. *Diversity and Distributions*. **18**, 84–91.
- Lohmus A. (2003) Are certain habitats better every year? A review and a case study on birds of prey. *Ecography*. **26**, 545–552.
- Loison A., Festa-Bianchet M., Gaillard J.M., Jorgenson J.T & Jullien J.M. (1999) Age-Specific Survival in Five Populations of Ungulates: Evidence of Senescence. *Ecology*. **G**(8), 2539–2554.

- Łomnicki A. (1988) Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 240pp.
- Looman J. (1976) Biological equilibrium in ecosystems 1. A theory of biological equilibrium. *Folia Geobotanica*. 11(1), 1-21.
- Lorrilliere R., Boisteau B. & Robert A. (2010) Modelling the spatial dynamics of a recovering species: the grey heron *Ardea cinerea* in France. *Ibis*. **152**, 118-126.
- Lotze H.K., Lenihan H.S., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R.G., Kay M.C., Kidwell S.M., Kirby M.X., Peterson C.H. & Jackson J.B.C. (2006) Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*. **312**, 1806–1809.
- Lovich J.E. & Bainbridge D. (1999) Anthropogenic Degradation of the Southern California Desert Ecosystem and Prospects for Natural Recovery and Restoration. *Environmental Management*. **24**(3), 309–326.
- Ludwig G.X., Alatalo R.V., Helle P., Lindén H., Lindström J. & Siitani H. (2006) Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. *Proceedings of the Royal Society B*. **273**, 2009-2016.
- Lummaa V., Merilä J. & Kause A. (1998) Adaptive sex ratio variation in pre-industrial human (*Homo sapiens*) populations? *Proceedings of the Royal Society B*. **265**, 563–568.
- Mackenzie D.I. (2005) Was it there? As it there? Dealing with imperfect detection for species presence/Absence data. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*. **47**(1), 65–74.
- Mackenzie D.I. (2006) Modeling the probability of resource use: the effect of, and dealing with, detecting a species imperfectly. *Journal of Wildlife Management*. **70**, 367–374.
- MacNally R. (2000) Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between - and reconciliation of - 'predictive' and 'explanatory' models. *Biodiversity and Conservation*. **9**, 655-671.
- Martin A. (2008) *Les effets d'âge sur les paramètres de survie et de reproduction : le cas de la Cigogne blanche des marais charentais*. Rapport Master encadré par Barbraud C., Centre d'Etude Biologique de Chizé, Villiers-en-Bois, France. 31pp.
- Martinez Rodriguez (1995) Situation actuelle de la Cigogne blanche en Espagne. In: *Proceedings of the International Symposium on the White stork (Western Population)*. (eds. Biber O., Enggist P., Marti C. & Salathé T.), Basel 1994, 57-61.
- Marvier M., Kareiva P. & Neubert M.G. (2004) Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation. *Risk Analysis*. **24**(4), 869-878.
- Massemin-Challet S., Gendner J.P., Samtmann S., Pichegru L., Wulgué A. & Le Maho Y. (2006) The effect of migration strategy and food availability on White Stork *Ciconia ciconia* breeding success. *Ibis*. **148**, 503-508.
- McGowan J., Bograd S., Lynn R. and Miller A. (2003) The biological response to the 1977 regime shift in the California Current. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. **50**(14-16), 2567–2582.
- McKinney M.L. (2004) Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*. **13**, 47-53.

- McShea W. J., Underwood H.B. & Rappole J.H. (1997) Deer management and the concept of overabundance. In: *The science of overabundance: deer ecology and population management*. (eds McShea W.J., Underwood H.B. & Rappole J.H.) Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 1-7.
- MEA (2005) *Millennium Ecosystems Assessment: Ecosystems and Human Well-Being*. Island press, Washington, DC. 567pp.
- Meehl G.A., Stocker T.F., Collins W.D., Friedlingstein P., Gaye A.T., Gregory J.M., Kitoh A, Knutti R., Murphy J.M., Noda A., Raper S.C.B., Watterson I.G., Weaver A.J. & Zhao Z.C. (2007) Global Climate Projections. In: *Climate Change (2007). The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (eds Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M. & Miller H.L.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom & New York, NY, USA.
- Menzel A., Sparks T. H., Estrella N. & Roy D. B. (2006) Altered geographic and temporal variability in phenology in response to global change. *Global Ecology and Biogeography*. **15**(5), 498-504.
- Merilä J. & Svensson E. (1997) Are fat reserves in migratory birds affected by condition in early life? *Journal of Avian Biology*. **28**, 279–286. doi: 10.2307/3676940
- Messier F., Virgl J.A. & Marinelli L. (1990) Density-dependent habitat selection in muskrats: a test of the ideal free distribution model. *Oecologia*. **84**, 380–385.
- Metcalf N.B. & Monaghan P. (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*. **16**, 254–260. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02124-3
- Miller D.A., Nichols J.D., McClintock B.T, Campbell Grant E.H., Bailey L.L. & Weir L.A. (2011) Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: non-detection and species misidentification. *Ecology*. **92**(7), 1422–1428.
- Miller C.W., Fletcher R.J. Jr, Anderson B.D., Nguyen L.D. (2012) Natal social environment influences habitat selection later in life. *Animal Behaviour*. **83**, 473-477.
- Mobæk R., Myrsterud A., Loe L.E., Holand Ø. & Austrheim G. (2009) Density dependent and temporal variability in habitat selection by a large herbivore; an experimental approach. *Oikos*. **118**, 209-218.
- Møller A.P., Fiedler W. & Berthold P. (2010) *Effects of climate change on birds*. Oxford University Press, Oxford, New York. 321pp.
- Monaghan P. (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **363**, 1635–1645. doi:10.1098/rstb.2007.0011
- Mooney H.A. & Hobbs R.J. (2000) *Invasive species in a changing world*. (eds Harold A. Mooney and Richard J. Hobbs) – Island Press, Washington, DC.
- Moritz M., Maumary L., Schmid D., Steiner Y., Vallotton L., Spaar R. & Biber O. (2001) Time budget, habitat use and breeding success of white storks *Ciconia ciconia* under variable foraging conditions during the breeding season in Switzerland. *Ardea*. **89**, 457–470.
- Morris D.W. (1989) Density-dependent habitat selection: testing the theory with fitness data. *Evolutionary Ecology*. **3**,80–94.
- Moulaï R. (2007) *Fluctuation saisonnière des oiseaux de la décharge publique de la ville de Béjaïa (Algérie), cas particulier du goéland leucopnée (Larus michahellis)*. *Ostrich*. **78**(2), 527-531.

- Muller Y. & Schierer A. (2002) *La cigogne blanche*. Eveil natur. 72pp.
- Myers R.A., Hutchings J.A. & Barrowman N.J. (1997) Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications*. **7**(1), 91-106.
- Myers R.H. & Montgomery D.C. (1997) A tutorial on generalized linear models. *Journal of Quality Technology*. **29**, 274–291.
- Mysterud A., Yoccoz N.G., Stenseth N.C.H.R. & Langvatn R. (2000) Relationships between sex ratio, climate and density in red deer: the importance of spatial scale. *Journal of Animal Ecology*. **69**(6), 959-974.
- Naef-Daenzer B., Widmer F. & Nuber M. (2001) Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology*. **70**, 730-738
- Nakićenović N., Davidson O., Davis G., Grübler A., Kram T., Lebre La Rovere E., Metz B., Morita T., Pepper W., Pitcher H., Sankovski A., Shukla P., Swart R., Watson R. & Dadi Z. (2000) Special Report on Emissions Scenarios. In: *A Special Report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (eds Nakićenović N. & Swart R.) Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni & New York, 599pp.
- Nevoux M., Weimerskirch H. & Barbraud C. (2007) Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology*. **76**, 159–167.
- Nevoux M., Barbraud J.C. & Barbraud C. (2008a) Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology*. **77**, 1143–1152.
- Nevoux M., Barbraud J.C. & Barbraud C. (2008b) Breeding Experience and Demographic Response to Environmental Variability in the White Stork. *The Condor*. **110**(1), 55–62.
- Nevoux M. (2008) Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques : importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle. Thèse de l'université de La Rochelle, France (soutenue le 23 janvier 2008). 191 pp.
- Nevoux M., Forcada J., Barbraud C., Roxall J.C. & Weimerskirch H. (2010) Bet-hedging response to environmental variability, an intraspecific comparison. *Ecology*. **91**(8), 2416–2427.
- Newton I. (1998) *Population Limitation in Birds*. London: Academic Press.
- Newton I. (2004) Population limitation in migrants. *Ibis*. **146**, 197–226.
- Newton I. (2007) Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis*. **149**, 453-467.
- Nummi P. & Saari L. (2003) Density-dependent decline of breeding success in an introduced, increasing mute swan *Cygnus olor* population. *Journal of Avian Biology*. **34**, 105-111.
- Nussey D.H., Postma E.K., Gienapp P. & Visser M.E. (2005) Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science*. **310**, 304-306.
- O'Brien K.L. (2000). Upscaling Tropical Deforestation. In: Implications for Climate Change. *Climatic Change*. **44**(3), 311-329.
- Olsson O. & Rogers D.J. (2009) Predicting the distribution of a suitable habitat for the white stork in Southern Sweden: identifying priority areas for reintroduction and habitat restoration. *Animal Conservation*. **12**, 62-70.

- Orians G.H. & Wittenberger J.F. (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*. **137**, S29–S49.
- Oro D. (2008) Living in a ghetto within a local population: empirical example of an ideal despotic distribution. *Ecology*. **89**, 838–846.
- Oro D., Tavecchia G. & Genovart M. (2010) Comparing demographic parameters for philopatric and immigrant individuals in a long-lived bird adapted to unstable habitats. *Oecologia. Ecology*. **89**(3), 838–846.
- Orzack S.H. (2002) Using sex ratios: the past and the future. In: *Sex Ratios: Concepts and Research Methods* (ed. Hardy. I.C.W.). Cambridge University Press, Cambridge. 383–398.
- Otteren G., Planque B., Belgrano A., Post E., Reid P.C. & Stenseth N.C. (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oceanologia*, **128**, 1–14.
- Ottersen G., Planque B., Belgrano A., Post E., Reid P.C. & Stenseth N.C. (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oceanologia*. **128**, 1–14.
- Ozer P., Erpicum M., Demarée G. & VanDiepenbeeck M. (2003) Discussion of ‘Analysis of Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000; the drought continues’. *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques*. **48**, 489–496.
- Pardo D., Barbraud C., Authier M. & Weimerskirch H. (2012) Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. *Ecology, preprint*.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J.K., Thomas C.D., Descimon H., Huntley B., Kaila L., Kullberg J., Tammaru T., Tennent W.J., Thomas J.A. & Warren M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*. **399**(6736), 579–583.
- Parmesan C. & Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. **421**, 37–42.
- Parmesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **37**, 637–669.
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O. & Randin C. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*. **23**, 149–158.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**, 361–71.
- Peris S.J. (2003) Feeding in urban refuse dumps: ingestion of plastic objects by the white stork (*Ciconia ciconia*). *Ardeola*. **50**(1), 81–84.
- Perry A.L., Low P.J., Ellis J.R. & Reynolds J.D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*. **308**, 2171–2173.
- Phillips B.L. (2009) The evolution of growth rates on an expanding range edge. *Biology Letters*. **5**, 802–804.
- Phillips S.J., Dudík M., Elith J., Graham C.H., Leathwick J. & Ferrier S. (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*. **19**, 181–197.
- Pianka E.R. (1999) *Evolutionary Ecology*. Sixth edition. Benjamin Cummings, San Francisco, California, USA. 512pp.

- Pimm S.L. & Raven P. (2000) Extinction by numbers. *Nature*. **403**, 843-845.
- Pinheiro J.C. & Bates D.M. (1996) Unconstrained parameterizations for variance-covariance matrices. *Statistics and Computing*. **6**, 289–296.
- Piorecky M.D., Prescott .D.R.C. (2006) Multiple spatial scale logistic and autologistic habitat selection models for northern pygmy owls, along the eastern slopes of Alberta's Rocky Mountains. *Biological Conservation*. **129**, 360-371.
- Pitcher T.J. (2001) Fisheries managed to rebuild ecosystems? Reconstructing the past to salvage the future. *Ecological Applications*. **11**, 601–617.
- Post E., Stenseth N., Langvatn R. & Fromentin J. (1997) Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **264**(1386), 1317.
- Post E., Forchhammer M.C., Stenseth N.C. & Langvatn R. (1999) Extrinsic modification of vertebrate sex ratios by climatic change. *American Naturalist*. **154**, 194–204.
- Potts S.M., Biesmeijer J.C., Kremen C., Neumann P., Schweiger O. & Kunin W.E. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*. **25**(6), 345-353.
- Prigent C., Papa F., Aires F., Jimenez C., Rossow W.B. & Matthews E. (2012) Changes in land surface water dynamics since the 1990s and relation to population pressure, *Geophysical Research Letter*. **39**, L08403
- Profus P., Tryjanowski P., Tworek S., Zduniak P. (2004) Intrapopulation variation of egg size in the white stork (*Ciconia ciconia*) in southern Poland. *Polish Journal of Ecology*. **52**, 75–78.
- Pulliam H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*. **3**(4), 349-361.
- Pyke C.R. (2004) Habitat loss confounds climate change impacts. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **2**(4), 178–182.
- Pysek A., Pysek P., Jarosik V., Hajek M. & Wild J. (2003) Diversity of native and alien plant species on rubbish dumps: effects of dump age, environmental factors and toxicity. *Diversity and Distributions*. **9**, 177-189.
- Quinn J.F. & Harrison S.P. (1988) Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness : evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*. **75**, 132–140.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0,
- Rachel M. (2006) Foraging size of breeding White storks *Ciconia ciconia* in the South Wielkopolska region. In: *The White stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation*. Tryjanowski P., Sparks T.H. & Jarzak L. (eds). Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznan. p.161-167.
- Radović A. & Tepić N. (2009) Using Corine Land Cover habitat database for the analysis of breeding bird habitat: case study of white storks (*Ciconia ciconia*) from northern Croatia. *Biologia*. **64**, 1212-1218.
- Randin C.F., Engler R., Normand S., Zappa M., Zimmermann N.E., Pearman P.B., Vittoz P., Thuiller W. & Guisan A. (2009) Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology*. **15**(6), 1557-1569.
- Réale D., McAdam A.G., Boutin S. & Berteaux D. (2003) Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B*. **270**, 591-

- Reid J.M., Bignal E.M., Bignal S., McCracken D.I. & MONAGHAN P. (2003). Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology*. **72**, 765–776.
- Ricciardi A. (2007) Are Modern Biological Invasions an Unprecedented Form of Global Change? *Conservation Biology*. **21**(2), 329–336.
- Ricciardi A., Palmer M.E. & Yan N.D. (2011) Should Biological Invasions Be Managed as Natural Disasters? *Bioscience*. **61**(4), 312–317.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. **6**, 93–107.
- Ripley M. (1996) The analysis of adaptation. In: *Evolution*. (ed Ripley M.) Blackwell Science, Inc., Cambridge, Massachusetts. 279–315.
- Rodriguez L.F. (2006) Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*. **8**, 927–939.
- Roi T. (2007) *La cigogne blanche: histoire d'un grand retour*. Edition sud-ouest, Rennes, France. 165pp.
- Rome Q., Muller F., Gargominy O. & Villemant C. (2009) Bilan 2008 de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*. **114**(3), 297–302.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C. & Pounds J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. **421**, 57–60.
- Roques H. & Petit P. (1992) La nidification de la Cigogne blanche en Aquitaine. In : « *Les Cigognes d'Europe. Cigogne blanche et Cigogne noire – Alimentation – Migrations – Populations – Facteurs létaux. Colloque International, Metz 3, 4 et 5 juin 1991* ». Institut Européen d'écologie – Association Multidisciplinaire des biologistes de l'environnement. 84–92.
- Rosegrant M.W., Leach N. & Gerpacio R.V. (1999) Alternative futures for world cereal and meat consumption. *Proceedings of the Nutrition Society*. **58**, 219–234.
- Rosenweig M.L. (1985) Some theoretical aspects of habitat selection. In: *Habitat Selection in Birds*. (ed Cody M.L.) Academic Press, California, 517–540.
- Rosenzweig C., Casassa G., Karoly D.J., Imeson A., Liu C., Menzel A., Rawlins S., Root T.L., Seguin B. & Tryjanowski P. (2007) Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In: *Climate Change : Impacts, Adaptation and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, (eds. Parry M.L., Canziani O.F., Palutikof J.P., Van der Linden P.J. & Hanson C.E.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 79–131.
- Rosenzweig C., Karoly D., Vicarelli M., Neofotis P., Wu Q., Casassa G., Menzel A., Root T.E., Estrella N., Seguin B., Tryjanowski P., Liu C., Rawlins S. & Imeson A. (2008) Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*. **453**, 353–358.
- Royle J.A., Nichols J.D. & Kéry M. (2005) Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos*. **110**, 353–359.
- Rushton S.P., Orrnerod S.J. & Kerby G. (2004) New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*. **41**, 193–200.

- Sæther B.E., Grøtan V., Tryjanowski P., Barbraud C., Engen S. & Fulin M. (2006) Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. *Journal of Animal Ecology*. **75**, 80-90.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I., Thompson J.N. & Weller S. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **32**, 305-32.
- Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S., Thuiller W. & Pearman P.B. (2010) Assessing rapid evolution in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*. **25**, 692–698.
- Sanderson E.W., Jaiteh M., Levy M.A., Redford K.H., Wannebo A.V. & Woolmer G. (2002) The Human Footprint and the Last of the Wild. *Bioscience*. **52**(10), 891-904.
- Schaub M. & Pradel R. (2004) Assessing the relative importance of different sources of mortality from recoveries of marked animals. *Ecology*. **85**(4), 930–938.
- Schaub M., Kania W. & Köppen U. (2005) Variation in primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology*. **74**, 656–666.
- Schaub M., Kania W. & Köppen U. (2005) Variation of primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology*. **74**, 656–666
- Schierer A. (1967) La Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) en Alsace de 1948 à 1966. Données obtenues par la technique du baguage – *Nourriture*. *Laboratoire d'Optique Atmosphérique*. **7 et 8**, 57pp.
- Schierer A. (1971) *Mémoire sur la Cigogne blanche en Alsace (1948-1970)*. Thèse d'Université (soutenue le 18 septembre 1971), Nancy, 79pp. – Publiée dans *Ciconia*, 1-78.
- Schierer A. (1972) Mémoire sur la cigogne blanche en Alsace (1948-1970). *Ciconia*. **1**, 78pp.
- Schierer A. (1975) La Cigogne blanche en Alsace (1971-1974). *Ciconia*. **2**, 41-43.
- Schierer A. (1986) Quarante années d'observations et de recherches sur la cigogne blanche en Alsace. *Ciconia*. **10**, 1-12.
- Schierer A. (1991) Cigogne blanche. In: *Atlas des Oiseaux de France en Hiver*. (ed. Yeatman-Berthelot D.) Societe Ornithologique de France. Paris. 533-534.
- Schierer A. (1992) Réintroduction de la Cigogne blanche et politique des enclos en Alsace. In: *Les Cigognes d'Europe. Cigogne blanche et Cigogne noire – Alimentation – Migrations – Populations – Facteurs létaux*. Colloque International, Metz 3, 4 et 5 juin 1991. Institut Européen d'écologie – Association Multidisciplinaire des Biologistes de l'Environnement. 323-326.
- Schmid H., Luder R., Naef-Daenzer B., Graf R. & Zbinden N. (1998) *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Liechtenstein en 1993-1996*. (ed. Station ornithologique suisse), Sempach, 574pp.
- Schmidt K.A., Nelis L.C., Briggs N. & Ostfeld R.S. (2005) Invasive shrubs and songbird nesting success : effects of climate variability and predator abundance. *Ecological Applications*. **15**(1), 258–265.
- Schoener T. W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **2**, 369-404.

- Schulte-Hostedde A.I., Zinner B., Millar J.S. & Hickling G.J. (2005) Restitution of Mass-Size Residuals: Validating Body Condition Indices. *Ecology*. **86**(1), 155–163.
- Schulz H. (1999) *Weißstorch im Aufwind? White storks on the up?* Proceedings International Symposium on the White stork, Hamburg, 1996. NABU (Naturschutzbund Deutschland e. V.), Bonn.
- Searle S.R., Casella G. & McCulloch C.E. (1992) *Variance components*.(ed. Wiley J.) New York, , USA.
- Secrétariat de la Convention de Ramsar, 2006. *Le Manuel de la Convention de Ramsar : Guide de la Convention sur les zones humides* (Ramsar, Iran, 1971), 4e édition. Secrétariat de la Convention de Ramsar, Gland, Suisse.
- Senra A. & Alés E.E. (1992) The decline of the white stork *Ciconia ciconia* population of western Andalusia between 1976 and 1988: causes and proposals for conservation. *Biological Conservation*. **61**(1), 51–57.
- Sergio F. & Newton I. (2003) Occupancy as a measure of territory quality. *Journal of Animal Ecology*. **72**(5), 857–865.
- Sheldon B.C. & West S.A. (2004) Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. *American Naturalist*. **163**, 40–54.
- Shine K.P., Cook J., Highwood E.J. & Joshi M.M. (2003) An alternative to radiative forcing for estimating the relative importance of climate change mechanisms, *Geophysical Research Letters*. **30**(20), 2047-2050.
- Simberloff D. (2003) Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasions*. **5**, 179-192.
- Simberloff D. (2004) Community Ecology: Is It Time to Move On? *The American Naturalist*. **163**(6), 787-799.
- Sinclair A.R.E. & Pech R.P. (1996) Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *OIKOS*. **75**, 164-173.
- Skalski J.R., Hoffmann A. & Smith S.G. (1993) Testing the significance of individual and cohort-level covariates in animal survival studies. In: *Marked individuals in the study of bird population* (eds Lebreton J.D., North P.M.) Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland. 9-28.
- Slagsvold T. & Wiebe K.L. (2011) Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Proc R Soc B*. **366**, 969-977.
- Smith M.M., Smith H.T. & Engeman R.M. (2004) Extensive contiguous north-south range expansion of the original population of an invasive lizard in Florida. *Int Biodeterior Biodegrad*. **54**, 261-264.
- Snow D.W. & Perrins C.M. (1998) The birds of the Western Palearctic. *Concise* (ed. Non-Passerines). Oxford University Press, Oxford, New York. **1**, 1008pp.
- Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K., Tignor M. & Miller H. (2007) *IPCC 2007 Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York. 996pp.
- Sparks T.H. & Menzel A. (2002) Observed changes in seasons: an overview. *Internat. Journal of Climatology*. **22**, 1715-1725.

- Spencer P. (2008) Density-independent and density-dependent factors affecting temporal changes in spatial distributions of eastern Bering Sea flatfish. *Fish. Oceanogr.* **17**, 396–410.
- Stearns S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford. 249pp
- Stearns, S.C., & Hoekstra R.F. (2000) *Evolution: an introduction*. Oxford University Press, Oxford.
- Steneck R.S. (2012) Apex predators and trophic cascades in large marine ecosystems: Learning from serendipity. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* **109**(21), 7953-7954.
- Stenseth N.C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.S. & Lima M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science.* **297**, 1292–1296.
- Stenseth N.C., Ottersen G., Hurrell J.W., Mysterud A., Lima M., Chan K.-S., Yoccoz N.G. & Ådlandsvik B. (2003) Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B.* **270**, 2087-2096.
- Stephens D.W. & Krebs J. R. . (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Sturm M., Racine C., Tape K. (2001) Increasing shrub abundance in the arctic. *Nature.* **411**, 546-547.
- Sutherland W.J. (1996) *From individual behaviour to population Ecology*. Oxford University Press, USA. 213pp.
- Szabolcs N. (2004) Conférence paneuropéenne à haut niveau sur l'agriculture et la biodiversité : Recueil des rapports de base. (ed Conseil de l'Europe) Paris, France. 597pp.
- Tape K., Sturm M. & Racine C. (2006) The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology.* **12**, 686–702.
- Tewksbury J.J., Huey R.B. & Deutsch C.A. (2008) Ecology – Putting the heat on tropical animals. *Science.* **320**, 1296–1297.
- Thomas C.D. & Lennon J.J (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature.* **399**, 213.
- Thomas C.D., Bodsworth E.J., Wilson R.J., Simmons A.D., Davies Z.G., Musche M. & Conradt L. (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature.* **411**, 577-581.
- Thomas J.A., Telfer M.G., Roy D.B., Preston C.D., Greenwood J. J. D., Asher J., Fox R., Clarke R.T. & Lawton J.H. (2004) Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science.* **303**, 1879-1881.
- Thompson P.M. & Ollason J.C. (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature.* **413**, 417-420.
- Thuiller W. (2003a) *Impact des changements globaux sur la biodiversité en Europe : projections et incertitudes*. Thèse de l'Université de Montpellier 2.
- Thuiller W. (2003b) BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology.* **9**, 1353-1362.
- Thuiller W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology.* **10**, 2020–2027.
- Tillett T. (2011) Public Health Impact of Coal and Electricity Consumption: Risk–Benefit Balance Varies by Country. *Environmental Health Perspectives.* **119**(6), A258-A258.

- Tilman D., Fargione J., Wolff B., D'Antonio C., Schindler D., Sclesinger W.H., Simerloff D. & Swackhamer D. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*. **292**, 281-284.
- Tombal J.C. (1996) Les oiseaux de la région Nord-Pas-de-Calais. Effectifs et distribution des espèces nicheuses : période 1985-1995. *Héron*. **29**, 1-336.
- Tortosa F.S. & Redondo T. (1992) Motives for Parental Infanticide in White Storks *Ciconia ciconia*. *Ornis Scandinavica*. **23**(2), 185-189.
- Tortosa F.S., Manez M. & Barcell M. (1995) Wintering White storks (*Ciconia ciconia*) in South West Spain in the years 1991 and 1992. *Vogelwarte*. **38**, 41-45.
- Tortosa F.S., Caballero J.M. & Reyes-López J. (2002) Effect of Rubbish Dumps on Breeding Success in the White Stork in Southern Spain. *Waterbirds*. **25**(1):39-43.
- Travis J.M.J. (2003) Climate change and habitat destruction. In: *a deadly anthropogenic cocktail*. Proceedings of the Royal Society of London B. **270**, 467-473.
- Trivers R.L. & Willard D.R. (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*. **179**, 90-92.
- Tryjanowski P., Sparks T. & Profus P. (2005) Uphill shifts in the distribution of the white stork *Ciconia ciconia* in southern Poland: the importance of nest quality. *Diversity and Distributions*. **11**, 219-223.
- Tryjanowski P., Sparks T.H., Bochenski M., Dabert M., Kasprzak M., Kaminski P., Mroczkowski S., Wisniewska E. & Jerzak L. (2011) Do males hatch first and dominate sex ratios in White Stork *Ciconia ciconia* chicks? *Journal of Ornithology*. **152**(2), 213-218.
- Tsachalidis E.P., Liordos V. & Goutner V. (2005) Growth of White Stork *Ciconia ciconia* nestlings. *ARDEA*. **93**(1), 133-137.
- Tucker C.J., Pinzon J.E., Brown M.E., Slayback D., Pak E.W., Mahoney R., Vermote E. & El Saleous N. (2005) An extended AVHRR 8-km NDVI data set compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. *International Journal of Remote Sensing*. **26**, 4485-4498.
- Vaclavik T. & Meentemeyer R.K. (2012) Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion. *Diversity and Distributions*. **18**, 73-83.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.C. & Simberloff D. (2009) Invasive species can also be native. *Trends Ecol. Evol.* **24**(11), 585.
- Vallecillo S., Brotons L. & Thuiller W. (2009) Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes. *Ecological Applications*. **19**, 538-549.
- Van Bogaert R., Haneca K., Hoogesteger J., Jonasson C., De Dapper M. & Callaghan T.V. (2011) A century of tree line changes in sub-Arctic Sweden shows local and regional variability and only a minor influence of 20th century climate warming. *Journal of Biogeography*. **38**(5), 907-921.
- Van Horne B. (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management*. **47**(4), 893-901.
- Vergara P. & Aguirre J.I. (2006) Age and breeding success related to nest position in a white stork *Ciconia ciconia* colony. *Acta Oecologica*. **3**, 414-418.
- Visser M.E. (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **275**, 649-659.

- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Mellilo J.M. (1997) Human domination of the Earth's ecosystems. *Science*. **277**, 494-499.
- Volterra V. (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*. **118**, 558–600.
- Von Blotzheim G. & Bauer K.M. (1966) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Gaviiformes - Phoenicopteriformes. **1**, 483 p
- Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoegh-Guldberg O. & Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate Change. *Nature*. **416**, 389-395.
- Walther G.R., Berger S. & Sykes M.T. (2005) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of The Royal Society B*. **272**, 1427-1432.
- Walther G.R., Roques A., Hulme P.E., Sykes M.T., Pysek P., Kühn I. & Zobel M. (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities, *Trends in Ecology & Evolution*. **24**, 686-693.
- Wardle P. & Coleman M.C. (1992) Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany*. **30**, 303-314.
- Warren R., Price J., Fischlin A., De la Nava Santos S. & Midgley G. (2011) Increasing impacts of climate change upon ecosystems with increasing global mean temperature rise. *Climatic Change*. **106**, 141-177.
- Weatherhead P. (2005) Effects of climate variation on timing of nesting, reproductive success, and offspring sex ratios of red-winged blackbirds. – *Oecologia*. **144**(1), 168–175.
- Weimerskirch H., Lallemand J. & Martin J. (2005) Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology*. **74**, 285–291.
- White G.C. (2000) Population viability analysis: data requirements and essential analyses. In: *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. (eds. Boitani L. & T. Fuller K.) Columbia University Press, New York, New York, USA. 288–331pp.
- Whittaker R.H., Levin S.A. & Root R.B. (1973) Niche, habitat, and ecotope. *American Naturalist*. **107**, 321–338.
- Wickert C., Wallschläger D. & Huettmann F. (2010) Spatially predictive habitat modeling of a White stork (*Ciconia ciconia*) population in former East Prussia in 1939. *Open Ornithology Journal*. **3**, 1-12.
- Wiens J.A. (1985) Habitat selection in variable environments: shrub-steppe birds. In: *Habitat Selection in Birds* (ed. Cody M.L.) Academic Press, San Diego. 227-251.
- Wiens J.A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*. **3**, 385–397.
- Wiens, J. D., Noon, B. R. & Reynolds, R. T. 2006. Post-fledging survival of northern goshawks: The importance of prey abundance, weather, and dispersal. *Ecological Application* **16**. 406-418.
- Wilkin T.A. & Sheldon B.C. (2009) Sex Differences in the Persistence of Natal Environmental Effects on Life Histories. *Current Biology*. **19**, 1998–2002.
- Williams D.A., Lawton M.F. & Lawton R.O. (1994) Population growth, range expansion, and competition in the cooperatively breeding brown-jay, *Cyanocorax morio*. *Animal Behaviour*. **48**, 309-322.

- Williamsom M. (1999) Invasions. *Ecography*. **22**(1), 5-12.
- Wilson E.O. (1992) *The diversity of Life*. Belknap, Cambridge, Massachusetts. 496pp.
- Ximenès M.C., Fouque C. & Barnaud G. (2007) "Etat 2000 et évolution 1990-2000 des zones humides d'importance majeure" (Document technique IFEN-ONCFS-MNHN-FNC). Orléans, Ifen. 136 p. + annexes. (Disponible en ligne : <http://www.ifen.fr>, rubrique "Territoire">"Zones humides">"En savoir plus").
- Yeatman L.J. (1971) Cigogne blanche. In: *Histoire des oiseaux d'Europe*, Bordas, Paris, Montréal, 108-112.
- Yeatman L. (1976) Cigogne blanche. In: *Atlas des oiseaux nicheurs de France*, Société ornithologique de France, ministère de la Qualité de la vie et de l'environnement, Paris, 22pp.
- Zimmerman G.S., LaHaye W.S. & Gutiérrez R.J. (2003) Empirical support for a despotic distribution in a California spotted owl population. *Behavioral Ecology*. **14**, 433-437.
- Zuber P.R. (1938) Les Cigognes d'Alsace. *L'Oiseau et R.F.O.* **8**, 606-612.
- Zwarts L., Bijlsma R.G., Van Der Kamp J. & Wymenga E. (2009) *Living on the edge: wetlands and birds in a changing Sabel*. KNNV publishing, Zeist, The Netherlands. 564pp.



Les effets des changements climatiques et des changements d'usages sur les oiseaux d'eau migrateurs : une approche mécanistique chez un oiseau emblématique, la Cigogne blanche

Résumé : Comprendre les adaptations qui permettent aux espèces de vivre dans des environnements variables, temporellement et spatialement, est essentiel pour prédire la façon dont elles peuvent répondre aux changements globaux actuels et futurs. De nombreuses études à long terme ont montré que les fluctuations climatiques affectaient la dynamique des populations, mais l'influence relative des processus de sélection d'habitat et de densité-dépendance sur la sélection d'habitat est encore mal connue et expliquée. L'objectif de cette thèse est donc d'étudier, d'une part, par une approche corrélatrice, la sélection d'habitat densité-dépendante à quatre échelles spatiales différentes, chez une population de cigognes blanches (*Ciconia ciconia*) en augmentation; et d'autre part, par une approche mécaniste, d'étudier les effets relatifs du climat, de l'habitat et de l'expérience des reproducteurs en termes de fitness (nombre de jeunes produits, condition corporelle des jeunes et sexe-ratio) chez cet oiseau, suivi depuis 30 ans dans un milieu sensible, les zones humides de l'ouest de la France, en Charente-Maritime. Ce travail a contribué à identifier des mécanismes qui conduisent aux décisions de sélection d'habitat de nidification qui restaient encore mal compris, et appuie les travaux qui montrent que la dégradation des habitats par les activités humaines peut influencer sur les décisions de sélection d'habitat. De plus, ces résultats apportent des informations essentielles à la compréhension des adaptations de cette population dans un environnement variable, ce qui permet de prédire plus efficacement le devenir de la population face aux changements environnementaux futurs.

Abstract: Understanding adaptations that allow species to live in temporally and spatially variable environments is crucial to predict how species may respond to current and future global changes. Long-term studies have shown that climatic variations affect the dynamic of populations. However, the relative influence of habitat selection and density-dependence processes is still poorly understood and explained. The aim of this thesis is, firstly by a correlative approach, to investigate the density-dependent habitat selection at varying spatial scales in an increasing white stork (*Ciconia ciconia*) population. Secondly, by a mechanistic approach, we studied the relative effects of climate, habitat and breeder experience in terms of reproductive fitness (fledging success, body condition and sex ratio) in this population monitored for 30 years in a sensitive wetland in Charente-Maritime, western France. This work helped identifying the mechanisms that lead to nesting habitat selection. This work supports research showing that habitat degradation by human activities may affect habitat selection decisions. In addition, these results provide crucial information to understand the adaptations of this population in a changing environment, which allows predicting more efficiently the response of the population to future environmental changes.
