



HAL
open science

Déterminants proximaux et contexte évolutif de la dispersion chez deux espèces d'oiseaux, la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) et le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)

Emilio Rojas

► **To cite this version:**

Emilio Rojas. Déterminants proximaux et contexte évolutif de la dispersion chez deux espèces d'oiseaux, la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) et le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*). Biologie animale. Université de Strasbourg, 2015. Français. NNT: 2015STRAJ070 . tel-01381312

HAL Id: tel-01381312

<https://theses.hal.science/tel-01381312>

Submitted on 14 Oct 2016

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.

ÉCOLE DOCTORALE Sciences de la Vie et de la Santé

IPHC, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie (UMR 7178)

Thèse présentée par :

Emilio ROJAS

soutenue le : **26 Novembre 2015**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Écologie - Éthologie

Déterminants proximaux et contexte évolutif de la dispersion chez deux espèces d'oiseaux, la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) et le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)

THÈSE dirigée par :

Dr. MASSEMIN Sylvie
Dr. DOLIGEZ Blandine

Maître de conférences, Université de Strasbourg
Chargée de recherche, CNRS LBBE - Université Claude Bernard

RAPPORTEURS :

Dr. CLOBERT Jean
Dr. GAILLARD Jean-Michel

Directeur de recherche, CNRS Ecoex-Moulis
Directeur de recherche, CNRS LBBE - Université Claude Bernard

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Pr. GAUER François
Dr. HENRY Pierre-Yves

Professeur, Université de Strasbourg
Maître de conférences, Muséum National d'Histoire Naturelle

A Mélissa, sans qui tout ce qui suit n'aurait jamais pu exister

*A mes parents, Barbara et Guillermo, qui auront réussi à faire d'un enfant bizarre,
un adulte qui l'est un peu moins*

Remerciements

Il n'y a rien de plus dur que d'écrire des remerciements. Au regard des années passées sur ma thèse, il faudrait très probablement l'équivalent d'un annuaire téléphonique afin que je n'oublie personne. Ce travail, fraîchement compilé et présenté dans ce manuscrit, n'aurait jamais été possible sans tous ces soutiens. La liste qui suit, non-exhaustive, tente maladroitement de rendre hommage à quiconque m'aura permis de réaliser un de mes plus vieux rêves (attention je suis un grand sentimental).

La thèse est une galère, et ce n'est pas en ramant tout seul qu'on peut arriver quelque part.

Je me devais de commencer ces remerciements par la personne qui aura su, au cours de ces 3 années de thèses et même déjà avant, me mettre sur le droit chemin de la réussite. Merci Sylvie d'avoir cru en moi et de m'avoir fait confiance pour mener cette thèse. Merci pour ton soutien indéfectible, dans les meilleurs moments comme dans les pires, dans mes périodes de doutes comme dans mes phases d'euphorie. Tu mériterais une médaille pour avoir réussi à gérer un étudiant comme moi. C'est donc, du fond du cœur et en toute humilité, que je te remercie pour ta patience, tes encouragements, ton aide quotidienne et ton dévouement à mon égard. Merci pour tout ce que j'ai pu vivre grâce à toi.

Je tenais à remercier chaleureusement ma co-directrice, Blandine Doligez, pour m'avoir toujours soutenu et aidé dans mon travail, malgré la distance nous séparant. J'ai réussi grâce à toi à faire des choses que je n'aurais jamais cru possible au début (des CMR !!! tout plein de CMR !!!). Je me rends compte, à l'heure du bilan, que j'ai eu une chance incroyable d'avoir été encadré par quelqu'un d'aussi compétent et sympathique que toi. Merci d'avoir pris de ton temps pour me permettre d'avancer.

Merci à Jean Clobert, Jean-Michel Gaillard et François Gauer d'avoir accepté de juger mon travail.

Même si Chizéen il est devenu entre-temps, je tenais à remercier Yan Ropert-Coudert de m'avoir encadré dans ma première année de thèse. Malgré les nombreuses difficultés rencontrées, tu auras été là pour moi. Merci pour tes conseils et pour toute la motivation que tu auras su me donner dans les moments les plus dures. J'ai hâte de passer te dire coucou un de ses quatre.

Je tenais à remercier François Criscuolo, qui au-delà de son rôle de responsable de département aura été pour moi, au cours des trois années et plus passés au DEPE, un soutien sans faille. Merci d'avoir cru en moi et d'avoir été là, contre vents et marées, pour m'aider dans ma dure vie de thésard. Les expériences humaines et scientifiques qu'on aura partagées ensemble resteront gravées dans ma mémoire.

De manière générale, cette thèse aura été une expérience formidable. J'ai eu la chance de l'effectuer dans un cadre exceptionnel et dans une ambiance à la fois professionnelle et amicale. Merci donc à tout le personnel du DEPE, et de l'IPHC en général. Toutes ces heures passées sur ma thèse auraient été indubitablement plus difficiles à vivre sans votre présence à vous tous. J'espère plus tard avoir la chance de travailler dans un laboratoire comme celui-là. Merci à tous les chercheurs, ITA et associés : même si des tensions peuvent apparaître, vous êtes une super équipe, sachez-le ! Merci tout particulièrement à Cédric Sueur, Thierry Raclot, Yves Handrich, Jean-Pas-Triste Robin, Nicolas Chatelain, Robin Laesser, Yannick Bertho, Damien Chevallier, Pierre Ulrich, Caroline Hibold, Bernard Thierry, Carsten Schradin, et tous les autres que j'oublie !!!

J'aimerais remercier l'intégralité des chercheurs externes que j'ai pu rencontrer au cours de ces dernières années, et qui m'auront aidé à me lancer dans ma (jeune) carrière scientifique. Il y en a trop pour tous les citer, mais merci à Olivier Duriez, Rémi Choquet, Roger Pradel, Olivier Gimenez, Piotr Tryjanowski, Nathalie Gilbert, Wojciech Kania, Ortac Onmus, Pierre Bize, ...

Mes remerciements également à toutes les personnes liées de près ou de loin au baguage des Cigognes et des Cincles, sans qui rien de tout ce que j'ai pu accomplir n'aurait été possible. Merci donc au CRBPO, et en particulier à Pierre-Yves Henry et Olivier Dehorter. Vous avez été des collaborateurs de qualité et j'espère vous rendre la pareille un jour. Pierre-Yves, merci d'avoir été mon presque « troisième co-directeur », tant ta présence a été précieuse et tes conseils avisés et pertinents. J'espère avoir la chance de continuer à travailler avec toi dans le futur. Je tenais également à remercier le Groupe Cigognes France (en particulier Gérard Wey, Hubert Dugué, Alain Chartier, Jean-Yves Brié, ...), Robert Fohr et Claude Petit pour leurs données de baguage de Cincles, feu Alfred Schierer pour son colossal travail, et tous les bagueurs d'oiseaux de France. Votre passion pure et sincère pour l'ornithologie permet encore aujourd'hui d'accomplir de grandes choses. Merci à vous.

Merci à tout le personnel de la brasserie Meteor à Hochfelden, et tout particulièrement à Nicolas Cabalion, pour l'accueil chaleureux et la collaboration pour la pose des antennes.

Là j'attaque un gros morceau des remerciements, donc accrochez-vous bien : Merci à l'ensemble des doctorants présents, passés et futurs du DEPE. J'ai eu la chance de rencontrer tout un tas de personnes toutes plus formidables les unes que les autres dans ce labo, et je me dois de leur rendre l'hommage qu'elles méritent.

Merci en tout premier lieu à Quentin, qui me supporte depuis un paquet d'années maintenant. Avoir la chance de travailler aux côtés d'un ami rend les choses beaucoup plus aisées au quotidien. Merci d'avoir été l'oreille attentive, l'expert, le bon camarade et même parfois le rival dont j'avais besoin. Je t'ai toujours considéré comme mon meilleur catalyseur intellectuel, celui qui me permet d'avancer dans mes idées et ma réflexion. Reste comme tu es, c'est toujours bon d'avoir quelqu'un de meilleur que soit à ses côtés pour se motiver un peu.

Merci à tous les thésards de ma génération, qui sont certainement les plus fous et les plus géniaux de la Terre. Vous en faites une sacrée bande de potes, je vous jure. Merci à Mathilde pour son soutien indéfectible. Malgré des débuts difficiles, et nos tempéraments sanguins respectifs, j'ai pu en partie apprécier ma présence au DEPE grâce à ta joie de vivre et ton entrain contagieux. Garde toujours la pêche. J'ai hâte de voir la grande scientifique que tu vas devenir. Merci à Xavier, qui doit probablement être la personne la plus foncièrement gentille de toute l'histoire du labo. Accroche-toi gaillard, de bonnes choses finissent toujours par arriver aux méritants comme toi ! Merci à Amandine, pour sa présence et son soutien. Tu vas voir, tu vas aussi y arriver, du haut de tes 1m23 et dans ton rouquinisme étincelant ! Merci à Palmyre, que j'ai appris à connaître en thèse et que je regrette de ne pas avoir vraiment connu plus tôt. T'inquiètes, on va le faire cet article ! Ça sera un honneur pour moi de co-signé un Boucherie *et al.* Merci à Agnès pour son soutien et la tendance naturelle qu'elle a me rentrer dedans sans cesse. Ça fait du bien d'avoir des gens en face qui ont du répondant ! Valeria, obrigado por todos os sorrisos que você me oferecidos. Unidade latino-americana para sempre! Merci à Fanny pour sa présence et l'aide qu'elle a pu m'apporter, notamment pour la partie cartographie (ARGH mon point faible !!). Merci à Mathieu. Malgré les tensions, je ne saurais oublier les moments partagés ensemble. Tu mérites d'y arriver. Courage, tu y es presque !

Bon, tout le monde n'aura pas un remerciement spécial, parce qu'honnêtement je n'ai pas le temps et qu'il commence à se faire tard. Donc, un énorme merci à Jonathan, Philippine,

Robin et tous ceux pour qui je n'ai pas eu la patience d'écrire quelques lignes personnalisées. Je vous aime quand même ne vous inquiétez pas.

Merci aux anciens thésards, qui m'auront encore plus donné envie de leur emboiter le pas. Merci à Antoine et Sophie de m'avoir mis le pied à l'étrier, et merci à Anne-Mathilde, Laure, Amélie, Céline, et les autres. Ça a été une chance d'avoir pu vous côtoyer, tant professionnellement qu'amicalement. Merci à Floriane, que j'aurais aimé connaître plus tôt tant sa présence à mes côtés est appréciable. Tu mérites toutes les bonnes choses qui t'arrive. Vivement que tu repasses par l'Alsace pour nous raconter comment ça se passe au pays des Sumos mangeurs de sushis !!

De très nombreux stagiaires auront également permis d'égayer mes journées au DEPE et de me rappeler d'où je venais. En premier lieu, un gigantesque merci à Virginie, qui aura été un soutien énorme et une compagne de soirées de premier choix. En plus d'être une des personnes les plus drôles que je connaisse, tu es probablement l'une des plus malines. Et pourtant tu ne veux pas faire de thèse. BORDEL je ne comprendrais jamais. En tout cas, je te souhaite le meilleur, et encore félicitations pour ton petit passage par l'Afrique (insérer blague à connotation raciste mais-bon-c'est-pour-rire-rohlala). Merci également à Valentin Pommier et Kevin Da Cunha De Freitas Leal (normalement c'est ça). Les gars vous avez vraiment marqué votre passage au DEPE, rendez-vous compte, on chante encore la cucaracha quand je rentre dans certaines pièces ! Merci les gars, je ne vous souhaite que le meilleur pour la suite. Merci également à Louise, Arthur, Mélanie, et les autres, on aura bien kiffé ensemble. Mes meilleurs vœux pour la suite, sérieusement vous méritez également d'y arriver. Merci également à Victor, Timothée, Batschou, Rita, etc... Quelle promo de gue-din vous avez été bon sang. Que du bon pour la suite je vous souhaite également. Et merci à Nancy pour sa présence et pour son aide providentielle en stat. Ça va être un réel plaisir de te côtoyer de nouveau au DEPE !

Un grand merci général à tous les autres stagiaires qui m'auront accompagné lors de cette thèse. Je n'ai pas encore eu la chance d'en encadrer un officiellement, mais sachez que je vous ais tous considérer un peu comme mes propres ~~enfants~~ stagiaires.

Un grand merci à tous les post-doctorants qui m'auront permis de me rendre compte qu'après la thèse, il y a quelque chose ! Merci tout particulièrement à Vincent, Audrey (même si tu es devenue MCF depuis), Cristian, Christophe, et des tas d'autres que j'oublie surement.

Vous êtes les meilleurs, tant humainement que scientifiquement parlant, ne l'oubliez jamais !!
Que dis-je, vous êtes l'élite !!!

Je tenais tout particulièrement à remercier ma mère, Barbara, et mon père, Guillermo, pour leur soutien depuis mon plus jeune âge (très probablement ma naissance...). Merci Maman de ne pas m'avoir fait prendre de directions qui ne me plaisaient pas, de m'avoir laissé être qui je voulais, toujours avec amour et bienveillance. Merci de m'avoir encouragé à devenir ce que je suis devenu aujourd'hui. Cette thèse est en grande partie la tienne. Merci Papa pour avoir fait de moi le bonhomme que je suis aujourd'hui. C'est toujours dur pour un homme de remercier son père, mais merci pour tout. Tu auras été un artisan de ma réussite, et j'aimerais un jour pouvoir te rendre tout ce que tu as pu me donner.

Je voudrais également remercier mon frère Camilo et mes sœurs, Andrea et Clara. Merci de m'avoir toujours fait garder les pieds sur Terre. Je sais que concrètement ce que je fais ne vous intéresse pas plus que ça, mais merci d'être toujours dans les parages. C'est impossible d'être vraiment malheureux quand on a une fratrie comme celle-là.

De manière plus générale, j'aimerais remercier toutes les membres de ma famille, de Soultz à Santiago du Chili. Ne jamais oublier d'où l'on vient permet de savoir vraiment où l'on va. Merci pour vos pensées et votre présence à mes côtés depuis toujours. Gracias a todos por su apoyo y sus pensamientos (¡Y VIVA CHILE MIERDA!).

"True friends are hard to come by...I need more money."

Bill Watterson – Calvin and Hobbes

Que serais-je aujourd'hui sans tous mes amis extérieurs au labo, soutiens de longues dates pour certains, épaules récentes sur lesquelles pleurer pour d'autres ? Probablement un beau jeune homme riche et travailleur, sobre et intelligent. Je me dois donc de remercier cette longue liste de malades mentaux, théoriciens de l'absurde ou au contraire pragmatiques devant l'éternel qui m'ont modelé et qui ont aidé à faire de moi le mec bizarre qui effraie les enfants que je suis actuellement.

Je voudrais tout d'abord remercier toutes les personnes que j'ai eu la chance de croiser lors de mon cursus universitaire, et qui sont devenus mes amis les plus fidèles et sincères, la source de mes meilleurs souvenirs et les meilleures épaules sur lesquelles pleurer. Merci donc entre autre à Arnaud, Annie, Lionel, David, Patrick, j'en passe et des meilleurs (si votre nom

n'apparaît pas dans cette liste, sachez qu'il est actuellement 2h40 du matin et que j'ai vraiment beaucoup de mal, donc soyez indulgents). J'espère que le futur nous réservera encore de belles choses, et que nous avancerons tous ensemble vers de nouvelles aventures, faites de soirées interminables et de rire pour l'éternité.

J'aimerais remercier mes amis de très longues dates, et qui ne se sont toujours pas décidé à me lâcher la grappe. Nicolas, Yvain et Selma, vous voir régulièrement est un bonheur. On aura traversé les années ensemble, on aura réussi à avoir du boulot pour certains (en fait vous trois), juste des rêves pour d'autres (en fait moi), et j'espère sincèrement que tout cela durera le plus longtemps possible ! Et si cela se fissure, nous n'aurions qu'à appeler le divin maçon pour réparer tout ça !

J'aimerais bien évidemment remercier les meilleurs types que je connaisse, Jordane (J), Geoffrey (Bergey), Adel (Dedel) (les pires surnoms de l'histoire), ainsi que toutes les autres raclures de l'humanité avec qui j'ai passé des heures innombrables dans les meilleurs coupe-gorges de Strasbourg (le Nelson en tête). Je suis une meilleure personne grâce à vous, continuez à être comme ça les gars.

Je voudrais également réserver quelques lignes pour les consanguins les plus cools qu'on trouve par-delà les Vosges. Merci aux Ardennais, les *Summer Breeze* et les soirées dans les salles des fêtes des bleds les plus paumés de l'hexagone (« Boul-au-Bois » bordel !) auront égayé ces quelques années et m'auront permis de souffler en me disant que, au moins, je ne suis pas originaire des Ardennes. Merci également à Rémi et Jason, frères dans le métal et la bière. Je vous souhaite un avenir plein de 5.0, de festivals et de danses de la pluie.

Je ne pouvais pas non plus oublier les quatre gugusses qui me servent de musiciens, dans la formation métal la plus réputée du quartier du Port du Rhin, *Obsoleth*. Les gars, vous m'avez aidé à oublier mon quotidien, à prendre du recul sur ma thèse et sur mon travail en général, et vous m'avez permis de vivre des choses fabuleuses, tant sur le plan musical qu'humain. Alexandre, Sébastien, Sergio et Tomi, c'est une chance de pouvoir jouer avec des musiciens aussi talentueux, merci à vous de me laisser beugler à vos côtés. J'espère encore pouvoir sillonner un peu les routes de France et d'ailleurs en votre compagnie, pour jouer dans des rades paumés et des squats miteux infestés de clochards. Merci les gars. *Stay True, Stay Metal !!* Et au passage un gros merci général à la mafia Kawati et à tous les groupes associés, tous plus tarés les uns que les autres, remplis de gens merveilleusement timbrés. Continuez tous à repousser les frontières musicales, loin du mainstream et des bandes FM !

Sur un ton encore plus léger : Merci à la nourriture et à la bière pour avoir toujours été là pour moi. Merci également à toutes les Cigognes et à tous les Cincles qui ont participé, sans le savoir, à cette thèse. Merci à Steven Spielberg et à son film Jurassic Park pour m'avoir poussé vers la Science. Merci à Charles Darwin et à Richard Dawkins pour l'ensemble de leur œuvre. Un grand merci à tous les musiciens que j'ai écouté lors de cette thèse. Merci à mon chat Kali.

-

Je tenais à réserver les dernières lignes de mes remerciements à la personne la plus importante à mes yeux, et sans qui tout ce que j'ai pu accomplir au cours de ces dernières années n'aurait pas été possible. Merci pour tout Mélissa. Merci d'être là quand il le faut, à chaque instant, les meilleurs comme les pires. J'aimerais pouvoir être un jour à la hauteur de tout ce que tu as fait et fera pour moi et j'espère que l'avenir m'offrira le bonheur de continuer à vivre à tes côtés.

Merci à vous tous, je vous aime !

Articles

Articles présentés dans cette thèse

Articles soumis

- **Rojas, E.R.**, Doligez, B., Henry, P.-Y., Wey, G., France, G.C., Dehorter, O. & Massemin, S. Influence of climatic conditions and density on dispersal in French populations of White Storks (*Ciconia ciconia*). *Journal of Avian Biology* (submitted).
- **Rojas, E.R.**, Sueur, C., Henry, P.-Y., Wey, G., France, G.C., Dehorter, O., Doligez, B. & Massemin, S. A graph-theory approach for analyzing metapopulation dynamics: the case of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in France. *Proceedings of the Royal Society B: Biological sciences* (submitted).

Article en cours de soumission

- **Rojas, E.R.**, Doligez, B., Fohr, R. & Massemin S. A trade-off between survival and reproduction associated to dispersal in a passerine bird, the white-throated Dipper (*Cinclus cinclus*). *Soumission prévue dans Oecologia*.

Articles en préparation

- **Rojas, E.R.**, Doligez, B., Henry, P.-Y., Wey, G., France, G.C., Dehorter, O. & Massemin, S. Climatic conditions and dispersal: impact on the survival of the French populations of White Storks (*Ciconia ciconia*)
- **Rojas, E.R.**, Schull, Q., Fohr, R., Doligez, B. & Massemin S. Genetic correlation between dispersal and body condition in white-throated Dipper (*Cinclus cinclus*)

Article présenté en annexe

- Reichert, S., **Rojas, E.R.**, Zahn, S., Robin, J.-P., Criscuolo, F. & Massemin, S. (2015) Maternal telomere length inheritance in the king penguin. *Heredity*, 114, 10–6.

Article non-présenté dans cette thèse

- Stier, A., Viblanc, V. A., Massemin, S., Handrich, Y., Zahn, S., **Rojas, E.R.**, Saraux, C., Le Vaillant, M., Prud'homme, O., Grosbellet, E., Robin, J.-P., Bize, P. & Criscuolo, F. (2014) Starting with a handicap: phenotypic differences between early- and late-born king penguin chicks and their survival correlates. *Functional Ecology*, 28, 601–611

Communications

Présentations orales

- April 2015 **Rojas, E.R.**, Sueur, C., Henry, P.-Y., Wey, G., France, G.C., Dehorter, O., Doligez, B. & Massemin, S. Metapopulational dynamic of the French White Storks
SFECA 2015. Strasbourg, France.
- Oct. 2014 **Rojas, E.R.**, Doligez, B., Henry, P.-Y., Wey, G., France, G.C., Dehorter, O. & Massemin, S. Exploitation des données de baguage de la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) – Apport en écologie du mouvement et biologie de l'espèce
Réunion annuelle du Groupe Cigogne France. Kerhinet en Brière, France.
- Sept. 2014 **Rojas, E.R.**, Doligez, B., Henry, P.-Y., Wey, G., France, G.C., Dehorter, O. & Massemin, S. Spatial and temporal characteristics of dispersal pattern in French populations of White Stork (*Ciconia ciconia*).
1st International White Stork Conference. Zielona Gora, Pologne.

Posters

- Août 2015 **Rojas, E.R.**, Sueur, C., Henry, P.-Y., Wey, G., Dehorter, O., Doligez, B. & Massemin, S. A graph-theory approach for analyzing metapopulation dynamics the case of White Storks (*Ciconia ciconia*) in France
10th Conference of the European Ornithologist's Union. Badajoz, Espagne.
- Mai 2014 **Rojas, E. R.**, Doligez, B., Henry, P.-Y., Wey, G., France, G.C., Dehorter, O. & Massemin, S. Ringing data help to understand dispersal pattern in the White Stork (*Ciconia ciconia*)
10th Annual Ecology&Behaviour Meeting. Montpellier, France.
- Avril 2013 **Rojas, E. R.**, Reichert, S., Stier, A., Keller, L., Criscuolo, F. & Massemin, S. Telomere length in birds: genetic component and environmental impact.
9th Annual Ecology&Behaviour Meeting. Strasbourg, France.

Avant-Propos

Ce manuscrit de thèse présente les résultats de mes recherches sur la dispersion de la Cigogne blanche et du Cincle plongeur. Ce travail a été effectué au cours des trois dernières années, sur la base de données de baguages obtenues suite à des collaborations avec des personnes et/ou organismes chargés de la gestion de telles données.

Le format que j'ai décidé d'adopter pour présenter ce manuscrit diffère du format classiquement retrouvé dans les thèses soutenues récemment. En effet, j'ai pris la décision de ne pas centrer le manuscrit sur des articles complets, mais plutôt de segmenter les résultats et discussions obtenus de mes cinq articles issus de ma thèse, et de les combiner dans des nouvelles sous-parties correspondantes à leur nature. Ce choix a été fait afin de me permettre d'apporter une vision plus personnelle et cohérente à l'ensemble du manuscrit. De plus, la structure des résultats inhérente à l'approche statistique de Capture-Marquage-Recapture rend délicate la mise en place d'un plan basé sur des articles entiers.

Cette thèse s'articulera donc de la même manière qu'un article scientifique classique. A savoir, une première partie faisant l'état de l'art des recherches sur le sujet et l'ouverture à la problématique de ma thèse (**Chap. 1**), suivie des matériels et méthodes utilisés dans mes analyses (**Chap. 2**). Les résultats seront par la suite présentés et discutés dans trois chapitres successifs (**Chap. 3, 4 et 5**). L'ultime chapitre servira à la fois de discussion générale des résultats, de mise en évidence des limites de mes recherches, ainsi que d'ouverture (**Chap. 6**).

Table des matières

Remerciements

Articles

Communications

Avant-Propos

Chapitre 1 : Introduction et concepts généraux	1
I) Ecologie du mouvement	1
A) Historique de l'étude de l'écologie des mouvements	1
B) Paradigmes et axes d'études actuelles	3
C) Types de mouvements	5
II) La dispersion	8
A) Histoire et définition	8
B) Dispersion chez les oiseaux et lien avec la migration	9
C) Suivi des oiseaux : le cas du baguage	11
III) Déterminants de la dispersion	13
A) Environnement social	13
<i>Compétition entre congénères</i>	13
<i>Reproduction et autres effets positifs de la densité</i>	14
<i>Interactions social et apprentissages</i>	16
B) Environnement non-social	17
<i>Conditions climatiques et disponibilité alimentaire</i>	17
<i>Habitat</i>	19
<i>Prédation/Parasitisme</i>	20

C) Contexte génétique	22
<i>Consanguinité</i>	22
<i>Compétition avec les apparentés</i>	24
<i>Héritabilité</i>	25
D) Différences interindividuelles	27
<i>Condition corporelle</i>	27
<i>Sexe et système d'appariement</i>	28
<i>Age et expérience</i>	30
IV) Conséquences de la dispersion	31
A) Survie	31
B) Succès reproducteur	32
C) Flux génétique	32
D) Métapopulation	33
V) Problématique et objectifs de la thèse	34
Chapitre 2 : Matériels et méthodes	39
I) Description des espèces et sites d'études	41
A) La Cigogne blanche	41
B) Le Cincle plongeur	44
II) Facteurs biotiques et abiotiques	46
A) Conditions climatiques : l'indice d'Oscillation Nord-Atlantique	46
B) Densité et populations	47
C) Conditions corporelles des individus	49
III) Capture-Marquage-Recapture	49

A) Concepts généraux	49
B) Matrices et sélection de modèles pour l'analyse Cigogne blanche	51
C) Matrices et sélection de modèles pour l'analyse Cincle plongeur	54
IV) Héritabilité de la dispersion	58
A) Définition et approche bayésienne par « <i>animal model</i> »	58
B) Décomposition des traits phénotypiques et généalogie	59
V) La théorie des graphes	61
A) Concepts généraux	61
B) Tests statistiques et définitions des indices	61
VI) Approche statistique	63
Chapitre 3 : Causes proximales de la dispersion	65
Résumé	67
I) Densité et comportement dispersif	68
<i>Résultats</i>	68
<i>Discussion</i>	71
II) Influence des conditions climatiques	73
<i>Résultats</i>	73
<i>Discussion</i>	77
III) Influence de la migration	79
<i>Résultats</i>	79
<i>Discussion</i>	81
Chapitre 4 : Dispersion et implication en dynamique des populations	83
Résumé	85
I) Caractéristiques de la métapopulation	86

<i>Résultats</i>	86
II) Liens entre populations	89
<i>Résultats</i>	89
<i>Discussion</i>	90
Chapitre 5 : Contexte évolutif du comportement de dispersion : Survie, succès reproducteur et héritabilité	95
Résumé	97
I) Survie en fonction de la stratégie de dispersion chez la Cigogne blanche	98
<i>Résultats</i>	98
Sélection de modèle	98
Survie	99
Transitions entre statuts de dispersion	103
Conditions climatiques	105
<i>Discussion</i>	106
II) Survie et succès reproducteur en fonction de la stratégie de dispersion chez le Cincle plongeur	110
<i>Résultats</i>	110
Sélection de modèle	110
Survie des adultes	112
Stratégies de dispersion	113
Altitude	114
Succès reproducteur	115
<i>Discussion</i>	117
III) Support génétique de la dispersion : héritabilité et corrélation génétique	121
<i>Résultats</i>	121
<i>Discussion</i>	123
Chapitre 6 : Conclusion générale, limites et perspectives	127
I) Cadre général de l'expression et de l'évolution de la dispersion	129

A) Causes proximales de la dispersion et échelles spatiales et temporelles	129
B) Contexte évolutif de la dispersion	132
C) Migration et dispersion : lien mécanistique et impacts sur la métapopulation	134
II) Limites des études et implications	137
A) Utilisation des données baguages à des fins de recherches scientifiques	137
B) Approche statistique et travail de terrain : l'équilibre instable ?	141
III) Perspectives et recherches futures	143
A) Pléiotropie et prise en compte de la génétique	143
B) Evolution de la dispersion et changements climatiques	144
IV) <i>Explicit</i>	147
Bibliographie	149
Annexes	183
Annexe I	183
Annexe II	190
Annexe III	193
Résumé de thèse	195

Chapitre 1



Introduction et concepts généraux

I) Ecologie du mouvement

A) Historique de l'étude de l'écologie des mouvements

Le mouvement d'un organisme correspond à une modification de son emplacement dans l'espace et le temps. A un certain point de leur vie, la quasi-totalité des êtres vivants pratique un mouvement, qu'il soit la résultante de leur propre locomotion, du transport par des mécanismes physiques ou par des agents organiques (Holyoak *et al.* 2008). Le mouvement, externe ou interne (circulation), fait partie des activités permettant de considérer qu'une entité donnée est vivante, ce qui traduit l'importance que revêt ce phénomène.

Plusieurs anciens ouvrages mettent en avant le fait que l'homme avait déjà observé les mouvements des êtres et déterminé des modèles décrivant ces déplacements. Un des exemples les plus criants est retrouvé dans l'Ancien Testament, où le prophète Jérémie, dans le livre de Jérémie (chapitre 8 verset 7, VIIème siècle av. EC) avance ce qu'on pourrait traduire comme suit : « *Même la cigogne a connu dans les cieux ses saisons, la tourterelle, l'hirondelle et la grue respectent le temps de leur venue; mais mon peuple n'a point connu le droit de l'Eternel* ». Même si la migration d'oiseaux a clairement été décrite par Buffon vers 1780 dans « Histoire naturelle des oiseaux », c'est un des premiers cas de référencement d'une saisonnalité des mouvements des animaux par écrit.

Néanmoins, il faudra attendre Aristote (IVème siècle av. EC) pour qu'un raisonnement scientifique et philosophique soit appliqué sur la question du mouvement des êtres vivants. En effet, dans ces deux traités nommés « *Traité sur le principe général du mouvement dans les animaux* » et « *Traité de la marche des animaux* », Aristote approche la problématique du mouvement des animaux de manière objective, en essayant de déterminer comment ce dernier apparaît et de comprendre sa finalité. La lecture de ces textes, même à l'époque moderne, apporte un éclairage intéressant sur la vision que pouvait avoir à cette époque l'homme sur le monde qui l'entourait, dans un mélange d'approche scientifique et de mysticisme doctrinal.

Depuis, la recherche scientifique s'est intensifiée, et l'ère moderne de la Science voit une accélération importante des découvertes et moyens mis en œuvre. La problématique du mouvement n'étant pas encore entièrement résolue, nombreuses sont les équipes de recherches qui continuent à étudier le mouvement en tant que tel, mais également ses causes et conséquences sur la biologie et l'écologie des êtres vivants.

B) Paradigmes et axes d'études actuelles

Sur plus de 26 000 articles concernant les mouvements, référencés par Holyoak *et al.* (2008), 34% se concentraient sur la mesure du mouvement et/ou le test d'hypothèses pour comprendre les mécanismes sous-jacents. De nos jours, les questions fondamentales que les études tentent de poser ont de plus en plus souvent traits à l'approche mécanistique ou l'approche intégrée, à savoir replacer le mouvement comme une conséquence d'un ensemble de pressions intrinsèques et extrinsèques à l'individu, mais également comme une cause de potentiels effets sur le fonctionnement des êtres et de leurs populations/espèces. Pour résumer les approches actuelles, nous pouvons nous baser sur Nathan & Getz (2008), et déterminer que l'étude de l'écologie des mouvements cherche à répondre à 4 questions fondamentales : 1) Pourquoi se mouvoir ? 2) Comment se mouvoir ? 3) Quand et où se déplacer ? 4) Quelles en sont les conséquences évolutives et écologiques ? L'écologie des mouvements tente donc, au travers de ces quatre questions, de déterminer un schéma global de causes et conséquences proximales et ultimes des mouvements.

Les différents axes d'études permettant de répondre à ces différentes problématiques peuvent être représentés schématiquement afin de mieux comprendre les liens qui les unissent les uns aux autres. Ainsi, les différentes composantes du mouvement, représentées sur la Figure I.1, interagissent entre elles et forment dans leur globalité le paradigme actuel de l'écologie du mouvement.

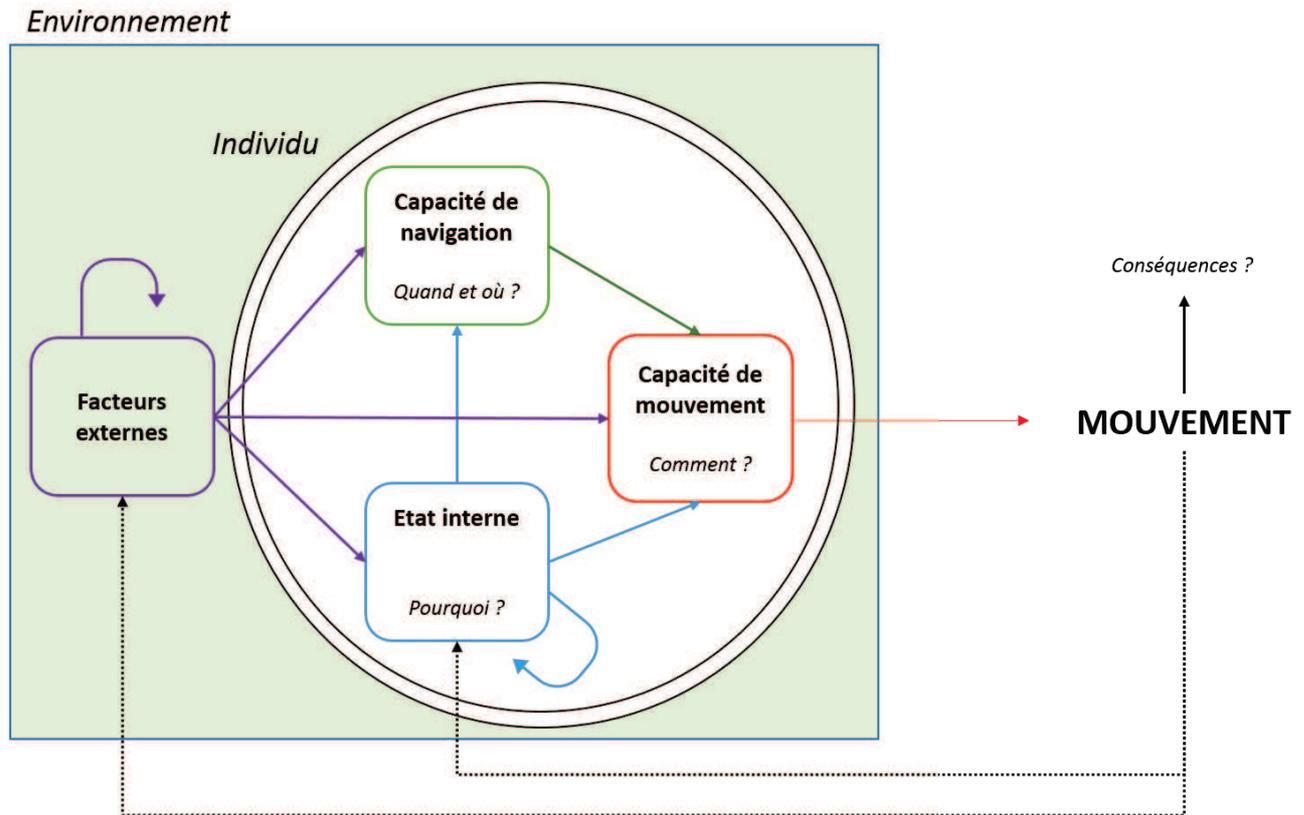


Figure 1.1. Schéma représentant les composantes majeures du paradigme actuel de l'écologie du mouvement. Une flèche indique une influence d'une composante sur une autre.

Trois des quatre questions fondamentales correspondent en réalité à trois composantes majeures. La question du « Pourquoi ? » du mouvement s'explique via l'étude de l'état interne de l'individu, à savoir quels sont les moteurs internes qui vont induire un déplacement (e.g. la faim, la reproduction, l'état physiologique et neurologique, etc.). L'état interne est principalement influencé par l'environnement, mais également par lui-même, notamment par des effets homéostatiques ou plus simplement par la présence d'un système endocrinien, et traduit la motivation qu'à l'individu à réaliser son déplacement. La question « Quand et où ? » se concentre sur l'étude de la capacité de navigation, autrement dit l'ensemble des traits cognitifs et sensoriels permettant l'obtention et le traitement d'informations, conduisant à la faculté de s'orienter correctement dans le temps et l'espace. Les capacités de navigation sont influencées par l'état interne de l'individu, mais également par l'environnement, qui peut modifier ces facultés. La dernière question, le « Comment ? », est abordée par l'étude des capacités de mouvement *stricto sensu*, autrement dit l'ensemble de traits concernant la morphologie ou la biomécanique et qui permet à l'individu de se mouvoir (Nathan & Getz 2008). Cette capacité est influencée par l'ensemble des autres composantes. Dans l'ordre

logique d'articulation, les facteurs externes influencent directement les 3 composantes qui vont déclencher le mouvement. Les déplacements effectués, ces derniers peuvent faire que l'individu change d'environnement, ce qui modifie la nature des facteurs externes et l'état des individus qui avaient poussé initialement au mouvement. La quatrième question, à savoir l'impact du mouvement sur l'écologie et l'évolution des espèces, comprend l'étude des questions soulevées précédemment dans l'optique de la sélection des comportements et des modifications environnementales induisant des pressions sélectives.

Même si l'application du paradigme de l'écologie du mouvement à l'étude de certains mouvements particuliers demeure par certains aspects discutable et à améliorer (voir Baguette, Stevens & Clobert 2014), cette tentative d'unification des approches pour l'étude des mouvements est déjà un premier pas vers une uniformisation des démarches scientifiques et du contexte global des études menées actuellement.

Cependant, les mouvements peuvent s'exprimer de manières totalement différentes, non seulement en fonction de l'espèce, de l'individu ou des conditions que l'on considère, mais également en fonction de l'échelle spatiale et temporelle à laquelle on se place, ce qui conduit à différentes catégories de mouvements.

C) Types de mouvements

Les mouvements se décomposent en différentes familles selon les échelles spatiales et temporelles considérées (Nathan & Getz 2008). Ils peuvent être dus à différents facteurs et avoir des conséquences totalement variées. Les profils de ces déplacements varient en fonction du temps et de l'espace (sauf pour les cas d'évolution fractale de l'activité de mouvement ; Cole 1995), où les motifs temporels des mouvements sont les mêmes à petites ou grandes échelles). On remarque donc qu'un même mouvement, d'un individu donné, ne possède pas les mêmes profils, causes et conséquences en fonction de l'échelle à laquelle on se situe.

Nous pouvons donc classer les mouvements d'un individu en trois catégories distinctes, du plus court au plus long (temporellement et géographiquement parlant), selon la classification effectuée dans Nathan & Getz (2008) (Figure I.2): 1) les mouvements de type « pas », qui concernent le déplacement à l'échelle la plus fine, entre deux positionnements successifs de l'individu ; 2) les phases de mouvements, qui sont constituées d'une série de

« pas » et d'arrêts, réalisée dans le but de compléter un objectif particulier et 3) la totalité des mouvements réalisés de la naissance à la mort de l'individu.

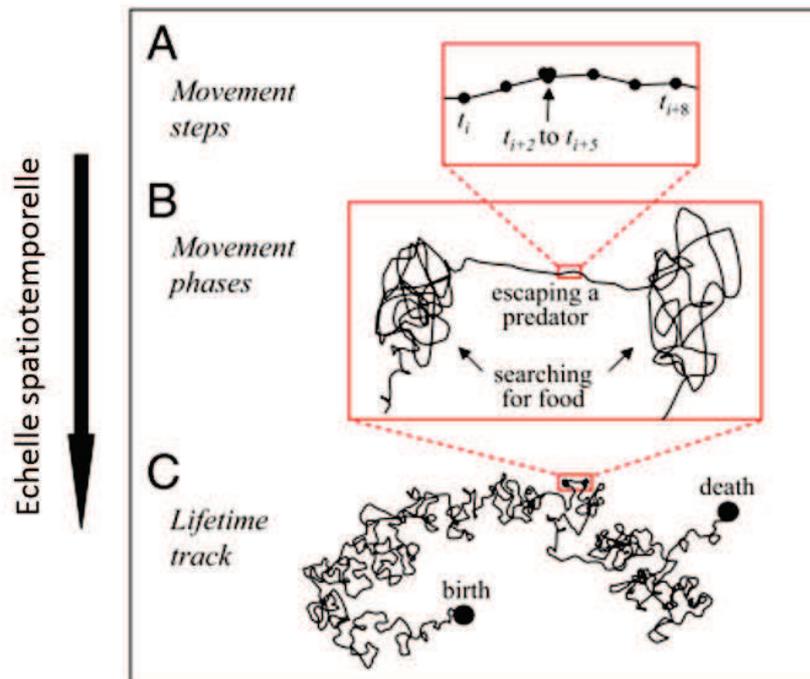


Figure 1.2. Représentation graphique de l'évolution des mouvements suivant les échelles spatiales et temporelles. Les mouvements sont discriminés en trois catégories, les « pas » (A), les phases de mouvements (B) et les mouvements totaux sur la vie de l'individu (C). Issu de Nathan et Gretz (2008).

Les « pas », ou mouvements fins, peuvent être considérés comme l'unité de base du mouvement des êtres, qu'importe la manière qu'ont ces derniers de se déplacer. Ils sont donc considérés ainsi dans les approches par modélisation du mouvement, que ce soit pour les approches stochastiques (Wu *et al.* 2000; Smouse *et al.* 2010) ou dynamiques (Jonsen, Mills-Flemming & Myers 2005; Patterson *et al.* 2008). L'exemple qui permet le mieux de visualiser le rôle des « pas » dans le déplacement est la modélisation du mouvement de type Brownien. La théorie du mouvement Brownien est ancienne, et décrit la nature erratique et aléatoire des mouvements de particules ou d'entités dépendantes du temps, de la position de départ et d'une constante physique dépendante de la particule et de son milieu (Kac 1947). Rapporté par exemple aux animaux, il peut conférer un avantage dans le cas de recherches alimentaires, par exemple dans le cas de prédateurs marins, si les proies sont localement abondantes. Tout déplacement ne sera en réalité, qu'il soit Brownien ou déterminé, pour n'importe quelle entité ou particule, que la résultante d'une combinaison de « pas » sur lesquels agissent des forces

extrinsèques et intrinsèques, modelant ainsi son évolution spatiale et temporelle et conférant *in fine* un motif global complexe au mouvement.

L'ensemble des « pas » réalisés par un individu au cours de sa vie va ainsi conduire à un motif unique traduisant la totalité des déplacements que ce dernier a effectué. De par la complexité du suivi d'un individu de sa naissance à sa mort, les études portant sur ce point précis sont malheureusement peu nombreuses. On peut néanmoins relever certaines études sur les insectes, possédants une durée de vie plus courte que les oiseaux ou les mammifères, comme par exemple chez l'Agrion de mercure (*Coenagrion mercuriale*) (Rouquette & Thompson 2007; Watts *et al.* 2007) ou encore le papillon bleu de Fender (*Icaricia icarioides fenderi*) (Schultz & Crone 2001). L'exemple qui demeure le plus parlant concerne les plantes. En effet, le seul déplacement effectué par la majorité des végétaux est la dispersion des graines, entre le plant originel et la zone de germination, ce qui fait que l'étude de ce phénomène revient en réalité à l'étude de la totalité des mouvements de l'individu durant sa vie (Howe & Smallwood 1982; Cain, Milligan & Strand 2000; Nathan & Muller-Landau 2000; Damschen *et al.* 2008).

Le sujet de cette thèse va porter sur le second type de mouvements, à savoir les phases de mouvements effectuées pour la réalisation d'un objectif. Cette famille de mouvements comprend la majorité des mouvements étudiés, car ces derniers résultent d'impératifs biologiques identifiables et quantifiables, comme la reproduction, la recherche alimentaire ou encore la survie. Ce faisant, de nombreux exemples émanent de la littérature afin d'illustrer ce type de mouvements. Les exemples les plus parlants, appelant à la phénologie et à des larges échelles spatiales et temporelles, ont trait à la **migration**. La migration est le mouvement qu'effectuent les individus entre différentes saisons de l'année, généralement la saison de reproduction et l'hivernage, afin d'éviter les mauvaises conditions environnementales et donc augmenter leur survie. Les individus effectuent ces déplacements de manière cyclique, et reviennent dans la région de départ, ce qui induit que le mouvement s'effectue en deux temps : l'émigration de la zone de départ, et l'immigration pour y revenir. Parmi les exemples les plus extrêmes, on peut citer la Sterne arctique (*Sterna paradisaea*), qui peut effectuer plus de 80 000 kilomètres lors de sa migration entre sa zone de reproduction en arctique et ses différentes zones d'hivernage qui vont de l'Afrique du Sud à l'Antarctique (Møller, Flensted-Jensen & Mardal 2006; Egevang *et al.* 2010).

Mais tous les déplacements ne s'effectuent pas sur des distances et des durées aussi importantes. En effet, dans les cas de recherche alimentaire par exemple, les phases de

mouvements ont lieu à des échelles plus fines, et les motifs qui en découlent dépendent de la stratégie adoptée, de l'espèce et des conditions. Certaines espèces utilisent par exemple ce qu'on peut nommer le « Lévy walk » qui, contrairement au mouvement Brownien, est une stratégie de recherche alimentaire mêlant des phases de recherches aléatoires et des mouvements diffusifs directs et dirigés (Benhamou 2007; Reynolds 2008; Humphries *et al.* 2010).

Dans cette dernière catégorie, un type particulier de mouvements induit des déplacements d'individus pouvant être importants et définitifs, possédant de nombreuses causes, ultimes et proximales, ainsi que des conséquences importantes pour les populations et espèces. L'étude de ces mouvements, appelés « dispersions », sera le propos principal de cette thèse.

II) La dispersion

A) Définition

La dispersion est communément retrouvée dans l'ensemble du vivant. La définition la plus large qui permettrait de prendre en compte l'ensemble des cas de figures serait de définir la dispersion comme un processus qui permet l'éloignement d'une entité par rapport à une zone d'origine. Cette entité peut être un individu, une propagule, mais l'analyse peut également se concentrer au niveau génétique et considérer directement les flux de gènes (Wright 1931). Comme la quasi-totalité des êtres vivants se déplacent à au moins un stade de leur développement, la dispersion peut donc être étudiée chez la très grande majorité des espèces vivantes. Chez les plantes, la dispersion correspond à un déplacement d'une diaspore (spore, graine ou fruit) jusqu'au site de germination (Howe & Smallwood 1982; Cain *et al.* 2000). Après germination, la majorité des plantes ne subira plus de déplacements. Cependant, au sein du règne animal, la dispersion peut s'exprimer de deux manières différentes : la première, qui sera nommée « **Dispersion juvénile** » (traduit de l'anglais « *Natal Dispersal* »), décrit les mouvements faits par les individus entre leur lieu de naissance et le lieu de leur première reproduction ou tentative de reproduction (Greenwood 1980). Cela s'applique aussi bien aux vertébrés (e.g. Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000; Clutton-Brock & Lukas 2012) qu'aux invertébrés (e.g. Harrison 1980; Zera & Denno 1997; Bilton, Freeland & Okamura 2001).

Le deuxième type de dispersion est dit « **Dispersion de reproduction** » (« *Breeding Dispersal* » en anglais), et décrit les mouvements effectués par des individus matures entre deux sites de reproduction de deux saisons de reproductions successives (Greenwood 1980). Comme précédemment, cette dispersion se retrouve aussi bien chez les vertébrés (e.g. Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000; Clutton-Brock & Lukas 2012) que chez les invertébrés (e.g. Harrison 1980; Zera & Denno 1997; Bilton, Freeland & Okamura 2001).

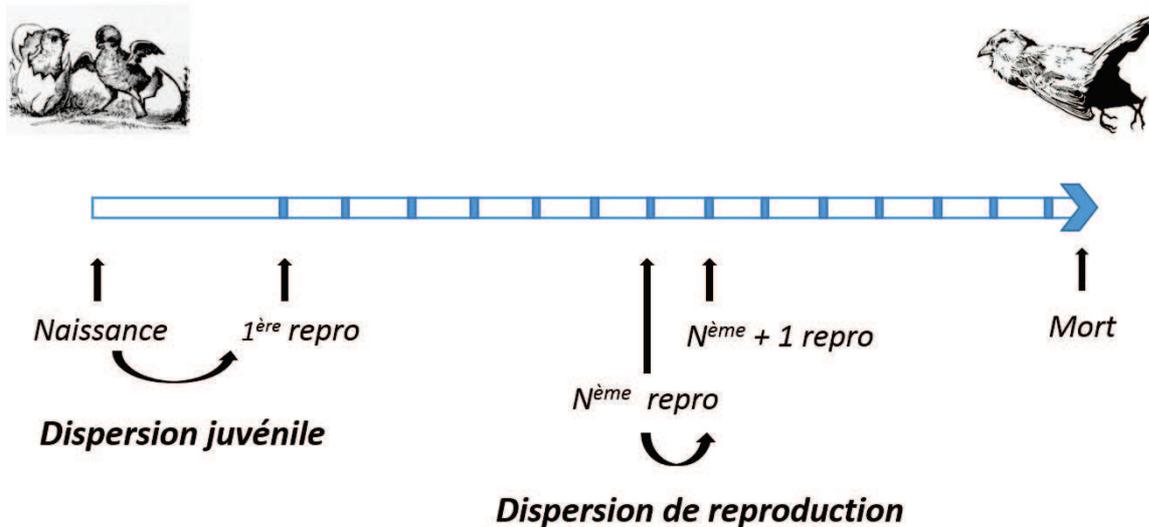


Figure I.3. Représentation schématique de la dispersion par rapport à la durée de vie d'un individu. Chaque trait bleu vertical représente une saison de reproduction, et donc une tentative de reproduction donnée.

B) Dispersion chez les oiseaux – cas des espèces migratrices

Les caractéristiques de la dispersion qui peuvent être déterminées et quantifiées sont la probabilité (le fait de disperser ou non), la distance ainsi que l'orientation de la dispersion. La bibliographie concernant la dispersion des oiseaux est très dense et concerne un nombre extrêmement important d'espèces différentes. Néanmoins, il en ressort d'après Paradis *et al.* (1998) trois motifs communs à toutes les espèces. Le premier est que la fréquence des distributions de distances de dispersion diminue avec la distance, ce qui signifie qu'il y a moins d'individus qui dispersent à grandes distances qu'à faibles distances. Le deuxième motif est que la dispersion de reproduction est moins grande et moins fréquente que la dispersion juvénile. Enfin, le troisième point est que les zones d'études considérées pour

l'analyse des dispersions des oiseaux sont généralement plus petites que la distance de déplacement possible d'un oiseau en une journée (cf. Tableau I.1).

Espèces	Superficie zone d'étude (en km ²)	Source
Aigrette garzette (<i>Egretta garzetta</i>)	1800	Fasola <i>et al.</i> 2002
Bruant à couronne blanche (<i>Zonotrichia leucophrys</i>)	2,8	Morton 1997
Bruant sauterelle (<i>Ammodramus savannarum</i>)	0,917	Anthony, Gill & Small 2013
Chouette tachetée (<i>Strix occidentalis occidentalis</i>)	2200	Blakesley <i>et al.</i> 2006
Cigogne blanche (<i>Ciconia ciconia</i>)	7000	Chernetsov <i>et al.</i> 2006
Conure veuve (<i>Myiopsitta monachus</i>)	6	Martín & Bucher 1993
Epervier d'Europe (<i>Accipiter nisus</i>)	700	Newton 2001
Merle noire (<i>Turdus merula</i>)	1,5	Engler <i>et al.</i> 2014
Mésange charbonnière (<i>Parus major</i>)	2,5	Dingemanse <i>et al.</i> 2003
Petit-duc maculé (<i>Megascops asio</i>)	6,8	Belthoff & Ritchison 1989
Pic à face blanche (<i>Picoides borealis</i>)	1100	Pasinelli & Walters 2002
Pomatostome à calotte grise (<i>Pomatostomus temporalis</i>)	3000	Blackmore <i>et al.</i> 2011
Sittelle torchepot (<i>Sitta europaea</i>)	200	Matthysen <i>et al.</i> 1995
Tétras du Canada (<i>Falci pennis canadensis</i>)	7,5	Keppie & Towers 1992
Tétras sombre (<i>Dendragapus obscurus</i>)	4,64	Hines 1986

Tableau I.1. Exemples de superficies de zones d'études relativement limitées comparativement à la biologie des espèces concernées. Ce tableau expose des études ayant pris en compte des aires d'études plus petites que la distance de vol possible des espèces (dispersion/migration) ou que la superficie de leurs territoires.

Paradis et coll. (1998) arrivent, dans leur étude sur 75 espèces, à émettre certaines généralités concernant la dispersion des oiseaux, et notamment sur les causes proximales possibles. Ces généralités seront pour la plupart discutées et approfondies dans la suite de l'introduction de cette thèse. Néanmoins, on peut déjà annoncer que puisqu'un nombre important d'espèces migre à un moment de leur cycle de vie (plus des deux tiers des espèces des Etats-Unis par exemple (Shackelford *et al.* 2005)), cela induit de nombreuses conséquences sur le comportement dispersif des espèces. En effet, d'après la définition de la dispersion, ce mécanisme peut arriver de manière directe, autrement dit un individu dispersant directement d'un point A vers un point B, mais également indirecte, comme dans le cas des espèces migratrices pour lesquelles la dispersion va se faire au retour de migration sur la zone de reproduction. Cependant, l'influence de la migration sur la dispersion n'a été que trop peu

étudiée, et un réel manque apparaît dans la caractérisation des liens unissant ces deux mouvements. Il est fait cependant état d'une influence potentielle de la migration sur la dispersion, en ce sens où les espèces migratrices dispersent plus loin que les espèces sédentaires (Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000; Dawideit *et al.* 2009). Néanmoins, ce lien apparaît comme corrélatif et la recherche de la causalité entre ces deux mouvements reste encore à déterminer. En effet, des espèces non-migrantes peuvent tout de même s'orienter et disperser (exemple de la Sittelle torchepot, Matthysen *et al.* 1995) alors qu' a contrario, d'autres publications tendraient à montrer que ces deux mouvements sont liés puisque l'orientation des deux processus semble être proche, notamment chez la Cigogne blanche (Chernetsov *et al.* 2006). Certains auteurs, dont Winkler (2005), émettent même l'hypothèse que les mécanismes peuvent avoir évolué l'un par rapport à l'autre. Ainsi, la migration serait potentiellement apparue en conséquence à une extension graduelle de la dispersion suite à des mouvements de recherches alimentaires (Levey & Stiles 1992; Winkler 2005). Au contraire, la dispersion pourrait être un comportement annexe mis en place suite à la présence de structures neurologiques et cognitives permettant la migration (Winkler 2005).

Le besoin de comprendre les liens existants entre dispersion et migration pousse de façon grandissante les études à couvrir l'ensemble du cycle de vie de l'espèce, mais également les évolutions temporelles et spatiales possibles. Une des manières d'y parvenir est le suivi par baguage des populations.

C) Suivi des oiseaux par baguage

Il existe à l'heure actuelle de nombreuses manières de marquer et de suivre les oiseaux au cours de leur vie, allant de l'insertion de puces électroniques (de type RFID), le « *Radio tracking* », les systèmes GSM, les balises Argos qui permettent un suivi par satellites, jusqu'aux balises GPS, plus récentes (Fiedler 2009). Plus récemment, le terme de « *bio-logging* » a émergé pour décrire l'ensemble des techniques et outils utilisés afin de suivre les animaux sauvages à distance et d'enregistrer certains paramètres biologiques, sans nécessité de recapture de l'animal (Ropert-Coudert & Wilson 2005). Ces différentes dispositions autorisent désormais la mise en place de protocoles de suivi d'individus performants sur du long terme (jusqu'à la durée de vie de l'individu) et à grandes échelles (déplacements complets de l'individu), qui permettent d'obtenir un nombre important de données utilisables pour répondre à des problématiques liées aux traits d'histoire de vie de l'espèce ou aux

mouvements, qui étaient jusqu'alors inaccessibles (par exemple l'étude des mouvements de migrations et les comportements en vol, voir Chevallier *et al.* 2010).

Cependant, avant le 19^{ème} siècle, le suivi des oiseaux était extrêmement délicat, et celui d'un individu d'une année à l'autre quasiment impossible. L'absence de méthodes de marquage et de suivis efficaces empêchait alors l'étude de la migration et de la dispersion, ainsi que ses mécanismes sous-jacents. C'est dans ce contexte que le 6 juin 1890 un professeur danois du nom de Hans Christian Cornelius Mortensen (1856-1921) essaya de fixer une bague en métal à la patte de deux Etourneaux sansonnet (*Sturnus vulgaris*) afin de tester une méthode qui permettrait de déterminer l'identité des individus de manière définitive, qu'importe l'endroit et la période de recapture (Preuss 2001). Les deux bagues étaient en zinc, gravées et marquées à l'encre de l'inscription « *Ynglede i Viborg 1890 M* », signifiant que les individus s'étaient reproduits dans la ville de Viborg en 1890. Néanmoins des observations consécutives aux baguages indiquèrent à Mortensen que les bagues étaient probablement trop lourdes, empêchant ainsi les oiseaux de mener des déplacements normaux. Suite à une période de réflexion de 9 années, il relança une campagne de baguages durant l'été 1899 et se servit cette fois-ci de bagues en aluminium marquées « *VIBORG I* ». Il bagua ainsi 165 oiseaux, quasi-exclusivement des adultes, ce qui constitua ainsi la toute première campagne de baguage d'oiseaux. Même si le choix de baguer des Etourneaux a avant tout été fait pour la facilité de capture des individus (dans des nichoirs), il bagua par la suite d'autres espèces, telles des Cigognes blanches, des Hérons cendrés (*Ardea cinerea*) ou encore des Laridés et des Anatidés. Ces idées furent très rapidement reprises à travers l'Europe, puis le monde entier, permettant le développement des réseaux nationaux et internationaux de bagueurs que nous connaissons aujourd'hui (Preuss 2001).

De nos jours, le baguage d'oiseaux continue d'être utilisé à des fins de recherches scientifiques, et son utilisation reste cruciale dans certaines thématiques, notamment pour l'étude des changements climatiques ou l'évolution des zoonoses (Brown & Oschadleus 2009). Cette méthodologie n'est valable que si l'effort de baguage et de relecture est suffisant.

Les données issues de baguages/relectures présentent des imperfections, notamment à cause de leur non-exhaustivité (un individu n'est quasiment jamais relu à chaque occasion tout au long de sa vie, présentant ainsi des absences de contrôles certaines années). Néanmoins, la modélisation statistique permet l'analyse de jeux de données de plus en plus conséquents, multi-spécifiques et l'étude de problématiques (e.g. conservation, utilisation des habitats, ...) pour le moment peu étudiées (Calladine, Robertson & Wernham 2006; Baillie *et*

al. 2009). Les avancées que va connaître la modélisation permettront, et permettent déjà en partie, de passer outre les limites de la méthode de baguage. L'exemple le plus criant, l'approche par capture-marquage-recapture, permet d'ores et déjà d'étudier la survie d'individus bagués sans nécessité de relecture à chaque état (chaque année par exemple).

L'intérêt du suivi des individus et des populations par baguage réside dans un équilibre entre la volonté et la pérennisation des réseaux d'ornithologistes amateurs et professionnels pour la poursuite des programmes de baguage, l'utilisation des techniques d'analyses statistiques adéquates ainsi que des problématiques cruciales ne pouvant être résolues sans utiliser un très grand nombre d'individus, ce qui ne peut être fait avec les balises Argos-GPS. Le baguage permet aussi d'étudier les mouvements à de très grandes échelles spatiales (nationales voire continentales) et temporelles (plusieurs décennies).

III) Déterminants de la dispersion

A) Environnement social : l'art du compromis

La présence de conspécifiques sur une zone donnée semble avoir une importance capitale dans la décision de l'individu de disperser ou non. Une des manières d'appréhender cet effet est de considérer la densité des individus sur un territoire donné, autrement dit le rapport entre le nombre d'individus et l'aire de la zone considérée. Deux revues récentes, concernant les mammifères et les oiseaux (Matthysen 2005; Kim, Torres & Drummond 2009), pointent des effets contradictoires de la densité sur la dispersion : dans certains cas, la densité augmente le comportement dispersif (probabilité et distance) alors que d'en d'autres cas elle le réduit. On peut ainsi dégager deux moteurs principaux du comportement dispersif liés à la densité d'individus : la présence d'autres individus induit une compétition, ce qui augmente la propension à disperser, mais cette présence peut créer des effets bénéfiques vis-à-vis des prédateurs (effet de dilution) ou de la reproduction.

Compétition entre congénères

Historiquement, avec différentes approches corrélatives et expérimentales, les études ont majoritairement mis en avant un effet positif de la densité sur la dispersion, que ce soit chez les invertébrés (e.g. Fonseca & Hart 1996; Byers 2000; Doak 2000; Albrechtsen & Nachman 2001) ou les vertébrés (Léna *et al.* 1998; Catchpole *et al.* 2004; Wauters *et al.*

2004), dont les oiseaux (Nager *et al.* 1996; Negro, Hiraldo & Donazar 1997; Paradis *et al.* 1998). En effet, la relation positive entre densité et dispersion serait mise en évidence dans 87% des études expérimentales (6 études sur 7) et 67% (14 sur 21) des études corrélatives chez les oiseaux d'après l'étude de Matthysen (2005). Certaines approches par modélisation utilisent comme postulat cette relation positive (Travis, Murrell & Dytham 1999).

Selon ces différentes études, une augmentation de la densité locale diminue la fitness des individus présents, ce qui peut conduire à terme à une sélection de la dispersion comme stratégie d'évitement. Cette relation fitness-dispersion pourrait également expliquer pourquoi la dispersion juvénile est largement plus importante (en termes de probabilité et de distances parcourues) que la dispersion de reproduction (Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000). Cette différence de comportement entre les âges sera plus amplement discutée dans la partie « *Age et expérience* » (Chap. 1, III, D).

Bowler et Benton (2005) apportent dans leur revue un éclairage sur la nature des interactions compétitives interindividuelles : elle serait de deux types, les compétitions d'exploitation (effet de la densité sur le capital « ressources » d'un territoire donné) et la compétition d'interférence (effet direct de la densité). Ce dernier point prend en compte les agressions entre individus, connues pour être plus fréquentes quand la densité augmente (voir Metcalfe & Furness 1986; Knell 2009), et qui peuvent avoir des conséquences sur les traits d'histoire de vie des individus, comme la survie ou la fitness (Verhulst & Salomons 2004; Smith & Blumstein 2008).

Reproduction et autres effets positifs de la densité

Cependant, la présence d'individus de la même espèce dans un environnement proche confère certains avantages, ce qui peut induire un effet d'attraction des individus, et donc limiter la dispersion. En effet, les différentes revues sur le sujet avancent des cas de figures où la densité influence négativement la dispersion chez les invertébrés (Kuussaari, Nieminen & Hanski 1996; Roland, Keyghobadi & Fownes 2000), les vertébrés (Wahlström & Liberg 1995; Andreassen & Ims 2001; Støen *et al.* 2006) et en particulier les oiseaux (Pyle, Sydeman & Hester 2001; Kim *et al.* 2009).

Un des avantages non-négligeables de la présence de conspécifiques est la possibilité de trouver des partenaires, et donc de se reproduire. Même avec une forte densité, les individus préfèrent rester là où se trouvent de potentiels partenaires sexuels (Wagner 1993; Danchin & Wagner 1997; Doligez *et al.* 2003). La présence de conspécifiques peut

également, chez certaines espèces à caractère grégaire, conduire à une diminution de la dispersion, ou à une augmentation de la dispersion à partir de zone faiblement peuplée. Ce phénomène peut être lié à l'avantage de l'agrégation sociale (effet de dilution ou de vigilance face aux prédateurs (Clark & Robertson 1979; Elgar 1989), recherche alimentaire améliorée en groupe (Clark & Mangel 1986)) ou à l'utilisation de groupes d'individus comme indicateur de disponibilité de ressources (partenaires sexuels, alimentaires) (Matthysen 2005).

Ces effets contraires de la densité sont décrits par l'effet Allee. Ce dernier décrit d'abord une relation positive entre la densité des individus d'une espèce donnée et les composantes de la fitness (Courchamp, Clutton-Brock & Grenfell 1999; Stephens & Sutherland 1999) et ensuite une diminution de la fitness quand la densité augmente (Figure I.4).

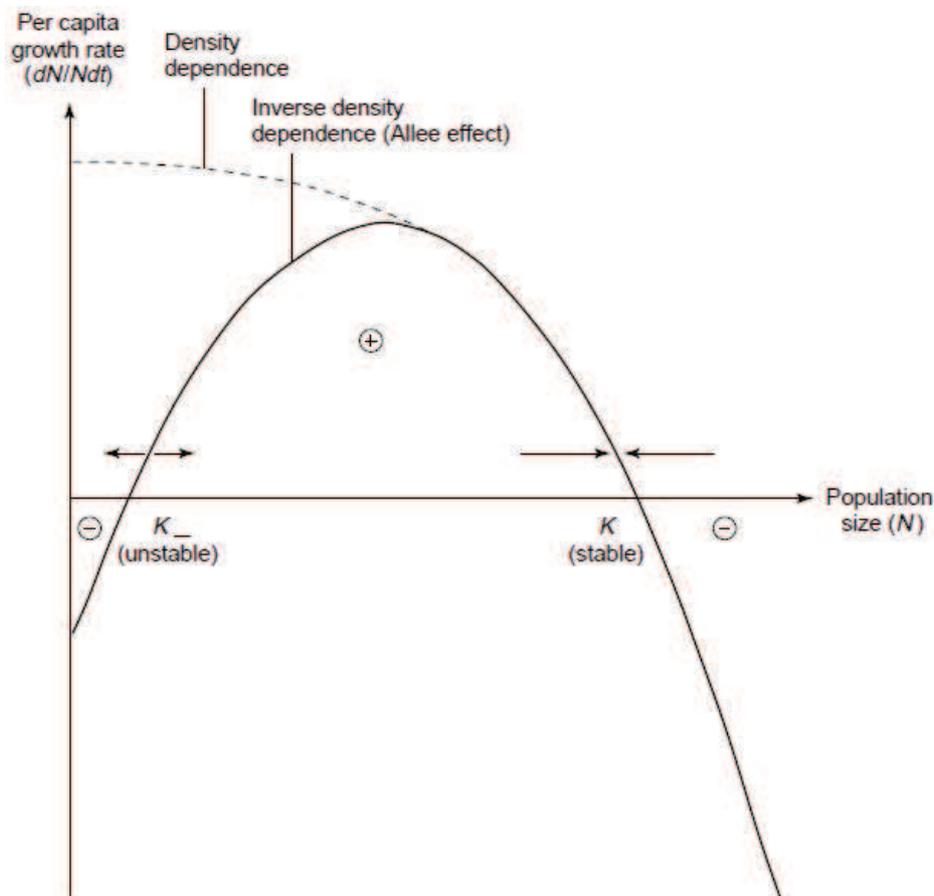


Figure I.4. Représentation graphique de l'effet Allee sur le taux de croissance des populations issues d'une population théorique de taille N . L'effet est transposable sur d'autres composantes de la fitness, telles la survie ou le succès reproducteur. Figure issue de Courchamps et al. (1999).

L'effet Allee concerne généralement la survie ou la reproduction des individus, mais une étude portant sur la dispersion du Fou à pieds bleus (*Sula nebouxi*) (Kim *et al.* 2009) prouve que les conclusions précédentes peuvent être transposées aux mouvements qu'effectuent les individus. En effet, cette étude met en évidence une structure en « U » de la courbe liant dispersion et densité : pour une densité faible, les individus dispersent plus souvent, afin de se retrouver dans des zones à plus fortes densités. Ce phénomène est explicable par la reproduction : un individu qui ne disperse pas dans cette situation verra son nombre de partenaires sexuels potentiels diminuer, limitant ainsi son succès reproducteur. En revanche, pour une densité élevée, la dispersion augmente positivement. Cela indique que la compétition entre individus prend le dessus, et donc diminue la fitness des individus ne dispersant pas. La dispersion devient alors la stratégie la plus intéressante. C'est donc dans une zone à densité modéré que la dispersion serait la plus faible, un compromis entre la possibilité de trouver à la fois un partenaire et de ne pas devoir faire face à une forte pression de compétition.

Ces principes démontrent parfaitement la complexité des liens qui peuvent unir densité et dispersion, qui ne sauraient être simplement linéaires. Il faut prendre en compte non seulement les avantages à vivre en groupes, mais également les inconvénients qui en découlent, ainsi que des facteurs dépendant des espèces, populations et individus. La dispersion, comme souvent, est la résultante de cet équilibre instable, expliquant en partie pourquoi ce comportement apparaît de manière si variable dans la nature.

Interactions sociales et apprentissage

La présence de conspécifiques dans un groupe social a certes des impacts liés à leur simple présence, comme énoncé précédemment, mais les relations interindividuelles ne sont pas à négliger. En effet, les rapports que peuvent entretenir les vertébrés supérieurs les uns avec les autres au sein de leur groupe, au travers de phénomènes d'apprentissage, d'affinité ou de tempérament, peuvent influencer l'écologie des mouvements et notamment les comportements dispersifs des individus (e.g. Boulinier & Danchin 1997; Chernetsov, Berthold & Querner 2004; Slagsvold & Wiebe 2011). Historiquement, la question du rôle de l'apprentissage dans les mouvements est apparue relativement tôt dans les recherches en écologie des mouvements. En effet, des expériences sur la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) réalisées dans les années 1930, où des individus juvéniles inexpérimentés étaient maintenus lors du départ en migration et relâchés dès lors que les individus matures étaient déjà partis,

tendent à prouver que ces derniers arrivent à retrouver les zones d'hivernage de manière innée, sans l'aide d'individus expérimentés (Schüz 1949). Néanmoins, d'autres analyses sur la même espèce ont nuancé ce résultat (Schüz 1950; Chernetsov *et al.* 2004), impliquant effectivement une origine génétique non-négligeable à l'orientation de migration, mais en y adjoignant un rôle des interactions sociales avec des individus plus expérimentés pour s'orienter. Dans le cas de Chernetsov, Berthold & Querner (2004), cette conclusion émane suite à deux expériences, une d'isolement des juvéniles, et l'autre de déplacements des individus, deux approches classiques pour déterminer l'origine de l'orientation de la migration. La théorie actuelle pour expliquer ce phénomène combine un effet de l'innée et un effet des interactions sociales avec des individus plus expérimentés, qui pousseraient les juvéniles à les suivre (Mouritsen & Mouritsen 2000). Ces conclusions ont également été émises pour des expériences concernant la Fauvette des jardins (*Sylvia borin*) (Gwinner & Wiltschko 1978) et la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) (Helbig, Berthold & Wiltschko 1994), tendant ainsi à leur généralisation à d'autres espèces migratrices.

D'autres travaux concernant l'orientation de la migration chez l'oiseau, et *a fortiori* de la dispersion, ont également montré un rôle prédominant des interactions sociales au travers de la constitution de groupes d'individus, que ce soit par un approche modélisatrice (Wallraff 1978) ou expérimentale (Tamm 1980). En effet, les groupes d'individus s'orientent mieux que les individus seuls, soulignant donc un rôle majeur dans le déplacement de la part des interactions interindividuelles.

Il semblerait donc qu'il faille également considérer l'aspect social dans le déplacement des individus, en particulier chez les oiseaux. L'expression la plus évidente de cet effet semble se retrouver dans l'orientation du mouvement, qui sera également un aspect considéré dans cette thèse. La personnalité des individus serait également à prendre en compte, dès lors qu'il a été prouvé qu'elle influence la dispersion chez les animaux, vertébrés (Cote & Clobert 2007) ou non (Cote *et al.* 2010), et en particulier chez les oiseaux (Dingemanse *et al.* 2003; Quinn *et al.* 2011; Korsten *et al.* 2013). Cependant, ce point précis ne sera pas traité au cours de cette thèse.

B) Environnement non-social

Conditions climatiques : effets directs et indirects

L'environnement agit sur les espèces de diverses manières, directes et indirectes. Chez les vertébrés supérieurs, dont les oiseaux, les conditions climatiques influencent grandement la distribution spatiale des populations (Pearson & Dawson 2003; Perry *et al.* 2005; Hijmans & Graham 2006) et la survie des individus (Walther *et al.* 2002; Sandvik *et al.* 2005). Une part notable des effets des modifications climatiques, importantes au cours des dernières décennies (+0.6°C sur les températures moyennes enregistrées au cours du dernier siècle selon Walther *et al.*, 2002), portent sur la phénologie (Ottersen *et al.* 2001; Stenseth *et al.* 2002; Stenseth & Mysterud 2002; Engen *et al.* 2005; Studds, Kyser & Marra 2008), notamment sur les ressources trophiques disponibles pour les individus (Rosenzweig & Parry 1994; Ottersen *et al.* 2001).

Travis *et al.* (2013) ont passé en revue les liens entre le comportement de dispersion et les changements climatiques, en distinguant les trois phases du mouvement : l'émigration (l'initiation de la dispersion), le transfert (le déplacement *stricto sensu*) et l'immigration (l'installation). Ils ont dressé dans un tableau synthétique l'ensemble des effets des changements climatiques sur la dispersion de divers taxons, ce qui permet d'entrevoir l'ensemble des effets potentiels. Pour résumer, parmi les causes directes de la dispersion liées aux conditions climatiques, les plus classiquement retrouvées dans la littérature sont la température (e.g. Lotan, Fine & Benhillel 1994; Dullinger, Dirnböck & Grabherr 2004; Studds *et al.* 2008; Parn *et al.* 2012; Delattre *et al.* 2013; Travis *et al.* 2013), les caractéristiques du vent (e.g. Robertson & Kinsky 1972; Thomas, Brain & Jepson 2003; Weimerskirch, Åkesson & Pinaud 2006), les précipitations (e.g. Molteno & Bennett 1902; Fitt *et al.* 1986; Jiguet, Doxa & Robert 2008; Roche *et al.* 2012) ou encore la couverture neigeuse/la glace (e.g. Geffen *et al.* 2007; Schwartz *et al.* 2009).

Parmi les conséquences indirectes des changements climatiques sur la dispersion, la disponibilité alimentaire semble prédominer. En effet, pour certains auteurs (Gardner *et al.* 2011), les changements des conditions climatiques semblent influencer les espèces et les individus de trois manières majeures : les modifications de la phénologie, de la distribution des espèces et les changements de conditions corporelles, majoritairement en les diminuant (Gardner *et al.* 2011). La condition corporelle des individus a certes une origine partiellement génétique (Gosler & Harper 2000; Merilä, Kruuk & Sheldon 2001), mais est également la résultante de la disponibilité alimentaire (Altmann *et al.* 1993; Oro & Furness 2014). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que des conditions défavorables vont conduire à une

diminution des ressources alimentaires, rendant la dispersion coûteuse et risquée pour les individus, limitant ainsi ce comportement.

Néanmoins, considérer le climat avec tous ses aspects dans les analyses s'avère délicat, de par la multitude de facteurs qui le composent. Afin de pallier à ce problème, des indices ont dernièrement émergé afin de prendre en compte un effet global du climat. Ces indices permettent de traduire des effets agissant à des échelles larges d'un point de vue spatial et temporel, et qui affectent la biologie des espèces. On pourra ainsi citer en exemple l'Oscillation australe-El Niño (ENSO), qui est un indice basé sur des oscillations de températures de surface de l'eau au niveau de l'Océan Pacifique (Philander 1983). Cet indice reflète de nombreuses modifications, telles celles des pressions atmosphériques, des précipitations, des vents, etc. (Ropelewski & Halpert 1987), et il a déjà été montré que cet indice peut être relié à des modifications des écosystèmes, de la biologie et des traits d'histoire de vie de nombreuses espèces (par exemple, Glynn W. (2004) passe en revue les effets de l'indice ENSO durant les années 1982-1983 sur les écosystèmes côtiers).

L'indice équivalent correspondant à la zone biogéographique européenne est l'indice d'Oscillation Nord-Atlantique (NAO). Il décrit les différences de pressions atmosphériques normalisées au niveau de la mer entre Lisbonne (Portugal) et Reykjavik (Islande) pour chaque jour, moyennées par mois, et traduit de manière cohérente les conditions climatiques moyennes en Europe de l'Ouest et en Afrique du Nord (Hurrell, Kushnir & Visbeck 2001; Ottersen *et al.* 2001). Cet indice, comme le précédent, a déjà été corrélé avec l'écologie de certaines espèces (Ottersen *et al.* 2001; Stenseth *et al.* 2003), notamment aviaires (Hüppop & Hüppop 2003; Sandvik *et al.* 2005), avec des effets sur la survie (un indice indiquant des bonnes conditions climatiques induira une meilleure survie) et la phénologie des individus.

Ces indices traduisent les évolutions climatiques à des échelles importantes, ce qui permet leur prise en compte dans les analyses. En effet, les espèces se déplaçant sur des longues distances (au niveau continental (Muster *et al.* 2009), voire planétaire comme chez la Sterne arctique (Egevang *et al.* 2010)) avec des zones différentes d'habitat (soit hivernage, soit reproduction) comme chez les espèces migratrices par exemple, rendent l'analyse des effets climatiques délicate. L'utilisation de ces indices permet donc leur prise en compte, tout en limitant le nombre de facteurs à considérer dans les analyses statistiques.

Habitat

Les habitats d'une espèce peuvent varier en structure, en quantité et en qualité sur un territoire, ce qui peut à terme fortement influencer le comportement de dispersion des individus entre différents patchs d'habitat (Pither & Taylor 1998; Bonte *et al.* 2003). En effet, les individus ont plus tendance à se déplacer dès lors que l'environnement aux alentours semble plus hospitalier (Kuussaari *et al.* 1996; Moilanen & Hanski 1998; Haddad 1999).

En effet, les caractéristiques des patchs, notamment leur taille et leur degré d'isolation, influencent grandement le taux de dispersion de l'espèce : plus un patch est petit (Kuussaari *et al.* 1996; Schtickzelle & Baguette 2003) et proche d'autres patchs, plus la probabilité qu'auront les individus de disperser est grande. L'effet de l'isolement du patch dépendra de la capacité des individus à le détecter (Conradt, Roper & Thomas 2001; Bowler & Benton 2005). L'effet de la taille du patch dépend en réalité d'un effet « bordure », qui conduit les individus les plus proches du bord à disperser plus facilement. Un petit patch présente en effet un rapport bordure/surface plus important, augmentant donc la probabilité qu'auront les individus de se trouver au bord, et donc de disperser (Stamps, Buechner & Krishnan 1987; Kindvall & Petersson 2000; Crone, Doak & Pokki 2001).

Enfin, la présence de corridors écologiques entre les patchs d'habitats, permet une meilleure connectivité du réseau global (Beier & Noss 1998). Il a ainsi été démontré que les corridors augmentaient le nombre de mouvements, en particulier chez les mammifères (Coffman, Nichols & Pollock 2001; Lees & Peres 2008) et les oiseaux (St. Clair *et al.* 1998; Lesley, Michael & Pater 1999; Lees & Peres 2008). Même si Haddad *et al.* (2003) émettent une réserve en recentrant l'effet des corridors sur les directions des mouvements plutôt que sur leurs occurrences, Gilbert-Norton *et al.* (2010) maintiennent que les corridors augmentent la probabilité d'observer des mouvements d'individus. En tout état de cause, les corridors semblent jouer un rôle crucial dans la dispersion et les mouvements inter-habitats en général.

Prédation/Parasitisme

La prédation et le parasitisme décrivent une interaction interspécifique de même nature (positive/négative), conduisant à des bénéfices d'un organisme (le prédateur/le parasite) au détriment d'un autre (la proie/l'hôte).

Concernant la **prédation**, les études sur le sujet tendent à montrer qu'elle augmenterait la probabilité de disperser, chez les oiseaux (Powell & Frasc 2000; Hakkarainen *et al.* 2001) qui seraient capables de manière innée de détecter les prédateurs (Amo, Visser & Oers 2011), mais également chez d'autres espèces (Cronin, Haynes & Dillemath 2004; Meng, Sabelis &

Janssen 2012; Baines, McCauley & Rowe 2015). Néanmoins, il existe des cas de figures où la dispersion n'est pas la stratégie la plus adaptée face à la prédation. En effet, face à un prédateur dont la distribution est très large ou face à l'obligation de traverser des zones à risques lors des mouvements de dispersion, ce comportement n'apparaît plus comme apte à maintenir les individus en vie (Weisser 2001; Heg *et al.* 2004; Yoder, Marschall & Swanson 2004). Par exemple, l'étude de Heg et collaborateurs (2004) montre l'intérêt de limiter le comportement de dispersion face à une pression de prédation croissante. En augmentant artificiellement la pression de prédation à laquelle est soumise une population de Cichlides Daffodil (*Neolamprologus pulcher*), ils ont réussi à prouver que les individus étaient plus à même de rester groupés dans leur abris, limitant ainsi le comportement de dispersion (Heg *et al.* 2004). Ce résultat est toutefois à nuancer, sachant qu'en fonction des proies et des prédateurs considérés, les individus qui se regroupent peuvent faire une cible de choix, induisant donc une meilleure probabilité de survie aux individus dispersants (Botham *et al.* 2005).

La différence entre les études concernant le lien entre la pression de prédation et la réponse comportementale pourrait trouver une partie de son explication dans la personnalité des individus. En effet, il a été démontré chez les espèces animales (Bell & Sih 2007; Harris *et al.* 2010; Jones & Godin 2010; Cote *et al.* 2013), et en particulier chez les oiseaux (Quinn & Cresswell 2005; Quinn *et al.* 2012), que la réponse à la prédation dépendait de la personnalité des individus.

Ainsi, en reprenant la classification de Weisser (2001), nous pouvons dégager trois effets potentiels de la prédation sur la dispersion : 1) la prédation promeut la dispersion (afin d'échapper aux prédateurs) ; 2) la prédation promeut la non-dispersion (car les prédateurs induisent un risque par rapport à la dispersion) et 3) la prédation, en fonction de son intensité, conduit à une réponse comportementale dépendant de la personnalité des individus mais également des conditions du milieu.

Concernant les **parasites**, on peut considérer qu'ils influencent principalement la qualité des patches d'habitats potentiels (Boulinier, McCoy & Sorci 2001). En effet, la présence de parasites en recherches d'hôtes ou d'individus infestés a tendance à diminuer la fitness des individus, en augmentant le risque pour ces derniers de devenir des hôtes (Møller 1987; Lehmann 1993; Johnson *et al.* 2008). Nous pouvons en réalité distinguer deux dispersions différentes consécutives à cette dynamique interspécifique : la dispersion de l'hôte

et la dispersion du parasite (qui ne sera pas traitée ici), les deux étant intrinsèquement liées (Boulinier *et al.* 2001). De nombreuses études se sont donc concentrées sur une relation spécifique hôte-parasite afin de déterminer le lien direct entre la charge parasitaire et le comportement dispersif. Ainsi, Brown et Brown (1992) ont prouvé que la présence d'ectoparasites de types puces (*Ceratophyllus celsus*) et de cimicidés (*Oeciacus vicarius*) augmentait la probabilité de dispersion juvénile chez l'Hirondelle à front blanc (*Petrochelidon pyrrhonota*). Un cas similaire entre la tique *Ixodes uriae* et la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) prouve que la présence de parasites augmente la probabilité de dispersion de reproduction chez l'hôte (Boulinier *et al.* 2001).

Il a par ailleurs été prouvé que les dynamiques parasites-hôtes sont influencées par la dispersion (Pérez-Tris & Bensch 2005), au point d'influencer directement la virulence du parasite (Boots & Sasaki 1999) et l'adaptation de l'hôte (Gandon *et al.* 1996). *In fine*, la coévolution hôte-parasite est influencée et influence réciproquement la structure et la dynamique de métapopulations des espèces (Ebert, Hottinger & Pajunen 2001; Thrall & Burdon 2006; Altermatt, Hottinger & Ebert 2007).

Au final, même si les deux relations interspécifiques, **parasitisme** et **prédation**, présentent toutes les deux un coût certain pour l'animal cible (qu'il soit proie ou hôte), les deux mécanismes n'induisent pas nécessairement la même réponse comportementale.

C) Contexte génétique

Consanguinité

La consanguinité est un terme utilisé pour décrire la résultante d'une reproduction entre deux individus apparentés. Le taux de consanguinité d'un individu décrit le degré d'apparentement de ses deux parents : plus le taux est élevé, plus le lien de parenté entre ses deux parents est important. *Stricto sensu*, le taux de consanguinité décrit la probabilité qu'ont deux allèles d'un locus donné d'un individu d'être identique par ascendance (Szulkin *et al.* 2013).

Un des principaux effets délétères de la consanguinité est la dépression endogamique ou dépression de consanguinité. Différentes approches expérimentales concernant la reproduction entre apparentés, tant sur les animaux (Ralls, Ballou & Templeton 1988; Crnokrak & Roff 1999; Daniels & Walters 2000; Kruuk, Sheldon & Merilä 2002) que sur les plantes (Schemske & Lande 1985; Byers & Waller 1999; Crnokrak & Roff 1999), ont prouvé

que cette dépression était une réalité qui se traduit par une fitness réduite des descendants (Pusey & Wolf 1996). En effet, il apparaît des phénotypes récessifs dont certains gènes homozygotes sont délétères pour l'individu, d'un point de vue de la survie ou de la reproduction. Pusey et Wolf (1996) ont passé en revue les différentes stratégies mises en place par les animaux pour éviter ce phénomène de dépression endogamique. Parmi ces stratégies, nous pouvons noter la reconnaissance et l'évitement des apparentés comme partenaires sexuels potentiels (Beecher 1988; Blouin & Blouin 1988; Dobson *et al.* 1997), un retardement ou une suppression de la reproduction des juvéniles par rapport aux parents (Blouin & Blouin 1988; Dewsbury 1988; Wolff 1992) ou encore la mise en place de copulations extra-couples/-groupes, comme chez le Loup d'Abyssinie (*Canis simensis*) avec des reproduction extra-meutes (Sillero-Zubiri, Gottelli & Macdonald 1996) ou encore chez la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), où les reproductions extra-couples contrent les effets néfastes de la monogamie sociale vis-à-vis des risques de consanguinité, en augmentant au final la fitness de la descendance (Foerster *et al.* 2003). Une autre stratégie sélectionnée est la dispersion, qui permet l'éloignement des individus de leur lieu de naissance et donc de leurs apparentés (Bengtsson 1978; Pusey 1987; Wolff 1992; Lambin 1994; Szulkin & Sheldon 2008; Hardouin *et al.* 2015). Il demeure cependant difficile de correctement discriminer les causes ultimes de la dispersion, en ce sens où différencier les effets de la consanguinité et de la compétition entre apparentés sur la propension à disperser s'avère délicat (Pusey 1987; Perrin & Goudet 2001).

Bowler et Benton, dans leur revue des causes et conséquences de la dispersion (2005), avancent que l'étude des causes proximales (notamment sociales) pourrait servir de support pour la compréhension des causes ultimes. L'hypothèse veut qu'une espèce appliquant une stratégie de dispersion liée à la présence d'apparentés du sexe opposé indiquerait de manière ultime un évitement de la consanguinité (Lambin 1994; Gundersen & Andreassen 1998). De la même manière, si le moteur ultime est la compétition entre apparentés, les deux sexes devraient présenter un comportement de dispersion, lié au nombre d'individus proches génétiquement à proximité (Léna *et al.* 1998; Costello *et al.* 2008; Trinkel *et al.* 2010). Néanmoins, les auteurs notent que ces prédictions sont vraies uniquement chez les animaux capables de reconnaître des apparentés, ce qui n'est pas le cas de toutes les espèces.

Les mécanismes ultimes exacts concernant la consanguinité sont donc difficiles à caractériser, mais font partie des facteurs influençant de manière indiscutable le

comportement dispersif présent chez les espèces animales, ce qui oblige à en tenir compte dans les analyses.

Compétition avec les apparentés

Comme soulevé précédemment, la présence de conspécifiques peut avoir une influence soit positive (pour la reproduction), soit négative (effet de compétition pour les ressources). Néanmoins, parmi ces individus se retrouvent très souvent des individus apparentés. En effet, à chaque saison de reproduction, des individus naissent là où leurs parents vivent et se reproduisent, augmentant ainsi le nombre d'individus sur la zone. Ces individus possèdent tous des besoins en termes de ressources, mais étant apparentés, possèdent également des gènes en commun. La littérature sur le sujet tend à prouver que la compétition avec les apparentés conduit à une augmentation de la dispersion, tant pour les approches théoriques par modélisation (Hamilton & May 1977; Frank 1986; Gandon 1999; Heino & Hanski 2001; Lambin, Aars & Pieltney 2001; Leturque & Rousset 2002; Bach *et al.* 2006) que pour les approches plus empiriques (Lambin *et al.* 2001). Dans ce dernier cas, l'effet de la compétition entre apparentés est distinguée de l'évitement de la consanguinité par la mise en évidence d'une dispersion des individus de sexe identique d'une même portée en lien avec la taille de cette dernière (Ribble 1992; Jacquot & Vessey 1995).

Le modèle de fitness inclusive (Frank 1986; Taylor 1988; Gandon 1999; Lambin *et al.* 2001; Perrin & Goudet 2001) a été établi afin de déterminer le lien entre la dispersion et l'apparentement, en approximant l'intensité de la compétition des apparentés (Bach *et al.* 2006). En effet, la fitness inclusive permet également d'interpréter le comportement de dispersion, cette fois-ci non pas en se concentrant sur les individus mais sur les gènes qu'ils portent. Un individu qui dispersera sera donc un individu qui va réduire la compétition pour ceux restant dans la population. Si cette population est constituée en partie d'apparentés, ce comportement va donc permettre d'augmenter leur survie, en limitant la compétition vis-à-vis des ressources alimentaires, et *in fine* d'augmenter leurs fitness, favorisant ainsi la transmission de gènes communs (Taylor 1988, 1992). Ce faisant, la compétition aura lieu entre individus non-apparentés dans différents sites plutôt qu'entre individus apparentés sur leur site de naissance (Bowler & Benton 2005). Ce phénomène de fitness inclusive a déjà été mis en évidence chez certaines espèces d'insectes (Mondor & Roitberg 2004), d'oiseaux (Richardson, Burke & Komdeur 2003) et même de mammifères (Creel & Waser 1994).

En réalité, la sélection du comportement va résulter d'une balance entre le bénéfice du trait en termes de fitness inclusive et le coût direct de fitness pour l'individu (Hamilton 1964; Bowler & Benton 2005). De plus, certaines études ont également souligné l'impact de certains facteurs, dont la distance de dispersion (Rousset & Gandon 2002), le nombre et la structure des patches (Gandon & Rousset 1999) ainsi que leur densité sur la structure des liens de parentés au sein des populations (Bowler & Benton 2005).

A contrario, pour certaines espèces, il a également été relevé que la présence d'individus proches généalogiquement parlant au sein d'un même patch pouvait avoir un effet positif. En effet, chez certaines espèces, de la coopération pour la reproduction peut être mise en place. Des individus non-reproducteurs peuvent aider des individus (généralement apparentés) à se reproduire (Komdeur 1994; Clutton-Brock 2002; Covas *et al.* 2006), augmentant ainsi leurs fitness inclusive. Cette aide permet d'augmenter le succès reproducteur des individus (Mumme 1992), leur survie (Meade & Hatchwell 2010), leur fitness (Armitage & Schwartz 2000; Field, Cronin & Bridge 2006), voire joue sur les comportements interindividuels comme la diminution des agressions (Brown & Brown 1993).

Héritabilité

L'héritabilité de la dispersion intéresse de plus en plus d'équipes de recherche essayant de déterminer si la variation interindividuelle de ce comportement peut avoir une composante génétique. L'héritabilité est définie comme la part de la variance d'un trait phénotypique (ici la dispersion) expliqué par la génétique. Ce concept trouve ses origines dès les prémices de la recherche sur la transmission de caractères. En effet, dès les premières analyses mettant en évidence des ressemblances de caractères entre apparentés, a également été soulevé le fait que des différences interindividuelles apparaissaient, soulignant déjà l'existence de différentes composantes dans la variance d'un trait au sein d'une population. On pourra ainsi citer Sir Francis Galton, qui dès 1889 indiquait « *Natural peculiarities are apparently due to two broadly different causes, the one is Family Likeness and the other is Individual Variation* » et concluait « *It will soon be understood how the conditions that produce a general resemblance between the offspring and their parents must at the same time give rise to a considerable amount of individual differences* » (Galton 1889), et ceci avant la redécouverte des travaux de Gregor Johann Mendel (vers 1900), la théorie chromosomique de l'hérédité de Sutton et Boveri (1902) et sa validation par les travaux de Thomas Hunt Morgan sur la drosophile (*Drosophila melanogaster*) (1915). Il a par ailleurs été le premier à étudier

de manière scientifique le lien de l'apparement sur les traits en utilisant des jumeaux, afin de vérifier dans quelles mesures les changements phénotypiques sont liés à l'hérédité (ce qu'il appelle « *Nature* ») ou à l'environnement (ce qu'il nomme « *Nurture* »), dès lors que des jumeaux sont placés ou non dans des environnements similaires (Galton 1876; Bulmer 2012). L'étude de jumeaux est encore aujourd'hui pratiquée afin de déterminer l'héritabilité d'un trait (Visscher, Hill & Wray 2008), en particulier pour l'humain (e.g. Falconer 1965; Jang, Livesley & Vernon 1996; Poulsen *et al.* 1999; Jansen *et al.* 2015). La mise en évidence par Galton de liens entre des individus et leurs ascendances a également permis d'introduire le principe statistique de corrélation, concept repris et développé par son disciple Karl Pearson, d'où découla le test de corrélation de Pearson et le calcul des coefficients de corrélations. De cela a résulté la méthode de calcul d'héritabilité appelé « Parent-Offspring Regression », encore largement utilisée aujourd'hui (Fernandez & Miller 1985; Akesson *et al.* 2008; de Villemereuil, Gimenez & Doligez 2013).

Concernant la dispersion, les différentes études menées au cours des dernières décennies se sont concentrées sur l'impact de facteurs proximaux, considérant ainsi la dispersion comme un comportement hautement variable, plutôt influencé par des facteurs externes. Ce faisant, la dispersion fut d'abord vu comme un comportement conditions-dépendant (Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005; Ronce 2007; Bonte *et al.* 2012), conduisant ainsi à une supposée faible héritabilité (Ims & Hjermand 2001). Or, de récentes recherches dans le domaine confèrent au comportement de dispersion (probabilité et/ou distance) une héritabilité située entre 0.06 et 0.88, en fonction des espèces et des approches statistiques utilisées (passées en revue dans Doligez *et al.* 2009 et Charmantier *et al.* 2011), ce qui en fait potentiellement un comportement que l'on pourrait qualifier d'héritable. Autrement dit, la variance du comportement de dispersion au sein d'une population donnée aurait une origine génétique non-négligeable.

Ces résultats ont ouvert une nouvelle voie pour la recherche sur la dispersion, en obligeant les études non seulement à se concentrer sur les effets proximaux classiques, mais également sur les origines génétiques de ce comportement. En effet, cela intègre ce comportement dans un contexte évolutif plus large, en permettant de comprendre comment ce dernier a pu être sélectionné, son impact sur la survie et la reproduction des individus, mais également à comprendre son évolution future possible (Johnson & Gaines 1990; Ronce *et al.* 2001; Ronce 2007). Derrière la base génétique de la dispersion, il est également intéressant de se concentrer sur le support génétique de la sensibilité des individus aux conditions

environnementales (Ronce 2007; Doligez *et al.* 2009), mais également du lien génétique qu'il peut exister entre les facteurs internes et la dispersion. En effet, on peut supposer que des effets de pléiotropies (des gènes ou groupes de gènes qui codent des phénotypes différents) existent, certaines recherches récentes semblant en faire état (comme chez Korsten *et al.* (2013) où la dispersion et le comportement exploratoire semblent génétiquement posséder la même source chez la mésange charbonnière (*Parus major*)). Grâce à l'avancée des statistiques dans le domaine, avec notamment l'apport des statistiques bayésiennes et la mise en place de modèles bivariés permettant de calculer des corrélations génétiques entre deux traits phénotypiques (Kruuk 2004; Wilson *et al.* 2010), les recherches futures permettront de mieux appréhender les sources génétiques de la variation des traits comportementaux.

D) Différences interindividuelles

Condition corporelle

Parmi les facteurs pouvant influencer le comportement de dispersion d'une espèce, la condition corporelle (traduisant les réserves énergétiques corporelles) dans laquelle se situe l'individu peut jouer un rôle primordial. En effet, puisque les capacités intrinsèques des individus en termes de stockage et de consommation d'énergie diffèrent, apparaît une grande variabilité de conditions corporelles entre les individus dans une population donnée. Il ne semble pas y avoir de conclusion généralisable à toutes les espèces concernant le lien entre stratégies de dispersion et conditions corporelles. On pourrait s'attendre à ce que des individus plus larges, ou possédant une bonne condition corporelle, soit plus performants et meilleurs dans un contexte compétitif, limitant ainsi leurs probabilités de disperser. Ce résultat se retrouve dans beaucoup d'études basées sur des espèces issues de taxons différents, autant chez les insectes (exemple du Longicorne de l'asclépiade (*Tetraopes tetrophthalmus*) ; Lawrence 1987) que chez les mammifères (Musaraigne commune (*Sorex araneus*) ; Hanski, Peltonen & Kaski 1991) ou les reptiles (Lézard vivipare (*Lacerta vivipara*) ; Léna *et al.* 1998), ce qui tendrait à prouver ce lien direct entre la condition/taille des individus et leur compétitivité.

Cependant, d'autres études, notamment sur les oiseaux (Dufty & Belthoff 2001; Barbraud, Johnson & Bertault 2003) mais également dans d'autres taxons (Anholt 1990; O'Riain, Jarvis & Faulkes 1996; Meylan *et al.* 2002), tendent à prouver que l'inverse est également possible, à savoir que les individus dispersants sont de plus grande taille et/ou de

meilleures conditions corporelles. Sachant que la dispersion peut être un phénomène couteux d'un point de vue énergétique, de par la confrontation à un environnement non familier, les individus possédant une condition corporelle plus faible, et donc une moins bonne capacité de résistance à des conditions contraignantes, prendront donc un plus grand risque s'ils dispersent (Dufty & Belthoff 2001). L'acquisition d'une condition physique suffisamment robuste pour supporter le cout de la dispersion peut apparaitre comme un prérequis essentiel, ce qui peut donc influencer la probabilité, la distance voire la période de dispersion (Nilsson & Smith 1985; Verhulst, Perrins & Riddington 1997; Dufty & Belthoff 2001). Une approche par modélisation effectuée par Bonte et De La Peña (2009) apporte une conclusion intéressante : les individus possédant une bonne condition corporelle seront plus à même de disperser si la mortalité liée à la dispersion est faible et un niveau de stochasticité environnementale élevée. En revanche, dans un système (ici une métapopulation théorique) où la mortalité liée à la dispersion est élevée et l'environnement prévisible et peu variable, la propension à disperser sera faible. Cela amène à la conclusion que le lien entre condition corporelle et dispersion est dépendant non seulement de l'espèce et des individus considérés, mais également dans les conditions environnementales dans lesquelles ces derniers évoluent.

Sexe et système d'appariement

Le sexe a été parmi l'un des premiers des paramètres à être caractérisé comme ayant un effet sur le comportement de dispersion. Ainsi, les recherches ont très vite démontré que la dispersion semblait être plus importante pour les mâles chez les mammifères, et plus importante pour les femelles chez les oiseaux (Greenwood 1980; Greenwood & Harvey 1982; Pusey 1987; Sutherland *et al.* 2000). Récemment, plusieurs études ont néanmoins démontré que ce biais dépendait des espèces, et que certaines, comme le Merle noir (*Turdus merula*) (Engler *et al.* 2014) ou le Pomatostome à calotte grise (*Pomatostomus temporalis*) (Blackmore *et al.* 2011), ne présentent pas de différences dans le comportement dispersif entre les sexes. Certaines espèces d'oiseaux possèdent même des mâles qui dispersent plus loin que les femelles (exemple du Geai enfumé (*Cyanocorax morio*) (Williams & Rabenold 2005), du Geai à face blanche (*Calocitta formosa*) (Langen 2008) ou d'espèces d'Anatidés (Greenwood 1980)).

De nombreuses hypothèses ont été avancées afin d'expliquer les différents profils de dispersion, même si celles-ci restent encore aujourd'hui sujet à controverse. On peut classer

ces hypothèses selon 4 catégories non-exclusives: 1) compétition pour les ressources, 2) compétition intrasexuelle lors de la reproduction, 3) évitement de la consanguinité et 4) asymétrie génétique vis-à-vis du sexe hétérogamétique, même si cette dernière semble aujourd'hui discréditée (Greenwood 1980; Woolfenden & Fitzpatrick 1986; Johnson & Gaines 1990). On remarque que les hypothèses principales émises au cours des dernières années sont généralement des combinaisons de ces quatre hypothèses précédentes, notamment les hypothèses de la dominance masculine, l'hypothèse d'Œdipe (Liberg & Von Schantz 1985) ou encore l'hypothèse de Greenwood (1980), qui sont parmi les plus importantes.

L'hypothèse de la dominance masculine indique que les mâles demeurent philopatrics dans les systèmes d'appariement monogames afin de posséder des ressources nécessaires pour attirer des femelles, et au travers de leurs comportements agressifs, les obligent à disperser (Dhondt 1979; Johnson & Gaines 1990). Cette hypothèse a depuis lors été reconnue comme quasiment identique à l'hypothèse de compétition pour les ressources (Woolfenden & Fitzpatrick 1986). L'hypothèse Œdipe centre la dispersion du point de vue des parents et se base sur le principe d'un rejet des poussins du même sexe leurs coûtant le plus, d'un point de vue énergétique ou de la fitness. Par exemple, chez les espèces polygynes, les mâles adultes devraient donc rejeter les poussins mâles car ces derniers représenteraient de potentiels concurrents pour la reproduction. Cette hypothèse a été depuis mise à mal par la mise en évidence d'études contradictoires (Marks & Redmond 1987).

L'hypothèse avancée par Greenwood en 1980 reste pour le moment la plus largement acceptée. Suite à ses découvertes sur les différences entre les sexes pour le comportement de dispersion, entre les oiseaux et les mammifères, il émit l'hypothèse que ce dernier découlerait directement du système d'appariement des espèces. Ainsi, la monogamie, le système prédominant chez les oiseaux, conduirait à une dispersion plus importante pour les femelles. En effet, dans ce système, les mâles doivent acquérir des ressources suffisantes afin de pouvoir attirer les femelles, ce qui pousse ces derniers à devenir philopatrics. *A contrario*, dans les systèmes polygynes, les femelles investissent plus dans la reproduction et les poussins que les mâles, ce qui rend l'acquisition du territoire cruciale pour elles, et la recherche de partenaires éloignées conduit donc à des mâles dispersants. Cette hypothèse a été validée chez des espèces possédant des systèmes d'appariement non-communs pour leurs classes, comme pour le Geai à face blanche (*Calocitta formosa*), espèce polygame (système relativement rare chez les oiseaux) et présentant donc une dispersion plus importante pour les

mâles (Langen 2008). Néanmoins, de nombreux contre-exemples ont également été rencontrés (Johnson 1986; Johnson & Gaines 1990; Williams & Rabenold 2005; Blackmore *et al.* 2011; Engler *et al.* 2014), impliquant donc une certaine prudence vis-à-vis de cette hypothèse.

Au final, il existe plusieurs approches permettant d'appréhender le lien entre le sexe des individus, leur système d'appariement et la dispersion. Certains auteurs, dont Johnson (1986) ont tenté d'unifier les différentes théories, mais la validation définitive d'une théorie unique demeure un besoin dans la perspective des années de recherches à venir dans le domaine.

Age et expérience

Il est apparu très rapidement dans les recherches sur la dispersion que la majorité des espèces possédait une dispersion juvénile plus importante, en termes de probabilités et de distances parcourues, que la dispersion de reproduction (Greenwood & Harvey 1982; Paradis *et al.* 1998). Ce cas de figure se présente dans la très grande majorité des espèces non-nomades (des espèces dont la biologie n'induit pas de mouvements constants) (Greenwood & Harvey 1982), même si des modèles théoriques (Hamilton & May 1977) et des observations rares (chez le Bruant ortolan (*Emberiza hortulana*) ; Dale, Lunde & Steifetten 2005) montrent des cas contraires de dispersions juvéniles plus courtes que pour les dispersions de reproduction.

Les probabilités de dispersion variant en fonction de l'âge traduisent des effets de pressions ou de coûts de la dispersion qui diffèrent en fonction de la classe d'âge considérée. En effet, les facteurs décrits précédemment, notamment la densité (avec des études empiriques dans différents taxons (Li & Margolies 1993; McGuire *et al.* 1993; Léna *et al.* 1998; Bonenfant *et al.* 2002; Støen *et al.* 2006) et des approches par modélisation (Hastings 1992)) peuvent avoir des influences différentes en fonction qu'ils agissent sur des individus jeunes ou âgés.

Il est communément admis que l'effet de l'âge traduit également l'effet de l'expérience des individus. En effet, un individu plus âgé est un individu qui a déjà été confronté au cours de sa vie aux contraintes du milieu, et qui serait le plus à même de les anticiper et/ou d'y répondre. Il a été par ailleurs démontré que l'expérience des individus pouvait avoir un effet sur la dispersion, en particulier chez les oiseaux (Haas 1998; Serrano *et al.* 2001; Boulinier *et al.* 2008). De plus, l'expérience des individus en termes de reproduction

semble également influencer leurs dispersions futures, avec une plus forte probabilité de dispersion pour les individus ayant raté leurs reproductions la saison précédente (Danchin & Cam 2002).

IV) Conséquences de la dispersion

La dispersion, au travers des flux d'individus importants qu'elle peut engendrer, induit de nombreuses conséquences à court et long termes sur les traits d'histoire de vie des individus, la dynamique populationnelle et la répartition spatiale et temporelle de l'espèce.

A) Survie

La stratégie de dispersion possède des effets directs sur la survie des individus (Stamps 2001; Brown, Brown & Brazeal 2008; Doligez & Pärt 2008). En effet, le fait de disperser confronte l'individu à la gestion d'un environnement non-familier, particulièrement pour les zones de recherches alimentaires (Spinks, Jarvis & Bennett 2000). Cela peut être directement dû à la prédation et aux activités humaines (Isbell & Van Vuren 1996), aux agressions ou au stress qui peuvent conduire l'individu à fuir ou encore à l'inexpérience en général (Greenwood & Harvey 1982; Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000; Balkiz *et al.* 2010). L'intérêt de la dispersion proviendrait alors plutôt d'avantages indirects, obtenus plus tard dans la vie de l'individu (Bonte *et al.* 2012) ou au travers de la diminution de la compétition des apparentés (« kin competition ») ou de la consanguinité (Waser, Nichols & Hadfield 2013).

Il faut néanmoins noter que des études ont montré que la dispersion conduisait à une augmentation de la survie des individus (Belichon, Clobert & Massot 1996; Lemel *et al.* 1997; Altwegg, Ringsby & Sæther 2000), ce qui semble à première vue contre-intuitif. Une des explications pourrait être que la dispersion diminuerait l'investissement dans la reproduction, de par une diminution du nombre de partenaires potentiels, ce qui diminuerait à terme le succès reproducteur mais augmenterait la survie, en permettant aux individus d'allouer plus d'énergie à cette dernière (Bennett & Harvey 1988; Sæther 1988).

B) Succès reproducteur

Le lien entre stratégie de dispersion et succès reproducteur est également espèce-dépendant. Certains auteurs mettent en avant une diminution du succès reproducteur avec la dispersion (Verhulst & van Eck 1996; Serrano & Tella 2012; Nevoux *et al.* 2013), mais ce résultat n'est pas retrouvé chez toutes les espèces, où certaines ne présentent pas de différence (Coulton *et al.* 2011; Waser *et al.* 2013). L'augmentation du succès reproducteur pour les individus non-dispersants peut être expliquée par la familiarité des sites de nidification, la fidélité des partenaires et l'expérience. À l'inverse, nous pouvons être confrontés à une augmentation du succès reproducteur chez les individus dispersants chez certaines espèces. Ce dernier point peut en partie s'expliquer par un « syndrome colonisateur », qui se définit pour les individus au développement rapide d'un phénotype très mobiles/dispersants, une reproduction précoce et une haute fécondité (Ronce, Perret & Olivieri 2000; Cotto, Kubisch & Ronce 2014).

Ce faisant, il ne semble pas réellement se dégager de schéma global liant dispersion et succès reproducteur. Les rares revues disponibles faisant un état des lieux (voir Belichon, Clobert & Massot 1996; Doligez & Pärt 2008) prouvent également que ce lien semble être espèce et conditions-dépendant. De plus, il ne faut pas négliger la composante indirecte de la fitness lors de la dispersion : les individus dispersants augmentent la fitness des individus qu'ils laissent derrière eux, souvent des apparentés, en diminuant la compétition aux ressources, augmentant ainsi leur fitness inclusive (Taylor 1988; Lambin *et al.* 2001; Perrin & Goudet 2001), comme décrit précédemment. Cette fitness est supposée réduite, et ne sera pas prise en compte dans les analyses.

C) Flux génétique et spéciation

Un des défis de la recherche scientifique en biologie animale est de faire le lien entre l'écologie d'une espèce et son évolution (Bohonak 1999), afin de comprendre comment les stratégies des espèces et des individus ont pu être sélectionnées mais également d'essayer de déterminer la manière que vont avoir les espèces d'évoluer en fonction des pressions qu'elles vont être amenées à subir. Pour ce faire, un des objectifs est de caractériser, pour une espèce donnée, les mouvements de gènes entre les populations (flux génétique), la dérive génétique, la sélection naturelle résultante des pressions de sélections et enfin les mutations.

Les individus dispersants transmettent leurs gènes dans une population différente de celle dont ils sont originaires. La dispersion est donc un des facteurs principaux des flux génétiques d'une espèce à large échelle. La majorité des recherches caractérise cette relation dispersion-flux génétique (Bohonak 1999; Ross 2001; Muster *et al.* 2009).

Cela induit plusieurs conséquences. Tout d'abord, une des causes de la dispersion étant l'évitement de la consanguinité, la dispersion a pour conséquence l'augmentation des flux génétiques et donc la diminution du taux de consanguinité global des populations (Gandon 1999; Bowler & Benton 2005; Ronce 2007), tout en évitant la dérive génétique.

En revanche, lorsque la dispersion est limitée, ou que les populations sont trop éloignées pour permettre des échanges d'individus suffisants, des phénomènes de spéciations allopatriques peuvent survenir (Palumbi 1994; Wiens & Donoghue 2004; Glor, Losos & Larson 2005). Cela est dû à l'isolement des populations, conduisant *in fine* à un isolement reproductif au travers de processus évolutifs distincts entre les populations, soumises à des pressions de sélection différentes. Cela empêche dès lors des individus issus des deux populations éloignées dans l'espace de se reproduire entre eux, conduisant à la création de nouvelles espèces. Cependant, maintenir des populations isolées afin de conduire à des processus de spéciation demande des individus possédant une capacité de reproduction suffisante et une taille initiale de ces populations permettant leur maintien aux cours des générations. Si une population isolée est trop petite, ou est constituée d'individus ne possédant pas une capacité de reproduction assez élevée, la population peut être amenée à disparaître, conduisant à des phénomènes d'extinctions (Fahrig & Merriam 1994; Green 2003).

Etudier la dispersion, c'est donc également essayer de déterminer à long terme les effets de ce type de mouvements sur le maintien et l'évolution des espèces animales, et notamment les oiseaux.

D) Métapopulation

Les mouvements dans le règne animal sont une composante majeure de la persistance des populations (Olds *et al.* 2012). Il y a trois approches classiques en écologie spatiale qui permettent d'étudier ces phénomènes : 1) l'écologie théorique, qui se concentre sur les processus de dynamiques de populations et leurs motifs dans l'espace, sans hétérogénéité environnementale, 2) l'écologie du paysage, qui étudie comment la structure en paysage façonne la distribution géographique et la dynamique spatiale des ressources et des individus,

et enfin 3) l'écologie des métapopulations, considérée comme un entre-deux (Hanski 1998). La plupart des populations animales sont distribuées en patches, parfois très distants les uns des autres, au sein d'un ensemble que l'on nomme « métapopulation ». Autrement dit, une métapopulation est un ensemble de populations, interconnectées par des mouvements d'individus, ce qui place son étude à une large échelle en termes d'espace et de temps (Hanski & Gilpin 1991). Les échanges d'individus entre populations varient selon un continuum, allant d'une très forte connectivité, induisant une dynamique forte, à une faible connectivité, incluant très peu voire pas d'échanges d'individus (Thomas & Kunin 1999).

Des études empiriques et théoriques sur le sujet ont très rapidement prouvé que la dispersion influençait la structure spatiale et la dynamique des métapopulations (Den Boer 1970; Reddingius & den Boer 1970; Hansson 1991), et notamment que les mouvements à longues distances sont cruciaux pour le maintien de l'intégrité d'une métapopulation donnée (Fahrig & Paloheimo 1988a). Deux hypothèses ont alors été soulevées par Hansson (1991) afin d'expliquer les limitations dans la connectivité entre populations d'une métapopulation donnée : la limitation par les corridors (Lefkovich & Fahrig 1985), et la limitation par les distances de dispersion (Fahrig & Paloheimo 1988b). La première hypothèse avance que la dynamique métapopulationnelle est limitée par la présence ou non de corridors entre les habitats potentiels, deux populations pouvant ainsi être extrêmement proches géographiquement mais non connectées entre elles de part cette absence de lien. Ce cas de figure se rencontre pour les espèces dépendantes des corridors écologiques pour leurs déplacements et qui ne peuvent pas se déplacer dans les habitats inhospitaliers entre les patches occupés par les populations. La deuxième hypothèse avance quant à elle que les distances de dispersions influencent majoritairement les connections possibles entre deux populations, et que la capacité qu'ont les individus à détecter de nouveaux patches joue également un rôle.

V) Problématiques et objectifs de la thèse

On remarque donc que la dispersion a déjà été le sujet de très nombreuses recherches, et que la majorité des causes et conséquences potentielles ont été caractérisées. Néanmoins, malgré l'apparente exhaustivité des recherches dans le domaine, demeurent des zones d'ombres et leur éclaircissement s'avère nécessaire à la complète compréhension de ce processus. Cette thèse aura pour but d'essayer, au travers d'études portant sur deux modèles

aviaires différents, la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) et le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*), d'améliorer les connaissances actuelles sur la dispersion, et ce sur deux points fondamentaux :

1) L'étude des **causes proximales** de la dispersion sur des larges échelles spatiales et temporelles (Chap. 3). En effet, comme décrit précédemment lors de cette introduction, la grande majorité des études sur la dispersion des oiseaux se concentre uniquement sur des échelles très fines, aussi bien géographiques (généralement inférieures au territoire et/ou à moins d'une journée de vol de l'espèce) que temporelles (largement inférieures à la durée de vie moyenne de l'espèce). Le processus de dispersion, engageant des modifications majeures aux échelles populationnelles et inter-populationnelles, nécessite, en plus d'une approche fine, une approche globale permettant de mieux appréhender les causes de ce mécanisme. Cette thèse concentrera ainsi son propos sur l'étude de certains facteurs comme l'environnement social (via la densité), l'environnement non-social (via les conditions climatiques, l'altitude et les différences inter-populationnelles et inter-années) et les différences interindividuelles (via la condition corporelle) sur la dispersion de la Cigogne blanche et du Cincle plongeur, grâce à de très larges jeux de données (25 années sur tout le territoire français pour la Cigogne, et 15 années pour l'intégralité d'une population étendue sur 4 cours d'eaux majeurs pour le Cincle plongeur). Cela nous permettra entre autre de confronter les connaissances actuelles sur ces facteurs proximaux avec notre travail basé sur des jeux de données importants.

De plus, l'influence de la stratégie de migration sur la dispersion des individus reste encore mal caractérisée. En concentrant une partie de nos analyses, notamment sur celles concernant la Cigogne blanche, nous serons à même de vérifier si la migration peut véritablement être considérée comme un des moteurs de la dispersion, et de déterminer le lien de causalité potentiel entre les deux.

2) Le **contexte évolutif** de la dispersion (Chap. 5). Les recherches sur le sujet sont récentes et la détermination du schéma évolutif de ce processus écologique reste encore à définir correctement. Ainsi, cette thèse se concentrera également sur l'analyse de la survie et du succès reproducteur associés à la stratégie de dispersion des individus, afin de déterminer si cette dernière possède effectivement des conséquences ou non. A cela s'ajoutera l'analyse de l'héritabilité de la dispersion afin de savoir *in fine* si la dispersion peut être considérée comme un comportement soumis à la sélection naturelle ou non. En effet, en sachant si ce comportement possède une origine génétique, s'il varie au sein d'une population et s'il induit

des modifications de survie et de succès reproducteurs, nous pourrions être à même de savoir si ce trait est soumis à la sélection naturelle et s'il peut évoluer ou non.

L'impact de la dispersion dans les métapopulations est également mal connu, notamment dans les cas pratiques où des échanges réels d'individus sont analysés. De par le rôle primordial joué par la dispersion dans la dynamique de métapopulation, cette analyse nous permettra de mettre en évidence les populations qui jouent un rôle important au sein de la métapopulation (Chap. 4).

Au final, cette thèse peut se résumer sous la forme d'un schéma mettant en perspective les différentes études réalisées et leurs places dans l'étude de la dispersion (Figure I.5). La problématique de la thèse pourrait donc être formulée comme suit : Quels sont les déterminants proximaux et le contexte évolutif de la dispersion chez les oiseaux : le cas de deux espèces aux comportements migratoires, la Cigogne blanche et le Cincle plongeur.

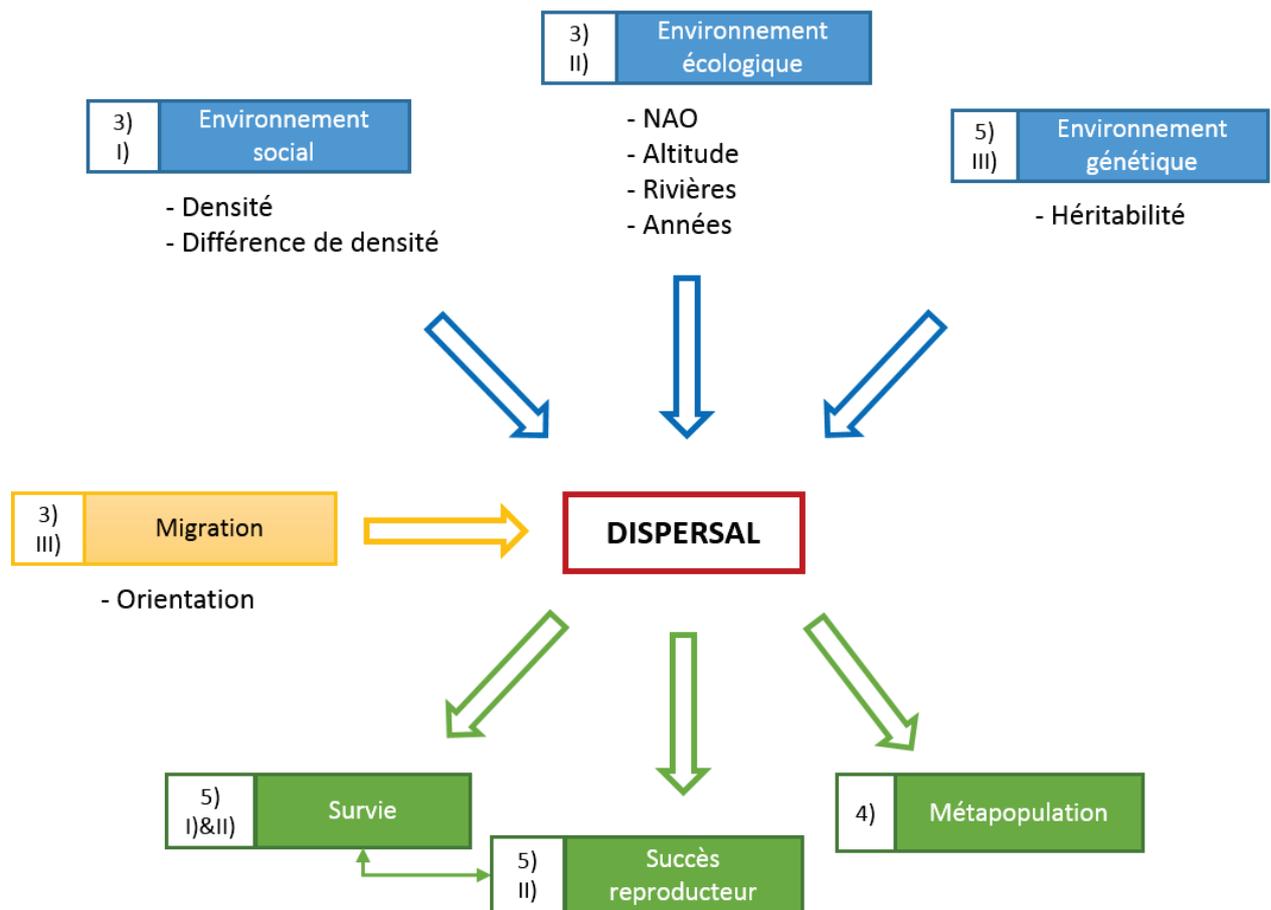


Figure I.5. Schéma global résumant les différentes études composant la thèse. Les flèches indiquent les liens de causalité étudiés. Les chiffres indiquent l'endroit où se situe l'étude dans le manuscrit : les chiffres arabes représentant les chapitres et les chiffres romains les sous-chapitres auxquels se référer. Les cases en bleu représentent ce qui s'apparente aux causes de la dispersion, les cases en vert aux conséquences, et la case orange correspond à la partie comportementale, dans le cadre stricte de cette thèse.

Chapitre 2



Matériels et méthodes

“Modeling in science remains, partly at least, an art. Some principles exist, however, to guide the modeler. The first is that all models are wrong, some, though, are better than others and we can search for the better ones”

McCULLAGH and NELDER

I) Description des espèces et sites d'études

A) La Cigogne blanche

La Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*, Linné 1758) est un grand oiseau migrateur, appartenant à la famille des Ciconiidae, très souvent associé à l'homme de par ses sites de nidifications (poteaux électriques, toits, cheminées, ...) et de recherches alimentaires (généralement des champs cultivés ou des prairies ouvertes). Les populations de l'espèce s'étendent sur une grande partie de l'Europe centrale et occidentale pour la période de reproduction de mi-Janvier (arrivée de migration) à Aout-Septembre (départ en migration), et en Afrique subsaharienne, au Sahel et en Afrique de l'Est lors de la période d'hivernage. L'espèce, de par sa présence historique sur certains territoires, son rapprochement avec les activités humaines et ses caractéristiques morphologiques, est une espèce facilement identifiable. Elle fait désormais partie du patrimoine culturel de certaines régions, devenant un symbole pour certaines d'entre elles (la région Alsacienne en a fait un de ses symboles les plus souvent utilisés avec à son actif de nombreux contes et histoires populaires). Nous pouvons ainsi citer deux fables de Jean de la fontaine, *le Renard et la Cigogne* (1668) et *le Loup et la Cigogne* (1668), adaptés de poèmes de Phèdre et d'Esopé, prêtant à l'oiseau des qualités telles que la bonté et l'intelligence, mais aussi la légende qui voudrait que la Cigogne apporte les nouveau-nés aux jeunes couples, rendu célèbre par la gravure de l'alsacien Jean Frédéric Wentzel en 1840. De manière plus générale, sa présence dans les folklores slaves et germaniques prouve l'implantation historique de l'espèce sur ces territoires.

Néanmoins, la population française de la Cigogne blanche connut des fluctuations importantes, au point qu'une chute drastique du nombre d'individus (9 couples comptabilisés en Alsace en 1973) amena à la mise en place de nombreuses mesures de conservation (apport de jeunes cigognes maghrébines élevées en enclos puis relâchées) qui réussirent à augmenter le nombre d'individus (Bairlein 1991; Kanyamibwa, Bairlein & Schierer 1993, Schierer *comm.pers.*). De nos jours, les tailles des populations sont plus importantes qu'avant la chute sur l'ensemble du territoire et sont stables dans certaines d'entre elles, notamment dans le Nord-Est du pays (Barbraud, Barbraud, & Barbraud, 1999; Kanyamibwa et al., 1993; Saether et al., 2006; Groupe Cigognes France *comm. pers.*).

Les Cigognes ont été bagués par un réseau d'ornithologues agréés afin de réaliser un suivi à grande échelle. Le baguage des individus a lieu lorsqu'ils sont encore poussins, à environ 1,5 mois, avec une bague individuelle numérotée, en métal ou plastique, ou grâce à une combinaison unique de bagues de couleur (voir Archaux, Henry, & Balança, 2008). Ces bagues peuvent être lues à distance grâce à des longues-vues, jusqu'à une large distance (plus de 50 mètres en fonction de l'outil utilisé). Les données de baguage et de relecture de bagues ont été recueillies par des ornithologues amateurs et des bagueurs responsables du suivi de l'espèce sur le territoire. Ces données sont centralisées et compilées au niveau de Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), rattaché au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Paris. L'activité de baguage pour cette espèce est réalisée depuis une longue période (milieu du XX^{ème} siècle), mais nous avons choisi la période 1988 à 2012 pour obtenir un nombre conséquent de relectures de bagues annuelles. Le sexe des individus n'a pu être obtenu car l'espèce ne présente pas assez de dimorphisme sexuel observable sur le terrain (Ćwiertnia *et al.* 2006) et le prélèvement de plumes ne couvre pas une assez longue période. Pour chaque relecture de bague, nous avons pris en compte l'âge de l'individu, connu grâce à la date du baguage.

Nous avons considéré les individus comme « juvéniles » jusqu'à leur 4^{ème} année et puis « matures » ou « adultes » pour les plus âgés (**Chap. 3, I et II**), ou « juvéniles » entre 0 et 1 an, « immatures » entre 1 et 4 ans et « adultes » après 4 ans (**Chap. 5, I**). Cette distinction supplémentaire dans la dernière analyse a pu être réalisée car l'approche est plus fine et nous permet une meilleure discrimination des classes d'âges. Nous avons fixé le seuil de maturité sexuelle à 4 ans afin d'être certains de considérer uniquement des individus qui ont tenté de se reproduire au moins une fois (Barbraud *et al.* 1999; Schaub, Kania & Köppen 2005). Ce faisant, nous avons pu considérer la dispersion juvénile comme le mouvement fait entre la naissance et la saison de reproduction de la 4^{ème} année de l'individu, et la dispersion de reproduction comme le mouvement entre deux saisons de reproduction successive, une fois l'individu passé 4 ans.

Afin de correctement caractériser la dispersion, nous avons considéré uniquement les relectures de bagues ayant eu lieu au cœur de la saison de reproduction de l'espèce, afin de maximiser les chances de considérer des individus sur leurs sites de reproduction, plutôt que les individus en migrations tardives ou précoces, en transit entre leurs zones d'hivernage et de reproduction. Nous avons déterminé le cœur de la saison de reproduction en suivant les

dernières dates enregistrées pour la ponte (e.g. Massemin et al., 2006; GCF *pers. comm.*) ainsi que les dates des premiers envols (e.g. Schaub et al., 2005; Tryjanowski, Jerzak, & Radkiewicz, 2005; Tryjanowski & Kuzniak, 2002), avec une période de sureté : 15 avril – 15 juillet. Cela nous a permis d'isoler 264 individus possédant un statut de dispersion juvénile (dispersants et non-dispersants) ainsi que 277 individus possédant un statut de dispersion de reproduction (dispersants et non-dispersants) (**Chap. 3, I et II**). Pour l'analyse métapopulation, où le critère d'âge n'est pas pris en compte et où les transferts d'individus sont considérés, cela correspond à 1 720 évènements de dispersions inter-populations pour 1 588 individus (**Chap. 4 et Chap. 3, III**). L'analyse par capture-marquage-recapture (**Chap. 5, I**) quant à elle, permettant la prise en compte d'individus possédant des statuts de dispersion inconnus, se base sur un jeu de données de 9 728 individus.

Nous avons défini un individu comme dispersant dès lors qu'il s'est déplacé de plus de 5 kilomètres de son lieu de naissance (pour la dispersion juvénile) ou de son lieu précédent de reproduction (pour la dispersion de reproduction). Ce critère de distance se base sur la distance maximale estimée de recherche alimentaire autour du nid, en période de reproduction (Johst, Brandl & Pfeifer 2001; Vergara *et al.* 2006). Ce critère nous a également permis de prendre en compte la précision des données, attribuée dans 55.1% des cas au barycentre de la commune administrative où se trouve le nid (précision inférieure à 5km), le reste étant des données précisément géolocalisées (44.9% des données).

Il a aussi été pris en compte la probabilité de dispersion (selon le critère des 5 kilomètres), la distance ainsi que l'orientation ($0^\circ/360^\circ$ correspondant au Nord, dans le sens horaire). L'orientation de la dispersion a été analysée grâce aux statistiques circulaires. En partant du postulat que les Cigognes blanches dispersent préférentiellement en revenant de migration, nous nous attendons à voir des individus possédant une orientation de dispersion et de migration proche. Nous avons utilisé le test de Rayleigh pour analyser si les orientations de dispersion étaient distribuées de manière aléatoires et le V-test pour vérifier si ces orientations suivaient ou non la direction de migration (direction unique, dites unimodale, avec $0^\circ/360^\circ$ correspondant au Nord) (Wiltschko & Wiltschko 1972; Zar 1999) (**Chap. 3, III**). Néanmoins, la trajectoire de migration peut également être considérée comme bimodale, la migration pré-nuptiale et post-nuptiale ayant exactement la direction opposée. Afin de considérer cette bimodalité, nous avons transformé nos données. Nous avons multiplié tous les angles des dispersions (a) values par 2. Cette nouvelle valeur, nommée $2a$, a ensuite été

transformée de la sorte: si $2a < 360$, la valeur n'a pas été modifiée, et si $2a > 360$, nous avons soustrait 360 au résultat. Ainsi, deux angles opposés représentant une même trajectoire (par exemple 20° et 200°), prennent la même valeur $2a$ (40°), satisfaisant ainsi la condition de valeur unique demandée par le V-test (pour plus d'informations, se référer à Zar (1999)).

Nous avons utilisé comme angle témoin pour les V-tests les directions historiques moyennes de migration empruntées par les individus (μ_0) (**Chap. 3, III**). Ces directions ont été déterminées comme la direction entre le barycentre du département administratif dans lequel le plus d'individus de chaque population ont été observés, et le détroit de Gibraltar, le point principal de passage vers l'Afrique pour la migration des Cigognes blanches d'Europe de l'Ouest (Berthold *et al.* 2001; De Lucas, Janss & Ferrer 2004). Nous avons ainsi obtenu une direction de migration moyenne de 46.96° pour le Sud, 14.57° pour l'Ouest, 13.68° pour le Nord-Ouest, 35.22° pour le Centre et 37.23° pour le Nord-Est. Nous avons en premier testé une direction bimodale de migration, et pour les populations non-significatives restantes, une direction de migration unimodale. Un V-test significatif ($P < 0.05$) suppose que les orientations de dispersion sont non-aléatoires et suivent donc un angle témoin μ_0 , ici la direction de migration indiquée (Zar 1999). Nous avons également utilisé une analyse de la variance pour données circulaires (AOVc) afin de tester la corrélation entre l'orientation de la dispersion par rapport aux années et aux populations (Tasdan & Yeniay 2014) (**Chap. 3, III**).

B) Le Cincle plongeur

Le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*, Linnée 1758) est un passereau inféodé aux milieux rivulaires, de la famille des Cinclidés, présent dans de nombreux pays de l'Ouest du continent Eurasiatique (Tyler 2010). Plus cryptique et moins connu par le grand public que la Cigogne blanche, son impact culturel et folklorique est nettement moindre, et le suivi de ses populations plus récent. On pourra toutefois noter que cet oiseau est un des symboles de la Norvège, de par sa présence historique sur la quasi-totalité du territoire. Se nourrissant principalement de larves de macro-invertébrés de type Trichoptères (Phryganes) et Epheméroptères (Ephémères), et plus occasionnellement de Mollusques, Crustacés aquatiques (crevettes d'eau douce et gammarus) ou encore d'alevins de certaines espèces de poissons, cette espèce est dépendante des rivières pour sa recherche alimentaire ainsi que pour nicher. En effet, le nid, de forme plutôt ronde, est toujours situé à proximité directe du cours d'eau,

dans une craquelure de roche, des cavités naturelles des berges voire dans les aspérités des constructions humaines de types ponts ou murs de briques.

La population utilisée pour nos études est située dans le Nord-Est de la France, sur le versant Est des Vosges. Les individus sont localisés sur 4 rivières indépendantes et leurs bassins versant respectifs : la Bruche, l'Andlau, l'Ehn et la Giessen. L'aire d'étude complète fait environ 700 km² et est situé entre la longitude 7°7'E et 7°30'E ainsi qu'entre la latitude 48°16'N et 48°35'N, comprenant notamment le pic du Climont (48°20'45"N 07°11'06"E). Les cours des rivières ont été prospectés de leur source jusqu'à leur arrivée dans la plaine, incluant tous les cours d'eaux tributaires où des nids ont été trouvés (N= 136 nids suivis durant 15 années, de 1999 à 2013), durant l'hiver (Février) et la période de reproduction de l'espèce (Mars à Juin). Les individus ont été bagués entre le jour 6 et 13, avant leur envol (autour du 22^{ème} jour (Shaw 1978)), grâce à des bagues métalliques numérotées individuellement, ou des combinaisons uniques de bagues de couleurs. Les individus adultes ont été capturés soit directement au nid ou directement en vol au-dessus de la rivière grâce à des filets adaptés. Nous avons utilisé l'âge de maturité sexuelle, atteint à 1 an (Tyler 2010), pour discriminer les stades « juvéniles » et « matures », avant de déterminer respectivement les dispersions juvéniles et de reproduction. Un total de 2 023 individus a été bagué sur toute la zone d'étude pour toute la période considérée. Néanmoins, la survie juvénile est très faible chez cette espèce (environ 6% d'après Loison & Sæther, 2002), et une part d'émigration définitive peut également avoir lieu, même si elle est supposée être limitée car la taille de la zone d'étude est très importante au regard de la taille du domaine vital de l'espèce (Tyler 2010). Cela explique la faible proportion d'individus recapturés à l'âge adulte, dont le sexe a pu être correctement déterminé (présence d'une plaque incubatrice chez la femelle) (Tyler 2010). Nous avons considéré notre population comme partiellement migratrice. En effet, les populations les plus au Nord de la répartition de l'espèce sont essentiellement migratrices, au sens stricte du terme (Ormerod, Tyler & Lewis 1986; Tyler 2010). Pour les populations plus au Sud, comme celle sur laquelle notre étude s'est concentrée, la migration est considérée comme majoritairement altitudinale, ce qui signifie que les individus vont quitter les massifs et retourner dans les plaines lors de la mauvaise saison (Green *et al.* 2015). Dans notre cas, les migrations « classiques » sont plus rares, voir négligeables, comparées aux migrations altitudinales.

Nous avons basé notre travail sur la probabilité de disperser, ainsi que la distance de dispersion. Nous avons alloué à un individu le statut « dispersant » dès lors que ce dernier a effectué un mouvement l'éloignant de plus de 2 km entre deux saisons de reproduction successives (pour la dispersion de reproduction) ou entre son site de naissance et son site de première reproduction, à 1 an (pour la dispersion juvénile). L'individu considéré comme « non-dispersant » est donc, selon le même critère temporel, celui dont le mouvement n'excède pas les 2 km. Cette distance correspond à la fourchette haute du rayon du territoire de l'espèce (Tyler 2010). Ainsi, un individu s'installant à plus de 2 km de son précédent nid sera confronté à un nouvel environnement, et donc la dispersion représentera un coût réel vis-à-vis de cet environnement inconnu de l'animal. En tout, nous avons considéré 101 individus pour l'analyse de survie par capture-marquage-recapture (*Chap. 5, II*) qui porte uniquement sur le suivi des nids de la Bruche, et 190 individus pour l'analyse hérédité de la dispersion (*Chap. 5, III*) qui prend en compte l'ensemble de la zone d'étude, sur 6 générations d'individus.

II) Facteurs biotiques et abiotiques

A) Conditions climatiques : l'indice d'Oscillation Nord-Atlantique

Une des manières de prendre en compte les variations climatiques dans les analyses est de considérer des indices globaux, permettant ainsi de traduire pertinemment les influences de ces variations sur la biologie et l'écologie des espèces. Un des indices classiquement utilisé est l'indice d'oscillation Nord-Atlantique, communément appelé NAO (pour *North Atlantic Oscillation index*). Nous pourrions grossièrement décrire l'évolution de l'indice en ces termes : un haut indice de NAO est signe d'étés chauds et d'hivers doux, contrairement à des indices de NAO plus bas qui traduisent des hivers froids et secs, avec présence de tempêtes et précipitations pour les autres saisons de l'année (Ottersen *et al.* 2001). Cet indice a été utilisé chez un certain nombre d'espèces (Hüppop & Hüppop 2003; Stenseth *et al.* 2003; Sandvik *et al.* 2005; Møller *et al.* 2006; Genovart *et al.* 2013), notamment celles évoluant à de larges échelles spatiales et temporelles, comme la Cigogne blanche. Une étude a déjà mis en évidence que l'indice de NAO hivernal est un bon prédicteur des variations de survies interannuelles chez la Cigogne blanche dans une population à l'Ouest de la France, où les individus survivent mieux lorsque les indices de NAO hivernaux sont élevés (Nevoux,

Barbraud & Barbraud 2008b), avec des conséquences positives sur la croissance de la population (Saether *et al.* 2006). Dans notre travail, nous avons considéré l'indice de NAO comme un *proxy* des conditions climatiques pouvant influencer le comportement de dispersion de la Cigogne blanche (Hurrell *et al.* 2001), et ce de deux manières distinctes, en considérant un indice de NAO moyen annuel, traduisant l'évolution des conditions climatiques sur toute une année, ainsi qu'un indice de NAO hivernal, afin de vérifier que les conditions climatiques n'influencent pas uniquement l'espèce durant son hivernage. L'indice annuel est justifié par le fait que cet indice nous permet de prendre en compte les effets globaux des conditions climatiques à une large échelle spatiale (internationale, voire transcontinentale) et temporelle (intra- et interannuelle), ce qui est particulièrement crucial dès lors qu'on étudie une espèce migratrice à longue distance, confrontée à des modifications globales et de nombreuses conditions climatiques locales durant leur trajet de migration (Schaub *et al.* 2005; Nevoux *et al.* 2008b)..

Pour l'analyse de la dispersion (probabilité, distance et orientation) de la Cigogne blanche (**Chap. 3, II**), nous avons considéré un indice de NAO annuel moyen sur les 4 premières années de la vie de l'individu pour l'analyse de dispersion juvénile, ainsi qu'un indice moyen d'une année à l'autre pour l'analyse de dispersion de reproduction. Pour l'analyse de dispersion et de survie de la Cigogne blanche par capture-marquage-recapture (**Chap. 5, I**), nous avons considéré les deux indices, annuels et hivernaux (de Décembre à Mars : Hurrell 1995; Grosbois *et al.* 2008).

B) Densité et populations

Un autre facteur pris en compte dans nos analyses a été la densité des populations de Cigognes. En effet, la densité désigne directement le nombre d'individus présents sur un territoire donné, pour une population de l'espèce considérée. Nous avons basé nos calculs sur les comptages annuels de couples de Cigognes blanches réalisés sur tout le territoire national lors de la saison de reproduction de l'espèce (GCF, données non publiées). Les données, obtenues à une échelle départementale, nous ont permis d'obtenir le nombre d'individus total sur la surface considérée. Ainsi, nous avons obtenus pour l'analyse de la dispersion de la Cigogne blanche (**Chap. 3, I**) des données départementales allant de 0 à 13.9 individus pour 100km².

La Cigogne blanche étant une espèce migratrice à longue distance, la dispersion ne s'effectue pas directement entre le site de départ et d'arrivée, mais entre le site qu'elle quitte pour son départ en migration, et le site où elle s'installe lorsqu'elle revient de sa zone d'hivernage, l'année d'après. Nous avons ainsi considéré la densité de la population de départ des individus, permettant de traduire l'effet de répulsion ou d'attraction de la présence des conspécifiques. Cette donnée semble cohérente au regard de la biologie de l'espèce, car le rayon moyen d'un département en France est d'environ 43 km, ce qui est en dessous des données de distance de dispersion juvénile de l'espèce (94 km; Chernetsov *et al.* 2006). Nous avons décidé de ne pas considérer la densité comme facteur explicatif dans l'analyse de la dispersion de reproduction, car les distances parcourues sont plus faibles, empêchant ainsi de correctement discriminer la densité de départ de la densité d'arrivée (test de corrélation de Spearman, $p < 0.001$).

La densité a également été considérée dans l'analyse de métapopulation par une approche de la théorie des graphes (*Chap. 4*). Nous avons, dans cette analyse, cherché à vérifier si le nombre d'individus dispersants entre deux populations données était lié à la différence de densités présente entre elles. Dans cette analyse, la densité n'est plus considérée au niveau départemental, mais comme une différence de valeur d'individus au 100km² entre deux populations données.

Concernant les populations de Cigognes blanches, cinq ont pu être discriminées dans nos analyses. Les populations correspondent aux territoires où les individus ont été bagués et revus plus tard dans leur vie. Elles ont été définies comme des regroupements d'unités administratives (les départements), dans lesquels les individus sont répartis de manière homogène dans l'espace, formant des populations distinctes. Les cinq populations discriminées dans nos études sont les populations Ouest, Nord-Ouest, Nord-Est, Sud et Centre, comprenant 83 % de l'ensemble des individus bagués en France, ainsi que 86.1 % de tous les événements de dispersions.

Quant au Cincle plongeur, les populations considérées dans l'analyse d'héritabilité du comportement dispersif correspondent aux 4 rivières suivies dans l'étude, c'est-à-dire la Bruche, L'Ehn, l'Andlau et la Giessen (*Chap. 5, III*). Ces rivières sont isolées géographiquement par la topographie des lieux, limitant grandement le nombre d'événements de dispersions entre elles. Possédant des caractéristiques propres en termes de conditions de l'eau, d'expositions aux UV et autres conditions environnementales, elles ont été utilisées comme proxy de ces conditions et de leurs effets sur la biologie de l'espèce.

Nous avons également considéré l'effet de l'altitude sur le comportement de dispersion et la survie des individus. En effet, les individus vivant à des altitudes différentes sont confrontés à différents niveaux de disponibilité alimentaire (Ormerod, Boilstone & Tyler 1985; Jacobsen, Schultz & Encalada 1997), de température (Lookingbill & Urban 2003), d'exposition aux UV (Sommaruga 2001; Pfeifer, Koepke & Reuder 2006) ou encore de caractéristiques des cours d'eau (Frissell *et al.* 1986; Davies, Norris & Thoms 2000). Les nids sont situés à une altitude moyenne de 363m (répartis entre 220m et 760m), et un nombre important de ces nids sont au-delà des 300m (68% contre les 13% et 10% retrouvés respectivement chez Shaw (1978) et Tyler & Ormerod (1985)). L'altitude a été prise en compte en tant que covariable individuelle, et ses effets potentiels ont été testés sur la survie, les transitions entre statuts de dispersions ou les deux à la fois, en effet simple et/ou quadratique.

C) Conditions corporelles des individus

L'analyse de l'héritabilité de la dispersion chez le Cincle plongeur prend également en compte un effet de la morphologie et de la condition corporelle des individus (**Chap. 5, III**). Les données morphologiques mesurées grâce à un pied à coulisse (± 0.1 mm) et à une réglette en métal (± 0.5 mm) sont les longueurs de la tête, de l'aile et du tarso-métatarse. Grâce à une analyse en composante principale (ACP) réalisée sur ces trois traits, nous avons pu isoler le premier axe expliquant 71 % du pourcentage de variances cumulées, correspondant à un indice de taille globale des individus (Valle, Li & Qin 1999). La condition corporelle a été estimée au travers des résidus obtenus de la régression par la méthode des moindres carrés ordinaires entre l'indice de taille et la masse des individus, méthode classique éprouvée et validée par la littérature (Schulte-Hostedde *et al.* 2005). Cet indice traduit donc la condition corporelle générale dans laquelle se situe l'individu, indiquant ainsi si l'individu se trouve ou non dans des bonnes conditions en termes de réserves énergétiques par rapport à sa taille globale.

III) Capture-Marquage-Recapture

A) Concepts généraux

La situation idéale permettant l'étude la plus poussée de la biologie ou de l'écologie (survie, nombre d'évènements de reproduction dans la vie d'un individu, nombre d'évènements de dispersion, de migration, etc...) d'une espèce sauvage donnée serait de pratiquer un suivi continu des individus de leur naissance à leur mort dans le milieu naturel. Ce cas de figure est extrêmement compliqué à mettre en place, de par les soucis logistiques et techniques qu'il soulève, et est plutôt rare dans la bibliographie. La recherche a généralement deux moyens de contrer ce problème : soit placer les individus dans un milieu contrôlé (à divers degrés, du placement des individus en animalerie jusqu'au suivi d'une population sauvage maintenue dans un enclos), afin de pouvoir appliquer des protocoles expérimentaux et effectuer des suivis sans difficulté, soit de suivre les individus en milieu naturel, tout en contrant le problème d'absence de données. Ce second point a reçu un regain d'intérêt au cours des dernières années, notamment via l'apport des statistiques en écologie qui a permis de pallier à de nombreux problèmes sous-jacents à ce type d'analyse.

L'approche par capture-marquage-recapture (CMR; Lebreton *et al.* 1992) permet de faire face à des données de suivi d'individus imparfaites, présentant des absences pour certaines périodes, rendant ainsi le suivi non exhaustif tout au long de la vie des individus (Figure II.1). En réalité, un des points clé de cette approche est d'assigner les absences de relectures à de la probabilité de mortalité ou à une simple absence de relecture pour la période considérée, soit par simple effet de hasard, soit par un effet biologique particulier (exemple de l'émigration temporaire (Fujiwara & Caswell 2002; Schaub *et al.* 2004a; Stauffer, Rotella & Garrott 2013)).

```

H: S:SampleSize $COV:pop $COV:ring
00100400000000000000000000000000 1 NE N
01000000000000000000000000000000 1 NE N
00010040000000000000000000000000 1 NE N
01000000000000000000000000000000 1 NE N
000001004333304004300 1 NE N
00100000000000400000000 1 NE N

```

Figure II.1. Exemple d'histoires de vie (H:), présentées au format « Headed » utilisé par le logiciel E-Surge pour l'analyse capture-marquage-recapture. Sont présentées ici deux covariables individuelles, la population d'origine (\$COV:pop) et le type de bague (\$COV:ring).

Les probabilités calculées sont de différents types. Généralement, on discrimine 4 grands types de probabilités : l'état initial (IS), les survies (Φ), les transitions (ϕ) et les

probabilités des événements (ϵ). Afin d'estimer ces probabilités, les modèles de types CMR se basent sur la méthode du Maximum Likelihood (« maximum de vraisemblance »). Le likelihood est, dans notre cas de figure, le produit entre des probabilités d'observer un historique d'évènements ($Pr(h_i | \text{première rencontre})$), déterminé au travers des probabilités de survie, transitions, etc.) et le nombre de ces historiques réellement observés dans le jeu de données. L'idée ici est d'estimer des probabilités (de survie, de transitions, etc.) qui permettent de maximiser ce likelihood (plus de détails dans Lebreton *et al.* (1992)).

Des effets peuvent ensuite être testés sur ces probabilités-là. Pour plus de facilité de compréhension, et parce que le logiciel E-SURGE utilise ce format, les probabilités seront représentées sous la forme de matrices. Les matrices se lisent des lignes vers les colonnes, et les colonnes d'une matrice donnée correspondent aux lignes de la matrice suivante. Ce faisant, les probabilités d'observer un historique d'évènements donné se fait par calcul matriciel, en multipliant les matrices entre elles.

B) Matrices et sélection de modèles pour l'analyse Cigogne blanche

Codage des évènements et matrices

Nous avons testé, au travers de l'approche capture-recapture multi-évènements, les effets de l'âge, du temps, des populations, de la stratégie de dispersion précédente, le type de bague utilisé ainsi que des conditions climatiques sur la survie, les stratégies de dispersions et la probabilité de relectures des individus (**Chap. 5, I**). Nous avons, comme pour le cincle, codé les observations en historiques d'évènements, lié à des états biologiques sous-jacents (Pradel 2005a). Les évènements ont été codés pour cette analyse de la manière suivante : "0"- pas de contrôle de l'individu; "1"- baguage du poussin; "2"- individu revu à moins de 5km du site précédent/lieu de naissance; "3"- individu revu à plus de 5km du site précédent/lieu de naissance ; "4"- individu revu mais au statut de dispersion inconnu. Les états sous-jacents correspondants sont dans notre cas : « Juv » - Poussin ; « NDp » - Individu non-dispersant ; « Dp » - Individu dispersant ; « D » - Individu mort. Nous avons comme pour le cincle suivi la distinction des matrices de transitions en deux matrices, une concernant la probabilité de survie des individus (noté Φ), et la suivante concernant les transitions entre les stratégies de dispersion à proprement parler (noté Ψ) (Hestbeck, Nichols & Malecki 1991; Lebreton *et al.* 1992).

$$\Phi = \begin{matrix} & \begin{matrix} Juv & NDp & Dp & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} Juv \\ NDp \\ Dp \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} \phi_{Juv} & 0 & 0 & 1 - \phi_{Juv} \\ 0 & \phi_{NDp} & 0 & 1 - \phi_{NDp} \\ 0 & 0 & \phi_{Dp} & 1 - \phi_{Dp} \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Les individus peuvent donc, à un temps $t+1$, être soit mort, soit vivant dans l'état identique dans lequel ils se situaient au temps t . Contrairement à l'étude sur le cincle, nous étudions cette fois-ci la survie en première année de vie des individus. Les probabilités des transitions entre stratégies de dispersions apparaissent dans la matrice suivante, avec comme précédemment, une impossibilité pour un individu mort de changer d'état.

$$\Psi = \begin{matrix} & \begin{matrix} Juv & NDp & Dp & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} Juv \\ NDp \\ Dp \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 0 & \psi_{Juv \rightarrow NDp} & 1 - (\psi_{Juv \rightarrow NDp}) & 0 \\ 0 & \psi_{NDp \rightarrow NDp} & 1 - (\psi_{NDp \rightarrow Dp}) & 0 \\ 0 & 1 - (\psi_{Dp \rightarrow Dp}) & \psi_{Dp \rightarrow Dp} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

La matrice des probabilités d'évènements possède un évènement supplémentaire codé « 4 », qui permet de prendre en compte l'incertitude de l'état de l'individu. Ce faisant, un individu codé «4 » une saison de reproduction d'une année donnée pourra soit être non-dispersant (probabilité ε_2), soit dispersant (probabilité ε_4). Les individus juvéniles, qui sont bagués, sont nécessairement codés en « 1 », l'état initial de notre jeu de données étant obligatoirement cet état juvénile.

$$E = \begin{matrix} & \begin{matrix} 0 & 1 & 2 & 3 & 4 \end{matrix} \\ \begin{matrix} Juv \\ NDp \\ Dp \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2) & 0 & \varepsilon_1 & 0 & \varepsilon_2 \\ 1 - (\varepsilon_3 + \varepsilon_4) & 0 & 0 & \varepsilon_3 & \varepsilon_4 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Les individus codés « 2 » sont nécessairement des individus considérés comme non-dispersants, et les individus codés « 3 » sont obligatoirement des individus considérés comme dispersants. Les absences de relecture (« 0 ») peuvent soit indiquer que l'animal est mort, soit

qu'il est dans un des deux statuts de dispersions mais qu'il a été raté lors des relectures sur le terrain.

En considérant l'énorme échelle spatio-temporelle utilisée pour notre étude (territoire national français, avec des relectures faites en Allemagne et en Suisse d'individus bagués en France), l'émigration définitive de notre aire d'étude semble être très restreinte (voire inexistante), ce qui limite fortement le biais concernant les estimations des probabilités de survie et de relectures des individus.

« Goodness-of-fit » et sélection de modèle

Le Goodness-of-fit (GOF) a été réalisé en utilisant le logiciel U-CARE v2.3.2 (Choquet *et al.* 2009a). Il n'y pas d'absence d'ajustement dans nos modèles sur les 10 groupes d'individus différents de notre jeu de données (5 populations différentes et 2 types de bagues considérés). Le ratio global entre la valeur statistique de GOF et son degré de liberté ($\hat{c} = \chi^2/df$) pour l'ensemble des groupes, donnant une idée de l'ajustement du modèle (Lebreton *et al.* 1992; Burnham & Anderson 2002), nous indique $\hat{c} = 1116.329/329 = 3.393$, ce qui souligne un ajustement acceptable de notre modèle ($\hat{c} < 4$, d'après Burnham & Anderson 2002).

Comme précédemment, les combinaisons de modèles ont été testées en utilisant E-SURGE v1.9.0 (Choquet, Rouan & Pradel 2009b). Les valeurs d'AICc des modèles ont servi de base pour leur sélection, le meilleur modèle possédant la plus faible valeur (Burnham & Anderson 2002). Les poids d'Akaike (w_i) ont également été déterminés (Burnham & Anderson 2002; Wagenmakers & Farrell 2004). Différentes combinaisons de facteurs et d'interactions ont été testées afin d'affiner la sélection de modèle et d'améliorer la pertinence de nos résultats. Comme différents effets sur la survie, les stratégies de dispersions ou encore les probabilités de relecture de bagues sont envisageables, des modèles incluant des combinaisons de facteurs et leurs interactions ont été testés afin d'augmenter la précision de notre analyse. Les facteurs influençant les probabilités de relectures de bagues ont été déterminés *a priori* et fixés avant le processus de sélection de modèles pour la survie et la dispersion. En effet, la correcte prise en compte d'effets concernant la probabilité de relecture des bagues permet de limiter les biais de détection, améliorant de ce fait les estimateurs des paramètres de survie et de transitions. La sélection de modèle a eu lieu du modèle nul vers le modèle comprenant l'intégralité des effets possibles pour les probabilités de recapture. Ces résultats ne seront pas explorés en détails dans cette thèse. Le modèle possédant l'AIC le plus

faible (pour tous les autres modèles ; $\Delta AIC > 24,4$) contient un effet du type de bagues (Chap. 6, II, A), du statut de dispersion (probabilité moyenne de relecture des dispersants : 5,4% ; des non-dispersants : 29,9%), des populations (dans le Centre : 26,3% ; dans le Nord-Est : 5,1% ; dans le Nord-Ouest : 38,4% ; dans l'Ouest : 28,2% ; dans le Sud : 36,1%) de l'évènement (observation à plus ou moins 5km du site précédent ; plus de 5 km : 6,4% ; moins de 5 km : 27,5% ; inconnu : 28,8%) et du temps chez les individus non-dispersants (avec une probabilité de relecture évoluant de 16,8% à 40,2% plus récemment, en fonction notamment des populations).

Nous avons ensuite cherché à déterminer la meilleure combinaison de facteurs permettant d'expliquer la survie de nos individus, puis nous avons appliqué la même approche pour déterminer le meilleur modèle pour la dispersion. L'effet du climat a été testé *a posteriori* sur le dernier modèle sélectionné pour la survie et la dispersion. Le climat a été testé à travers l'indice NAO hivernal et annuel, sur la survie et la dispersion.

C) Matrices et sélection de modèles pour l'analyse Cincle plongeur

Codage des évènements et matrices

Ont été pris en compte dans l'analyse uniquement les cincles ayant pu être sexé correctement, autrement dit, les individus ayant survécu à leurs premières années de vie (101 individus) (**Chap. 5, II**). La survie juvénile (de 0 à 1 an) a donc été fixée à 100% dans nos modèles. Nous avons testé les effets du temps (années), de l'altitude, du sexe et des stratégies de dispersions sur la survie des Cincles adultes, ainsi que tous ces facteurs plus un effet de l'âge (juvéniles/matures) sur les stratégies de dispersions. Afin de réaliser ces analyses, nous avons utilisé une approche de capture-marquage-recapture multi-évènements, et avons traduit les observations faites en historiques de rencontres (Pradel 2005b). Le code utilisé pour ces historiques représente des « évènements » observables sur le terrain qui correspondent indirectement aux « états » biologiques dans lesquels les individus se trouvent. Ainsi, les évènements ont été codé pour cette analyse de la manière suivante : “0”- pas de contrôle de l'individu; “1”- baguage du poussin; “2”- individu revu à moins de 2km du site précédent/lieu de naissance; “3”- individu revu à plus de 2km du site précédent/lieu de naissance. Les états sous-jacents correspondant sont dans notre cas : « Nest » - Poussin ; « NDp » - Individu non-dispersant ; « Dp » - Individu dispersant ; « d » - Individu mort. Nous avons décidé de distinguer les probabilités de transitions en deux étapes, suivant l'approche traditionnelle,

avec en premier les probabilités de survie (noté Φ) et en second les probabilité de transitions *stricto sensu* (noté Ψ) (Hestbeck *et al.* 1991; Lebreton *et al.* 1992). Nous représentons les différentes probabilités en matrices, avec les états de départs en lignes et les états d'arrivées en colonnes. Les probabilités de survie sont dépendantes des états initiaux et vont du temps t au temps $t+1$. Ainsi un individu peut soit être dans son état initial, mais vivant à $t+1$, soit mort.

$$\Phi = \begin{matrix} & \begin{matrix} Nest & NDp & Dp & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} Nest \\ NDp \\ Dp \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_{NDp} & 0 & 1 - \phi_{NDp} \\ 0 & 0 & \phi_{Dp} & 1 - \phi_{Dp} \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Comme nous pouvons le voir dans la première ligne, nous avons considéré les individus ayant survécu à leur première année, ce qui induit une probabilité de mortalité de 0. Les individus morts à un temps t restent morts aux temps $t+1$, et les individus dans les deux états de dispersions peuvent soit survivre et rester dans leur état respectif, soit mourir. L'étape suivante décrit les transitions possibles entre ces différents états, une fois les individus morts ou vivants à $t+1$.

$$\Psi = \begin{matrix} & \begin{matrix} Nest & NDp & Dp & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} Nest \\ NDp \\ Dp \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 0 & \psi_{Nest \rightarrow NDp} & 1 - (\psi_{Nest \rightarrow NDp}) & 0 \\ 0 & \psi_{NDp \rightarrow NDp} & 1 - (\psi_{NDp \rightarrow Dp}) & 0 \\ 0 & 1 - (\psi_{Dp \rightarrow Dp}) & \psi_{Dp \rightarrow Dp} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Les individus adultes ne peuvent plus revenir à l'état poussin et les individus morts ne peuvent plus être trouvés à un état différent, ce qui explique pourquoi les premières et dernières colonnes contiennent des 0. La dernière matrice, contenant la probabilité des évènements, correspond à la probabilité de lier les différents états aux évènements sous-jacents.

$$E = \begin{matrix} & \begin{matrix} 0 & 1 & 2 & 3 \end{matrix} \\ \begin{matrix} Nest \\ NDp \\ Dp \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2) & 0 & \varepsilon_1 & \varepsilon_2 \\ 1 - \varepsilon_3 & 0 & 0 & \varepsilon_3 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Les individus bagués poussins sont obligatoirement codé en « 1 », avec donc une probabilité de 100%. Une absence de relecture de bague (« 0 ») peut correspondre soit à un individu adulte, dispersant ou non, qui a été raté, ou alors à un individu mort, qui par définition ne peut être relu. Un individu contrôlé à moins de 2km de son précédent site a été codé « 2 », et est donc lié directement à un état non-dispersant. Un individu relu à plus de 2km de sa précédente relecture a été codé « 3 », et peut soit être un individu dispersant ou non. En effet, la dispersion est un évènement considéré d'une saison de reproduction à une autre (dans notre cas, d'une année à l'autre), les individus étant revu à plus de 2km de leur précédent site de relecture peuvent soit être des individus dispersants, soit des individus ayant dispersés plus tôt dans leurs vies, et donc n'être pas dispersants pour l'année considérée. Cette distinction n'a pas été réalisée pour les individus non-dispersants, vu qu'il est peu probable qu'un individu disperse plusieurs fois et retourne finalement au lieu de première relecture. Les probabilités des évènements ont été déterminées via notre approche capture-recapture sur le modèle comprenant l'ensemble des termes et leurs interactions. Le résultat donne uniquement un effet des évènements (0, 1, 2 ou 3) sur la probabilité d'assigner correctement les états.

Dans notre étude, les modèles ne distinguent pas l'émigration permanente de la mortalité, et la survie doit être considérée comme un indice local (Lebreton *et al.* 1992). Néanmoins, nous considérons ce biais potentiel comme réduit pour trois raisons principales. En premier, nous considérons uniquement les individus revus à l'âge adulte, et au moins une fois sur le site d'étude. Deuxièmement, la littérature sur la dispersion de reproduction et l'émigration de l'espèce indique que ces évènements à très larges échelles sont supposés réduits (Tyler, Ormerod & Lewis 1990; Tyler 2010). Enfin, l'aire totale de notre zone d'étude est suffisamment large pour englober la majorité des rivières et des sites de nidification potentiels à proximité.

« Goodness-of-fit » et sélection de modèle

Le Goodness-of-fit (GOF) a été réalisé en utilisant le logiciel U-CARE v2.3.2 (Choquet *et al.* 2009a). Le test n'a pas apporté de preuve d'absence d'ajustement (« lack of fit ») dans le modèle général Cormack-Jolly-Seber ($\chi^2 = 15.551$, $p = 0.744$, $df = 20$). Cela nous permet d'être confiants vis-à-vis du calcul des AICc (Critère d'information d'Akaike corrigé pour les petites tailles d'échantillons), qui est basé sur la déviance des modèles. Cette dernière

peut être exagérée (conduisant à des erreurs de sélection de modèle) lorsque l'ajustement du modèle est mauvais (Choquet *et al.* 2009a). Nous avons également calculé le ratio entre la valeur statistique de GOF et son degré de liberté ($\hat{c} = \chi^2/df$), qui donne une idée de l'ajustement du modèle (Lebreton *et al.* 1992; Burnham & Anderson 2002). Dans notre cas, $\hat{c} = 0.778$, indiquant un excellent ajustement de notre modèle.

Les différentes combinaisons de modèles ont été testées en utilisant E-SURGE v1.9.0 (Choquet *et al.* 2009b). La sélection de modèle a été basée sur les valeurs d'AICc des modèles, avec le meilleur modèle correspondant à celui avec la plus faible valeur (Burnham & Anderson 2002). Ont également été calculés les poids d'Akaike (w_i), qui correspondent à la probabilité pour un modèle donné d'être le meilleur, en ce sens où il minimise la divergence de Kullback-Leibler (Burnham & Anderson 2002; Wagenmakers & Farrell 2004). Comme différents effets sur la survie, les stratégies de dispersions et les probabilités de recapture sont possibles, des modèles incluant des combinaisons de facteurs et leurs interactions ont été testés afin d'augmenter la précision de notre analyse. Les facteurs influençant les probabilités de recaptures ont été déterminés *a priori* et fixés avant le processus de sélection de modèles pour la survie et la dispersion. Une sélection de modèle, en partant du modèle nul vers le modèle comprenant l'intégralité des effets possibles pour les probabilités de recapture a été effectué. Ces résultats ne seront pas détaillés dans cette thèse, mais le modèle possédant l'AIC le plus faible (tous les autres modèles ; $\Delta AIC > 2,04$) contient un effet du sexe et des événements, à savoir la relecture à plus ou moins de 2 km par rapport au site précédent (probabilité de relecture d'une femelle adulte revue à plus de 2 km : 2,3 % ; à moins de 2 km : 92,8 % ; d'un mâle adulte revu à plus de 2 km : 4,5 % ; à moins de 2 km : 86,4 %).

Un fois les facteurs ayant un rôle dans les probabilités de relecture fixés, nous avons cherché à déterminer le meilleur modèle pour la survie en testant un maximum de combinaisons de facteurs possibles, puis à partir de ce dernier, nous avons appliqué la même approche pour déterminer le meilleur modèle permettant d'expliquer la dispersion. Par la suite, nous avons testé toutes les combinaisons possibles de facteurs issus des modèles possédant une différence d'AIC inférieure à 4 pour la survie et la dispersion, afin d'affiner notre sélection de modèle et de limiter les risques de mauvaise sélection.

IV) Héritabilité de la dispersion

A) Définition et approche bayésienne par « *animal model* »

L'héritabilité correspond à la part de la variance totale d'un trait phénotypique expliqué par la génétique. En effet, deux individus proches génétiquement (par exemple des individus proches d'un point de vue généalogique : frères-sœurs, père-fils, etc.) ont des chances de partager un même trait phénotypique si ce dernier est d'origine génétique. L'emploi du terme d'héritabilité est à différencier du terme hérédité. Même si les deux termes renvoient à une idée de transmission, ils ne désignent pas les mêmes mécanismes. En effet l'hérédité est la transmission directe d'un caractère d'une génération à sa descendance directe, alors que l'héritabilité étudie le facteur génétique influençant la variation d'un trait phénotypique au sein d'une population, pour comprendre les origines de cette dernière. Dans notre cas de figure, nous avons concentré nos recherches sur l'héritabilité *stricto sensu*, noté aussi h^2 . Toute la difficulté du calcul du h^2 réside dans la correcte décomposition de la variance phénotypique en composantes génétiques, environnementales, ou autres. Parmi les outils statistiques utilisés couramment (régression parents-enfants, modèles GEE,..), seul l'*animal model* permet de correctement décomposer les effets de manières pertinentes en apportant une puissance statistique suffisante (Annexe I; Postma & Charmantier 2007; de Villemereuil, Gimenez & Doligez 2013).

L'« *animal model* » est un type de modèle linéaire mixte, permettant de tester des variables explicatives de type « fixes » et/ou « aléatoires », développé au cours de la dernière décennie afin notamment de déterminer l'héritabilité des caractères phénotypiques (Kruuk 2004). Un facteur aléatoire dans un modèle permet non seulement d'éviter des autorépliques ou de prendre en compte une absence d'indépendance dans le jeu de données, mais également d'extraire l'effet de la variance de ce facteur sur la variable réponse, ici le trait phénotypique (Wilson *et al.* 2010). En appliquant ce type de modèle, et en mettant en facteur aléatoire des variables traduisant l'effet génétique (par exemple le pedigree d'une population) ou environnemental (identité du nid, de la rivière, etc.), nous sommes donc en mesure de décomposer la variance d'un trait phénotypique (la dispersion dans notre cas) en autant de composantes que de variables ajoutées en variables aléatoires dans notre modèle mixte.

B) Décomposition des traits phénotypiques et généalogie

En utilisant la généalogie, les données de dispersion (probabilités et distances) ainsi que les données morphologiques (tailles, masses, conditions corporelles) obtenues sur le Cincle plongeur, nous avons pu réaliser des *animal models* bivariés nous permettant de partitionner les variances phénotypiques totales (V_P) en effet génétique additif (V_A), en effet années, aussi appelé effet *cohort* (V_C), en effets rivières, aussi appelé effet *patch* ou environnemental (V_E), ainsi que l'erreur résiduelle (V_R) (Kruuk 2004) (**Chap. 5, III**). L'*animal model* est un outil statistique, pouvant être basé sur une approche bayésienne utilisant la méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC) afin de déterminer des estimations de paramètres (Hadfield 2010; Wilson *et al.* 2010; de Villemereuil *et al.* 2013), permettant entre autres le calcul de l'héritabilité de traits phénotypiques, ainsi que de potentielles corrélations génétiques (Kruuk 2004; Wilson *et al.* 2010), tout cela en permettant l'utilisation de données non-normales (Waldmann 2009). La variance phénotypique totale peut ainsi dans notre cas être définie selon l'équation suivante :

$$V_P = V_A + V_C + V_E + V_R$$

Equation II.1. *Décomposition de la variance phénotypique totale (V_P) en différentes composantes dans nos analyses. V_A : effet génétique additif, V_C : effet cohort, V_E : effet environnemental, ainsi que l'erreur résiduelle (V_R)*

L'héritabilité (h^2) a été définie comme le rapport V_A / V_P . Le sexe a également été pris en compte comme facteur fixe dans nos modèles afin de tenir compte des variabilités connues du comportement de dispersion entre les sexes (Chap. 1, II, D).

L'approche par *animal models* bivariés permet l'estimation de corrélations génétiques (r_G), dans notre cas entre le comportement de dispersion (distance et probabilité) et les données morphologiques (taille, masse, condition corporelle). Pour calculer la corrélation génétique entre deux traits, nous nous sommes basés sur la covariance de la composante génétique additive (COV_A) de ces traits, utilisée comme suit :

$$r_G = \text{COV}_{A1-2} / \sqrt{(V_{A1} \times V_{A2})}$$

Equation II.2. Calcul de la corrélation génétique entre deux traits phénotypiques 1 et 2, au travers de l'utilisation de la covariance entre les composantes génétiques additives de ces deux traits (COV_{A1-2}), ainsi que la composante génétique additive de ces deux traits (V_{A1} et V_{A2}).

La corrélation génétique ainsi déterminée permettra de vérifier si la dispersion et les indices morphologiques possèdent, au-delà de toutes corrélations phénotypiques possibles, une origine génétique commune permettant de mieux comprendre le lien entre les deux. Elle permet notamment de mettre en évidence la présence potentielle d'une pléiotropie, à savoir un gène ou groupe de gènes codant des phénotypes a priori indépendants.

Les modèles ont été implémentés sur R v3.1.1. grâce au package MCMCglmm (Hadfield 2010). La méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC) a fourni 1 000 000 d'itérations pour les modèles incluant la distance et 14 000 000 d'itérations pour les modèles basés sur la probabilité de dispersion. Le nombre d'itérations initiales non prises en compte est de 10 000, afin d'atteindre une convergence, estimée visuellement. L'analyse avec les distances a pris en compte une estimation sélectionnée toutes les 250 itérations (donnant au total 3960 estimations) et l'analyse avec la probabilité, une valeur pour 15 000 itérations (932 estimations totales). Ces valeurs ont été sélectionnées afin d'éviter les phénomènes d'autocorrélations. La masse, la taille, la condition corporelle ainsi que la distance de dispersion juvénile ont été liées à une fonction gaussienne, et la probabilité de dispersion juvénile à une famille de distribution catégorique. Comme nous remarquons que les femelles sont statistiquement moins massives ($70.43 \pm 0.57\text{g}$) et grandes (-1.14 ± 0.06 , indice de taille obtenu au travers d'une ACP) que les mâles (respectivement $74.44 \pm 0.52\text{g}$ et 1.13 ± 0.05), nous avons également intégré un effet « sexe » en facteur fixe dans nos modèles.

Les distributions *a priori* ont été fixées de manière à être les moins informatives possible, permettant ainsi la parfaite traduction des effets de nos variables. Nous avons ainsi utilisé pour les modèles univariés une distribution inverse-Gamme (0.001, 0.001) (de Villemereuil *et al.* 2013) et pour les modèles bivariés une matrice de covariance basée sur la variance des variables considérées. La généalogie complète de la population, utilisée pour la détermination de l'effet génétique additif, comprends 463 individus, contenant 226 individus dont l'identité des deux parents est connue (245 individus dont au moins un des deux parents est identifié).

V) La théorie des graphes

A) Concepts généraux

Les flux d'individus ou de gènes dans un réseau de patches ou de populations au sein d'une métapopulation peuvent être étudiés au travers l'utilisation de la théorie des graphes (Urban & Keitt 2001; Minor & Urban 2008). Il s'agit d'une approche mathématique qui permet d'appréhender, notamment via le calcul d'indices statistiques, la connectivité d'un réseau. Ses applications ont été développées dans de nombreux domaines, notamment dans l'analyse des réseaux sociaux (Bret *et al.* 2013; Pasquaretta *et al.* 2014) ou encore en écologie (Bunn, Urban & Keitt 2000; Bradley, Doran-Sheehy & Lukas 2004; Urban *et al.* 2009; Carranza *et al.* 2011). Dans cette approche, un graphe est considéré comme un ensemble de nœuds (« nodes ») connectés entre eux par des liens (« edges »). Les nœuds peuvent ainsi représenter les patches d'habitats en écologie du paysage ou encore les individus dans un réseau social (Proulx, Promislow & Phillips 2005). En écologie du paysage, les études utilisent majoritairement la théorie des graphes pour étudier les propriétés des habitats utilisés par les organismes (Bunn *et al.* 2000; Urban & Keitt 2001; Decout *et al.* 2012), plutôt que l'étude réelle d'échanges d'individus entre populations (Mcintire, Schultz & Crone 2007; Campbell Grant *et al.* 2010; Chittaro & Hogan 2013). Néanmoins, la théorie des graphes semble être une bonne approche pour étudier la structure en réseau des métapopulations à cause de la dynamique qui peut être étudiée à différents niveaux : au niveau du réseau (métapopulation), avec une compréhension globale des interconnexions inter-populationnelles ; au niveau intermédiaire, en se concentrant sur les événements de dispersion directement ; et finalement au niveau nodale, afin d'appréhender correctement la place et le rôle de chaque population dans la métapopulation.

B) Tests statistiques et définitions des indices

Nous avons considéré les 5 populations de Cigogne blanche comme les 5 nœuds d'un réseau qui constitue la métapopulation française de l'espèce (**Chap. 4**). Les liens reliant ces nœuds correspondent alors aux dispersions des individus entre les populations. Ces liens peuvent être orientés, nous permettant ainsi de distinguer des échanges asymétriques entre populations, afin de caractériser une potentielle structure en puits-source de nos populations

(Mouquet & Loreau 2003). Nous avons calculé entre autres la force des nœuds, appelée « strength » qui correspond à la somme des événements de dispersion entre une population donnée et toutes les autres (Whitehead 2009).

Nous avons effectué une analyse par cluster, qui indique si et comment les populations sont préférentiellement connectées entre elles. Nous avons extrait le maximum de modularité (« Max. Mod. ») qui représente la fraction des connections à l'intérieur d'un cluster moins la fraction attendue si les connections avaient été distribuées aléatoirement dans le réseau (Pasquaretta *et al.* 2014), ainsi que le coefficient de corrélation cophénétique (« CCC ») (Whitehead 2009). La modularité indique à quel point un groupe est en cluster, et sa valeur va de 0 (répartition aléatoire des connections) à 1 (indiquant une structure en clusters très forte) (Pasquaretta *et al.* 2014). Une modularité supérieure à 0.3 est usuellement considérée comme indiquant une division des données, et permet la discrimination des clusters (Newman 2004; Sueur & Petit 2008; Sueur *et al.* 2011). Le CCC indique si le dendrogramme (la représentation graphique de la clustérisation des données) correspond à la matrice des événements de dispersion entre les populations. Un CCC supérieur à 0.8 correspond à un bon ajustement, indiquant ainsi une bonne représentation visuelle qui peut ainsi être utilisée (Whitehead 2009; Sueur *et al.* 2011). Enfin, un ratio « cluster Out/In » a également été calculé pour chaque population dans les clusters, correspondant pour une population donnée au nombre d'interactions qu'elle possède avec l'extérieur de son cluster, divisé par le nombre d'interactions qu'elle possède à l'intérieur de son cluster. Cet indice indique le rôle que joue une population donnée dans son cluster, de majoritairement responsable de la dynamique interne (avec un très faible ratio Out/In) à responsable des échanges entre clusters (avec un ratio Out/In élevé).

L'indice de rapprochement de la migration (« IMC ») allant de 0 à 1, indique à quel point l'orientation entre deux populations s'éloigne de l'orientation moyenne de migration de l'espèce (32°/212° Nord, calculé entre le centre de gravité de la France et le détroit de Gibraltar, passage obligé pour la population-Ouest-européenne de l'espèce lors de sa migration en Afrique (Bernis 1959; De Lucas *et al.* 2004)). Ainsi, nous avons pu créer une matrice contenant un IMC pour chaque dyade de populations, et ainsi permettre de tester des corrélations entre cet indice et le nombre d'individus dispersants entre deux populations données.

$$IMC = \frac{90 - \Delta Deg}{90}$$

Equation II.3. Equation permettant le calcul de l'IMC. ΔDeg correspond à la différence entre les angles d'orientation de deux populations (selon le Nord) et l'axe moyen de migration de l'espèce (32°/212° Nord)

Nous avons effectué des tests de corrélations entre le nombre d'individus dispersants entre deux populations et soit leurs différence de densité, la distance euclidienne entre leurs centres de gravité respectifs ou encore axe de migration moyen (via l'utilisation de l'IMC). Nous avons obtenu une matrice pour chacune de ces mesures, et les tests de corrélations de ces matrices ont été effectués grâce à un Z-test de Mantel (Mantel 1967). Nous avons également testé un effet d'attraction (un plus grand nombre d'individus venant d'autres populations) ou de répulsion (un plus grand nombre d'individus allant vers d'autres populations) du nombre d'évènements de dispersion pour une population donnée. Nous avons ainsi pu construire trois matrices : 1) une avec le nombre d'évènements de dispersion au sein de chaque population, en fonction des années, 2) une contenant le nombre d'individus venant dans chaque population, par classes d'années, 3) et une dernière matrice avec le nombre d'individus dispersants vers d'autres populations, par classes d'années. Nous avons ainsi pu appliquer des tests de corrélations de matrices afin de tester un effet d'attraction ou de répulsion de la dispersion.

Les asymétries entre le nombre arrivants et partants d'individus pour chaque population ont été calculées via un test de chi-deux d'asymétrie. L'analyse du réseau, ainsi que le calcul des indices et les test effectués ont été faits grâce aux logiciels SOCPROG v2.5 (Whitehead 2009) et R v3.1.1. Les logiciels Gephi (Bastian, Heymann & Jacomy 2009) et GraphPad Prism ont été utilisés afin de tracer les figures.

VI) Approche statistique

Nous avons testé l'effet de différents facteurs sur nos variables dépendantes grâce à différents types de modèles. Nous avons ainsi utilisé des analyses de la variance (ANOVA) en ayant au préalable vérifié la normalité des résidus issus du modèle, grâce à un test de Shapiro-Wilk, et l'égalité des variances, grâce à un test de Levene. Ont également été utilisés des

modèles linéaires généralisés (GLM), permettant la généralisation des modèles à des données de type binomiales ou suivant une loi de Poisson.

La sélection des modèles pour les analyses de la variance (ANOVA) et les modèles linéaires généralisés (GLM) se base sur l'AICc (Burnham & Anderson 2002) et le poids d'Akaike (Wagenmakers & Farrell 2004). Pour les modèles possédant une différence d'AICc inférieur à 4 avec le modèle possédant l'AICc le plus faible, et donc étant susceptibles d'expliquer correctement les données, les poids d'Akaike ont été utilisés afin de discuter de l'apport respectif de chaque modèle (Burnham & Anderson 2002). Chaque estimation de paramètres fournie par le modèle a également été testée avec un test de Wald afin de vérifier si elle diffère significativement de 0. Nous avons basé une partie de notre raisonnement statistique sur le principe de marginalité (Nelder 1994; Ato García, Vallejo Seco & Palmer Pol 2013), qui énonce que si un paramètre dans un modèle donné est également impliqué dans une interaction, l'effet principal devient marginal, et donc doit recevoir moins d'attention que l'interaction.

Les estimations des paramètres sont présentées avec leurs erreurs standards. Tous les tests statistiques liés aux modèles sont effectués sur le logiciel R v. 3.1.1., et certains graphiques grâce au logiciel Graph Pad Prism.

Chapitre 3



Causes proximales de la dispersion

“Birding, after all, is just a game. Going beyond that is what is important.”

Roger Tory PETERSON

RÉSUMÉ DU CHAPITRE 3

Objectifs : La dispersion est un type de mouvement soumis à l'influence de nombreuses causes proximales. Les études menées sur le sujet se sont concentrées sur des échelles spatiales et temporelles limitées, ce qui peut induire des biais dans la détermination de ces causes. Nous avons donc choisi de concentrer nos analyses sur les effets de l'environnement social, du climat et de la migration sur la dispersion de la Cigogne blanche, en utilisant un jeu de données à larges échelles spatio-temporelles, ce qui a permis d'étudier cinq populations sur 25 ans.

Méthodes : L'influence de la densité, du climat (avec l'indice d'oscillation nord-atlantique (NAO)), des populations ou encore de l'âge sur le comportement de dispersion a été déterminé en utilisant des modèles linéaires généralisés, des analyses de la variance ou encore par corrélation de matrices. Des statistiques circulaires (ANOVA circulaire, test de Rayleigh et V-test) ont permis de déterminer l'influence de la direction moyenne de migration (pour chaque population) sur l'orientation de la dispersion.

Résultats : 1) La densité de départ diminue la distance de dispersion juvénile, mais la différence de densité entre deux populations n'influence pas le comportement. 2) L'indice NAO augmente la probabilité de dispersion juvénile et diminue celle de reproduction. De mauvaises conditions climatiques annulent les effets de la densité sur la distance. 3) La dispersion se fait selon l'axe moyen de migration, dès lors que cela est physiquement possible. Deux populations orientées selon cet axe moyen échangent plus d'individus que d'autres non alignées selon cet angle.

Conclusion : Etudier les causes proximales de la dispersion en se basant sur des échelles spatiales et temporelles larges nous aura permis de mettre en évidence le compromis compétition/bénéfices de la présence de conspécifiques mais également les compromis énergétiques sous-jacents à des bonnes ou mauvaises conditions climatiques, en fonction des populations considérées. Le lien unissant migration et dispersion, pour l'heure rarement étudié, a ici été souligné de manière significative, et devra dès lors être pris en compte dans les analyses futures menées sur la dispersion des espèces migratrices.

I) Densité et comportement dispersif

Résultats

Dans le cas de la Cigogne blanche en France, la distance moyenne parcourue par les juvéniles est de 67.3 ± 136.2 km (les valeurs s'échelonnant de 0 à 827 km (la distance la plus importante jamais enregistrée chez cette espèce)), avec une valeur médiane de 20.9 km). 59 individus (21.7 %) dispersèrent même sur de longues distances (plus de 50 km; avec 3.5% au-delà des 500 kms). Selon notre critère de dispersion (seuil fixé à 5 km entre le site de naissance et le site de première tentative de reproduction), une très grande majorité des juvéniles (207 sur 264, soit 78.4%) est considérée comme dispersante. Ces valeurs sont comparables aux données retrouvées dans la littérature (distance de dispersion juvénile moyenne de 94 km et médiane de 26 km ; Chernetsov, Chromik & Dolata 2006).

Concernant la dispersion de reproduction, 212 individus (sur 277) ont été revus au même endroit (autrement dit, une distance de dispersion de 0 km), et 59 ont dispersé à moins de 5 km. Seul 21 individus ont dépassé le seuil des 5 km (7.6%), avec 6 individus (2.2%) dispersants à plus de 50 km. La distance moyenne de dispersion de reproduction est dans notre cas de 3.21 ± 15.91 km (allant de 0 à 161.4 km, avec une distance médiane de 0 km).

L'effet de la densité de départ a été testé sur la probabilité de dispersion juvénile (par rapport au seuil de 5 km) (Tableau III.1) ainsi que sur la distance effectuée (Tableau III.2). La densité n'a pas été testée sur la dispersion de reproduction, sachant que la précision de nos données ne permet pas de discriminer une densité de la zone de départ et d'arrivée différentes dans ce cas (cf. Matériel et Méthodes). L'effet de la densité a été testé conjointement et en interaction avec d'autres facteurs qui seront discutés par la suite.

On observe ainsi que la densité n'apparaît pas dans le modèle sélectionné, ce qui suggère que ce facteur n'ait pas d'effet sur la probabilité de disperser. Néanmoins, la différence d'AICc étant relativement faible avec le deuxième modèle présenté ($\Delta AICc = 0,52$) et le ratio du poids d'Akaike n'étant que de 1,29 (0,45/0,35), nous ne pouvons pas écarter le second modèle et nous devons rester prudent dans la discussion des résultats.

<i>Probabilités de dispersion juvénile</i>	LogLik	AICc	Δ AICc	w
NAO * Pop	-120.99	262.86	0.00	0.45
NAO * Pop + Densité * Pop	-115.72	263.38	0.52	0.35
NAO * Pop + Densité	-120.98	265.00	2.14	0.15
NAO * Densité * Pop	-112.96	269.37	6.51	0.01
Null	-137.72	277.46	15.48	0.00

Tableau III.1. *Résumé de la sélection des modèles linéaires généralisés selon une loi binomiale pour la probabilité de dispersion juvénile. Les trois meilleurs modèles (ceux possédant la valeur d'AICc la plus faible) sont présentés, ainsi que le modèle nul et le modèle complet, comprenant l'ensemble des interactions possibles. Les modèles sont indiqués avec leurs Log-likelihood (LogLik), le Δ AICc calculé à partir du meilleur modèle et le poids d'Akaike (w). « Pop » signifie l'effet du facteur « Populations » et « NAO » l'effet de l'indice d'oscillation nord-atlantique. Le symbole “+” signifie un effet additif et le symbole “*” tous les effets additifs et interactions possibles entre les paramètres considérés. En gras apparaît le meilleur modèle.*

Le modèle sélectionné concernant cette fois-ci la distance de dispersion juvénile indique quant à elle que le meilleur modèle semble être un modèle incluant un effet de la densité de départ (Tableau III.2). Cet effet de la densité apparaît en interactions avec deux autres composantes, les populations et l'indice d'oscillation nord-atlantique. Ce dernier point sera discuté dans la partie consacrée à l'effet des conditions climatiques sur la dispersion (Chap. 3, II, A de la thèse). Concernant l'interaction entre la densité et les populations, l'effet est représenté sur la figure III.1.

On remarque un lien négatif significatif de la densité sur la distance de dispersion juvénile dans le Nord-Est (estimate = -0.056 ± 0.014 SE; t -value = -3.934 , $P < 0.001$), l'Ouest (estimate = -0.205 ± 0.079 SE; t -value = -2.607 , $P = 0.009$) et le Nord-Ouest (estimate = -0.204 ± 0.051 SE; t -value = -4.010 , $P < 0.001$) du pays. Dans ces populations, les individus issus de départements avec des densités plus faibles parcourent en général de plus grandes distances que ceux issus de départements à fortes densités. Ce résultat suggère que les hautes densités sont probablement plus attractives.

<i>Distances de dispersion juvénile</i>	LogLik	AICc	Δ AICc	w
Densité * Pop + Densité * NAO	-117.85	263.59	0.00	0.80
Densité * NAO + Pop	-124.14	267.20	3.61	0.13
Densité * Pop * NAO	-111.33	269.65	6.06	0.04
Densité * Pop + Densité * NAO + NAO * Pop	-117.25	271.74	8.15	0.01
Null	-150.48	305.01	41.42	0.00

Tableau III.2. Résumé de la sélection des modèles linéaires pour la distance de dispersion juvénile. Les trois meilleurs modèles (ceux possédant la valeur d'AICc la plus faible) sont présentés, ainsi que le modèle nul et le modèle complet, comprenant l'ensemble des interactions possibles. Les modèles sont indiqués avec leurs Log-likelihood (LogLik), le Δ AICc calculé à partir du meilleur modèle et le poids d'Akaike (w). « Pop » traduit l'effet du facteur « Populations » et « NAO » l'effet de l'indice d'oscillation nord-atlantique. Le symbole “+” signifie un effet additif et le symbole “*” tous les effets additifs et interactions possibles entre les paramètres considérés. En gras apparait le modèle sélectionné.

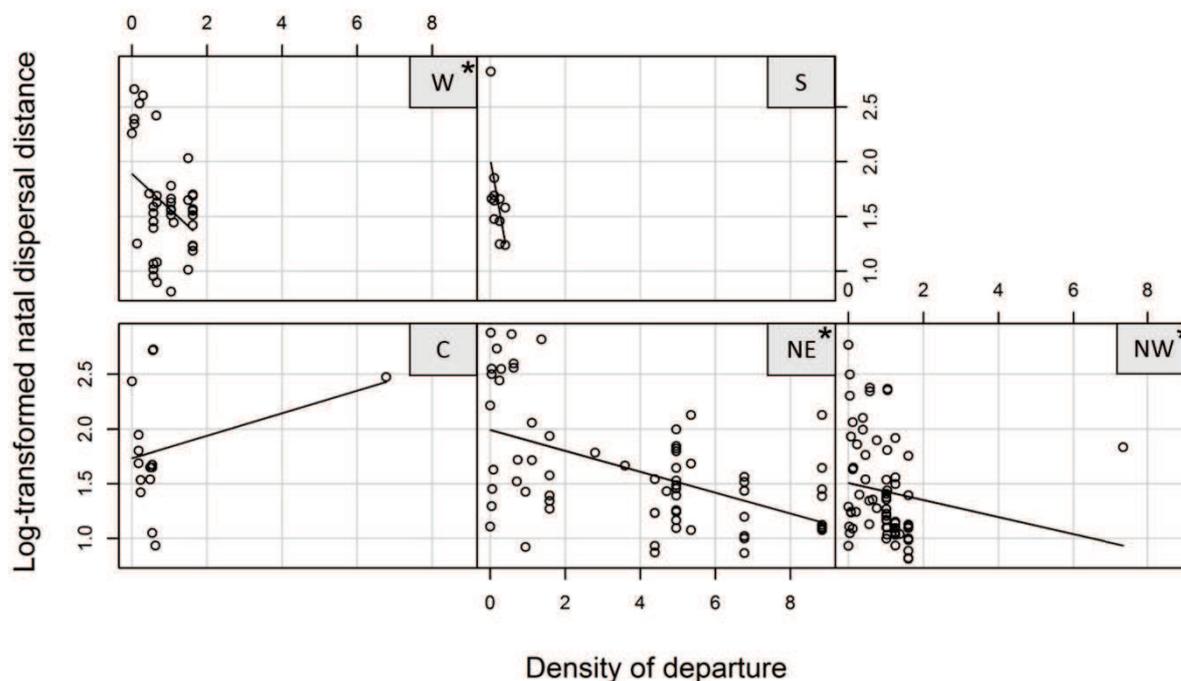


Figure III.1. Effet de la densité sur la distance de dispersion juvénile log-transformée, en fonction de la population. Les régressions linéaires sur les graphiques sont calculées à partir du modèle sélectionné. Le codage pour les populations est: W pour l'Ouest, S pour le Sud, C pour le Centre, NE pour le Nord-Est et NW pour le Nord-Ouest. “*” indique les populations où la densité possède un effet significatif sur la distance de dispersion juvénile.

Discussion

Nous avons remarqué, comme dans une majorité d'espèces, que les juvéniles ont plus tendance à disperser que les adultes (Greenwood & Harvey 1982; Whitfield *et al.* 2009; Weston *et al.* 2013). Ce phénomène peut s'expliquer en partie par le fait que les juvéniles, en compétition avec des individus plus âgés et expérimentés qu'eux, s'éloignent afin de trouver un site potentiellement plus accueillant. De manière ultime, ce comportement peut également conduire à une diminution de la consanguinité (Szulkin & Sheldon 2008). Une fois la maturité atteinte (à 4 ans pour les plus tardifs), la majorité des individus (92.4%) reviendront à leur site précédent de reproduction, indiquant ainsi un très fort comportement philopatry. Ce dernier peut très probablement s'expliquer par l'influence des conspécifiques, en ce sens où l'espèce est réputée pour être grégaire (Etienne & Carruette 2002; Itonaga *et al.* 2011), comme pour d'autres espèces (Doligez *et al.* 2004; Matthysen 2005; Kim *et al.* 2009). Il a ainsi été prouvé que les individus gardant le même nid année après année augmentaient leur succès reproducteur, ce qui peut expliquer en partie la sélection de ce comportement (Vergara *et al.* 2006).

Néanmoins, les résultats observés sur la distance de dispersion pour les juvéniles sont contraires à nos attentes. En effet, les juvéniles issus des populations Nord-Est, Nord-Ouest et Ouest semblent disperser moins loin lorsqu'ils sont issus d'une zone à forte densité, ce qui est contre-intuitif si l'on part de l'hypothèse que les jeunes cherchent à éviter la compétition. Cela semblerait indiquer qu'en réalité, la distance de dispersion apparaît comme un compromis entre les niveaux élevés de compétition que les juvéniles subissent (ce qui explique que 78% des individus dispersent) et les bénéfices que ces derniers tirent du comportement grégaire de l'espèce (ce qui explique le lien négatif entre la densité et la distance de dispersion). L'autre hypothèse serait que la densité traduise la qualité locale de l'habitat, en termes de disponibilité des sites de reproduction ou de nourriture. Dans ce cas, le lien entre dispersion et densité devient un lien indirect, et la densité en conspécifiques serait utilisée par les individus comme un indicateur des conditions du milieu.

Par ailleurs, l'effet de la densité est population-dépendant, et deux de nos populations, Sud et Centre, ne présentent pas d'effet de la densité sur la distance de dispersion juvénile. Cela peut-être dû soit aux tailles des échantillons, réduit comparativement aux trois autres populations, soit à des spécificités locales. En tout état de cause, ce résultat souligne l'importance de ne pas généraliser à partir d'une population des phénomènes biologiques et

ainsi considérer un maximum de populations différentes, point déjà soulevé par d'autres études, comme celle de Liebhold, Johnson & Bjørnstad (2006).

Après avoir montré que l'effet de la densité avait un impact sur la distance de dispersion, nous avons voulu savoir si la différence de densité entre la population d'arrivée et la population de départ de la dispersion pouvait avoir cette fois-ci un impact sur le nombre d'événements de dispersion (Figure IV.1). La corrélation entre la matrice d'échanges (nombre d'individus dispersants) liant les populations et la matrice de différences de densités n'est cependant pas significative (Mantel Z-test; $Z = 0.313$; $P = 0.106$). Cela nous indique que les individus ne ressentent pas la densité de manière relative (par rapport à la densité de leur précédent site), mais plutôt comme un effet direct de la qualité, bonne ou non de leur environnement par le biais de la présence de conspécifiques. La très grande majorité des études et revues bibliographiques ayant pour objet le lien entre densité et dispersion se concentrent effectivement sur un effet direct de la densité (e.g. Travis, Murrell & Dytham 1999; Matthysen 2005) mais ne prennent pas en compte les différences de densité entre sites de départ et sites d'arrivée. Cela mériterait que l'on s'y attarde, ne serait-ce que pour vérifier si des espèces seraient ou non capables d'intégrer dans leur comportement des différences de densité à deux périodes et sur deux territoires différents.

Comme nous avons pu voir précédemment, la dispersion implique bien souvent des échelles spatiales et temporelles très importantes, ce qui implique également la présence de potentiels processus cognitifs (en particulier mémoriels) afin de stocker les informations concernant notamment la zone de départ ainsi que les zones traversées ou prospectées durant les trajets. Des études comparatives ont récemment mis en évidence le lien de causalité qui pouvait exister entre la taille du cerveau des espèces et leurs capacités cognitives, ainsi qu'avec différentes composantes de la fitness (Garamszegi *et al.* 2005; Sol, Lefebvre & Rodríguez-Teijeiro 2005; Sol *et al.* 2007). S'il est effectivement avéré que la densité a un impact sur la dispersion d'une espèce comme la Cigogne blanche, qui s'installe sur un nouveau territoire longtemps après son départ, alors cette espèce serait un sujet d'étude intéressant pour la compréhension des processus cognitifs impliqués dans la mémoire à long terme (Fagan *et al.* 2013).

II) Influence des conditions climatiques

Résultats

L'effet des conditions climatiques sur la probabilité (Tableau III.1 vu précédemment) et la distance de dispersion juvénile (Tableau III.2) a été testé en utilisant l'indice d'oscillation Nord-Atlantique (NAO). Dans les deux cas, les conditions climatiques ont une influence significative sur la mesure de dispersion.

Dans le cas de la **probabilité de dispersion juvénile**, les conditions climatiques ont un effet différentiel entre populations. Nous avons réussi à affiner l'effet « populations », avec un lien entre NAO et probabilité de dispersion juvénile différant entre la population Centre et les 4 autres populations, (AICc du nouveau modèle = 260.99, Δ AICc = 1,87). De façon globale, la dispersion juvénile est plus probable quand la NAO augmente (estimate = 2.717 \pm 0.847; Wald test; *z-value* = 3.208, *P* = 0.001) et l'interaction indique que ce phénomène est valable pour toutes les populations (estimate = 2.987 \pm 0.871 SE; *t-value* = 3.429, *P* < 0.001) à l'exception du Centre (estimate = - 2.244 \pm 264.355 SE; *t-value* = 0.015, *P* = 0.988) (Figure III.2). Pour ce modèle, si le facteur NAO seul et l'interaction entre NAO et populations ont tous deux un effet significatif, ce n'est pas le cas pour le facteur population seul (test post-hoc Tukey; estimate = 0.765 \pm 0.768; *z-value* = 0.996, *P* = 0.319).

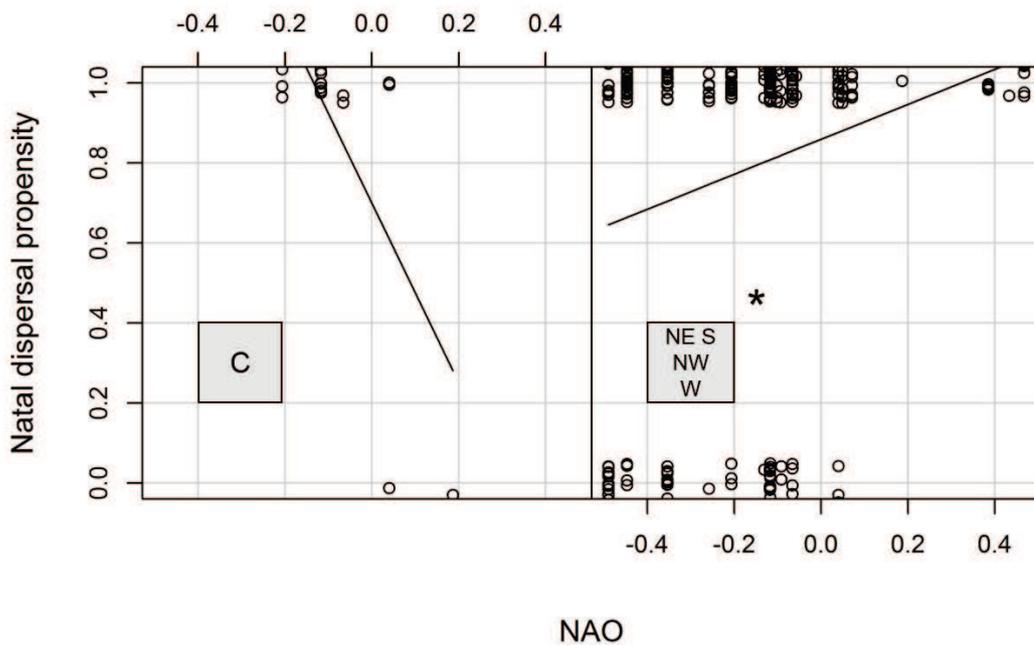


Figure III.2. Effet des conditions climatiques sur la probabilité de dispersion juvénile, en fonction de la population. Les régressions linéaires sur les graphiques sont présentées pour une meilleure visualisation des effets, mais ne sont pas statistiquement pertinentes. Les points ont été légèrement décalés verticalement afin d'améliorer la lisibilité de la figure. Le nombre d'individus est de 17 pour la population Centre et 247 pour les quatre autres. Le codage pour les populations est: W pour l'Ouest, S pour le Sud, C pour le Centre, NE pour le Nord-Est et NW pour le Nord-Ouest. "*" indique les populations où la densité possède un effet significatif sur la probabilité de dispersion juvénile.

Concernant la **distance de dispersion juvénile**, nous avons remarqué précédemment (Tableau III.2) que les conditions climatiques avaient un effet en interaction avec la densité (Figure III.3).

On note ainsi que pour un indice de NAO passant d'une valeur moyenne à élevée (traduisant des conditions moyennes à clémentes), les juvéniles dispersent moins loin lorsqu'ils sont originaires de zone densément peuplées. En revanche, pour des conditions climatiques rudes (climat de type froid/sec/tempête, correspondant à un indice inférieur à 0.3 sur le graphique), il n'y a pas d'effet de la densité sur la dispersion.

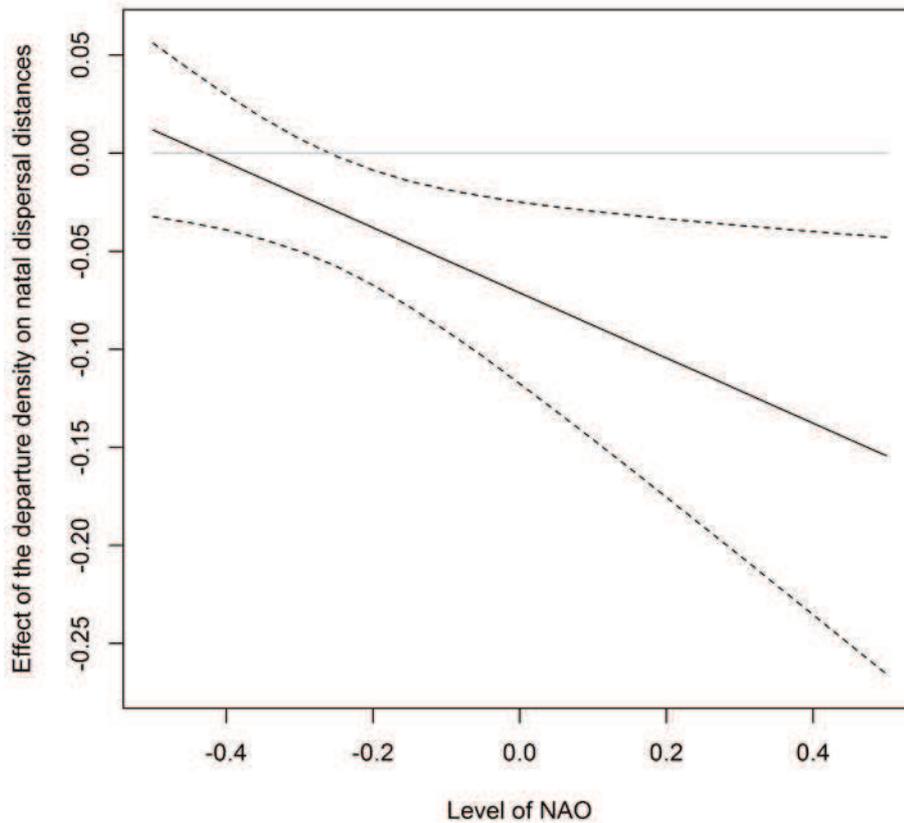


Figure III.3. Représentation visuelle de l'effet de l'interaction entre la NAO et la densité sur la distance de dispersion juvénile. La ligne pleine représente l'évolution du coefficient de la relation entre la densité et la distance de dispersion juvénile, basée sur les estimations des coefficients fournies par le modèle sélectionné. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance de 95%. Ainsi, lorsque la NAO est faible, il n'y a pas de relation entre densité et distance de dispersion juvénile. En revanche, lorsque la NAO augmente, la relation devient négative et la distance de dispersion juvénile diminue quand la densité augmente.

Nous avons également testé l'effet des conditions climatiques, au travers l'indice NAO, sur la probabilité de **dispersion de reproduction**. On remarque que le modèle sélectionné, celui possédant l'AICc le plus faible, indique une interaction entre l'âge et la NAO (Tableau III.3).

<i>Probabilités de dispersion de reproduction</i>	LogLik	AICc	Δ AICc	w
Age * NAO	-69.23	146.61	0.00	0.61
Age * NAO + Pop	-66.36	149.27	2.66	0.16
Null	-74.35	150.72	4.11	0.08
Pop	-70.94	152.10	5.49	0.04
NAO * Pop * Age	-65.56	156.30	9.69	0.01

Tableau III.3. *Résumé des modèles linéaires généralisés selon une loi binomiale pour la probabilité de dispersion de reproduction. Les trois meilleurs modèles (ceux possédant la valeur d'AICc la plus faible) sont présentés, ainsi que le modèle nul et le modèle complet, comprenant l'ensemble des interactions possibles. Les modèles sont indiqués avec leurs Log-likelihood (LogLik), le Δ AICc calculé à partir du meilleur modèle et le poids d'Akaike (w). « Pop » signifie l'effet du facteur « Populations » et « NAO » l'effet de l'indice d'oscillation nord-atlantique. Le symbole “+” signifie un effet additif et le symbole “*” tous les effets additifs et interactions possibles entre les paramètres considérés. En gras apparait le modèle sélectionné.*

Cet effet peut être visualisé de la même manière que précédemment, c'est-à-dire en représentant l'évolution de l'effet de la NAO sur la probabilité de dispersion de reproduction, en fonction de l'âge des individus (Figure III.4).

On remarque ainsi que les individus matures les plus jeunes (< 6 ans) montrent une probabilité de disperser plus élevée lorsque l'indice de NAO augmente, alors que les individus plus vieux (>15 ans) montrent le comportement opposé, à savoir une probabilité de dispersion de reproduction plus faible quand la NAO augmente.

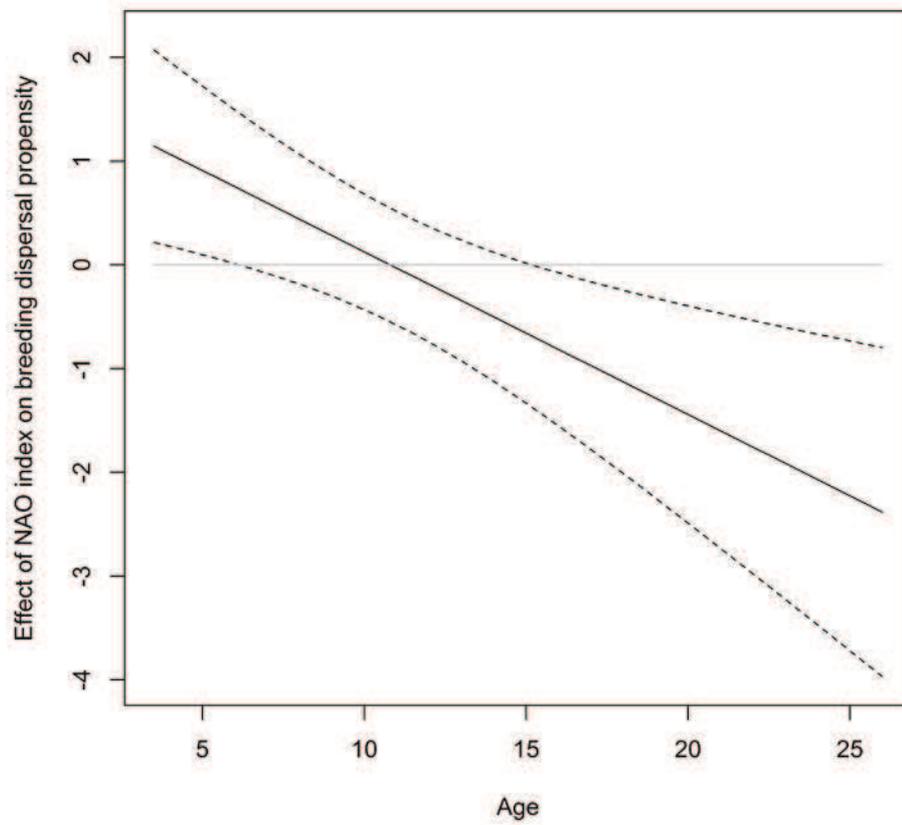


Figure III.4. Représentation visuelle de l'effet de l'interaction entre la NAO et l'âge sur la probabilité de dispersion de reproduction. La ligne représente l'évolution du coefficient de la relation entre la NAO et la probabilité de dispersion de reproduction, basée sur les estimations des coefficients fournies par le modèle sélectionné. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance de 95%. Ainsi, lorsque l'âge est faible, il y a une relation positive entre NAO et probabilité de dispersion de reproduction. En revanche, lorsque l'âge augmente, la relation devient négative, c'est-à-dire que la probabilité de dispersion de reproduction diminue quand la densité augmente.

Discussion

L'ensemble des résultats indique tout d'abord que les conditions climatiques influencent la **stratégie de dispersion** des individus en fonction de leur âge. En accord avec la littérature et nos prédictions, les **individus juvéniles** (donc immatures) sont plus susceptibles de disperser quand ils sont placés dans des conditions climatiques douces ou clémentes (valeurs de NAO élevées) dans toutes les populations considérées, exception faite

de la population Centre. Cette différence entre la population Centre et les autres est très probablement due à la taille de l'échantillon, qui empêche la détection d'un effet significatif, avec uniquement deux individus n'ayant pas dispersé. L'impact des conditions climatiques sur la probabilité de dispersion relevé dans notre étude est en accord avec des résultats retrouvés chez d'autres espèces migratrices, dont la Sterne arctique (*Sterna paradisaea*) (Møller *et al.* 2006), chez qui la distance de dispersion juvénile est positivement liée à l'indice NAO. Ce phénomène est retrouvé dans de nombreux taxons, dont les oiseaux (Barbraud *et al.* 2003). De bonnes conditions climatiques permettent très certainement aux individus d'atteindre un niveau de réserves corporelles suffisant permettant de limiter le risque lié à la dispersion. De plus, des conditions climatiques favorables sont associées avec une probabilité plus élevée de trouver de la nourriture dans des zones non-familiales, ce qui à terme augmente le bénéfice ou réduit le coût de la dispersion pour les juvéniles (Tryjanowski & Kuzniak 2002).

En revanche, pour les **individus âgés**, de bonnes conditions climatiques vont réduire la probabilité de dispersion de reproduction, ce qui est l'exact opposé de ce qu'on observe chez les juvéniles et les jeunes matures. Cela peut être expliqué par le fait que les individus âgés retirent un bénéfice à rester au même endroit, puisqu'il leur est familier (Vergara *et al.* 2006). La dispersion devient alors une stratégie utilisée uniquement en dernier recours, c'est-à-dire quand les conditions climatiques se dégradent lourdement (avec une diminution des stocks de proies disponibles), obligeant ainsi les individus à quitter la zone.

Concernant l'analyse de la **distance de dispersion juvénile**, l'interaction significative entre la densité et la NAO indique que, dans des conditions climatiques moyennes à clémentes, les individus juvéniles dispersent moins loin s'ils sont issus de zones densément peuplées, indiquant l'idée de compromis entre les effets bénéfiques et les coûts associés à la présence de conspécifiques décrit précédemment. Néanmoins, dans des conditions climatiques difficiles, la distance de dispersion juvénile n'est plus influencée par la densité de la zone de départ. Cela est probablement dû à une prédominance des pressions liées au climat, telle une réduction des ressources alimentaires (Stenseth *et al.* 2002), qui supprime l'influence sociale. Ces effets interviennent à un niveau global, et nous pouvons imaginer que les conséquences directes des modifications climatiques conduisent à des pressions importantes menant à une diminution de l'effet des coûts et bénéfices associés à la densité. Néanmoins, il faudrait tester à terme les conditions climatiques locales afin de confirmer cette dernière hypothèse.

III) Influence de la migration

Résultats

Nous avons, au travers de nos études, cherché à comprendre comment le comportement de migration pouvait influencer la dispersion chez les espèces migratrices, en particulier la Cigogne blanche.

L'**orientation** de la dispersion juvénile apparaît en premier lieu comme étant non-aléatoire, ce qui soutient la thèse d'un déterminisme potentiel dans la direction empruntée par les individus (test de Rayleigh, $z = 0.141$, $P = 0.004$). Cette orientation de dispersion diffère entre les populations (AOVc, test de Fisher; $F = 11.38$, $P < 0.001$, Figure III.5), mais pas entre les années, ce qui implique une stabilité temporelle de ce phénomène (AOVc, F-test method; $F = 0.979$, $P = 0.440$). Une des hypothèses permettant d'expliquer cette orientation non aléatoire de la dispersion serait l'influence de la trajectoire de migration, hypothèse que nous testons ci-dessous.

En utilisant une direction de migration bimodale (prenant en compte un axe « Nord-Sud »), nous avons montré que la dispersion juvénile des individus des populations Ouest (V-test: $\mu_0 = 29.14^\circ$ [orientations testées: 14.57° and 194.57°]; $V = 0.292$, $P = 0.003$) et Centre (V-test: $\mu_0 = 70.44^\circ$ [orientations testées: 35.22° and 215.22°]; $V = 0.141$, $P = 0.021$) suivait une distribution non aléatoire et liée à la trajectoire de migration. Les trois autres populations ne semblant pas suivre cet axe bimodal, nous avons testé si les individus de ces populations présentaient une dispersion suivant un axe de migration unimodal (axe Nord). En effet, la dispersion juvénile des individus des populations du Nord-Est (V-test: $\mu_0 = 37.23^\circ$; $V = 0.279$, $P < 0.001$) et du Sud (V-test: $\mu_0 = 46.96^\circ$; $V = 0.451$, $P = 0.012$) suivait une distribution non aléatoire et était liée à la direction unimodale de migration. Pour la population Nord-Ouest, la distribution de l'orientation de la dispersion juvénile n'était ni unimodale (V-test: $\mu_0 = 13.68^\circ$; $V = -0.062$, $P = 0.758$), ni bimodale (V-test: $\mu_0 = 27.36^\circ$ [orientations testées: 13.68° and 193.68°]; $V = -0.091$, $P = 0.847$), ce qui indique qu'elle ne suit pas la direction de migration. Néanmoins, la distribution reste non-aléatoire (Test de Rayleigh, $z = 0.226$, $P = 0.039$).

Dans le cadre de notre analyse sur la métapopulation française de Cigogne blanche, nous avons également cherché à vérifier si deux populations échangeaient plus d'individus si elles se retrouvent dans l'axe de migration moyen de l'espèce ($32^\circ/212^\circ$ Nord) (se référer à la

Figure IV.1 pour la représentation de la métapopulation). Grâce à l'utilisation de l'équation II.3 (Chap.2, V) permettant de déterminer un indice IMC par dyade de populations, nous avons réussi à mettre en évidence que deux populations se retrouvant plus proche de la trajectoire moyenne de migration de l'espèce auront statistiquement plus d'échanges d'individus par dispersion (Mantel Z-test, $Z = 0.491$; $P = 0.008$), soulignant le fait que l'orientation de la dispersion juvénile de l'espèce s'effectue préférentiellement en suivant la trajectoire de migration.

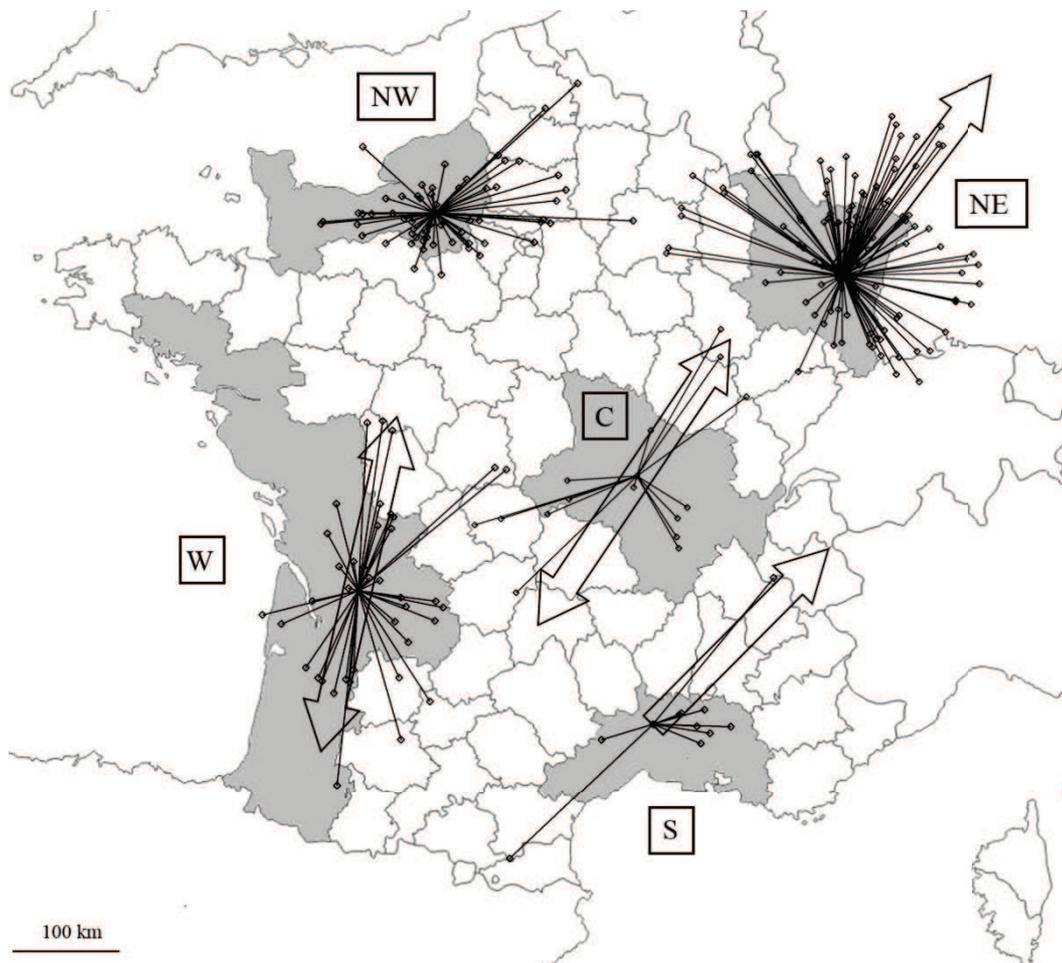


Figure III.5. Orientation des dispersions juvéniles log-transformées pour les cinq populations Françaises considérées. Les flèches représentent les directions de dispersion statistiquement significatives, bimodales ou unimodales, et sont centrées sur les populations, comme les orientations. Le nombre d'individus pour la population Centre est de 17, 68 pour le Nord-Est, 67 pour le Nord-Ouest, 44 pour l'Ouest et 11 pour le Sud. Le codage pour les populations est: W pour l'Ouest, S pour le Sud, C pour le Centre, NE pour le Nord-Est et NW pour le Nord-Ouest.

Discussion

Ces résultats suggèrent une influence de la migration sur l'orientation de la dispersion, selon l'axe Nord-Sud habituellement emprunté par l'espèce pour se rendre dans ses zones d'hivernage, dans le sud de l'Europe et le Nord de l'Afrique. Cela suggère que les individus ont plus de chances de se déplacer selon une direction « biologiquement programmée » (Alerstam 1990; Berthold *et al.* 2001). Néanmoins, ce biais Nord-Sud dans l'orientation de la dispersion ne s'observe pas pour la population Nord-Ouest, certainement à cause de la présence de la Manche, qui empêche des événements dispersifs vers le Nord. Dans ce cas-ci, les individus s'installent le long de la côte, indiquant ainsi que la prédisposition à suivre une orientation biologique donnée est supplantée par l'impossibilité physique de nicher. Le même raisonnement peut être appliqué à la population Ouest, où les individus semblent également s'installer le long de la côte Atlantique dont l'orientation géographique est proche de l'axe de migration Nord-Sud. L'orientation de la dispersion juvénile chez la Cigogne blanche est ainsi dépendante de la situation géographique de la population d'origine, plutôt qu'une direction générale pour l'ensemble des individus (Alerstam 1990; Itonaga *et al.* 2010).

Pour les populations Ouest et Centre, l'orientation bimodale de la dispersion (vers le Nord et le Sud de la population) suggère que les juvéniles dispersent soit en continuant au-delà de leur site de naissance au retour de migration, soit qu'ils s'installent avant d'arriver à ce site, comme cela a été trouvé chez les populations polonaises (Chernetsov *et al.* 2006) et est-allemandes (Itonaga *et al.* 2010).

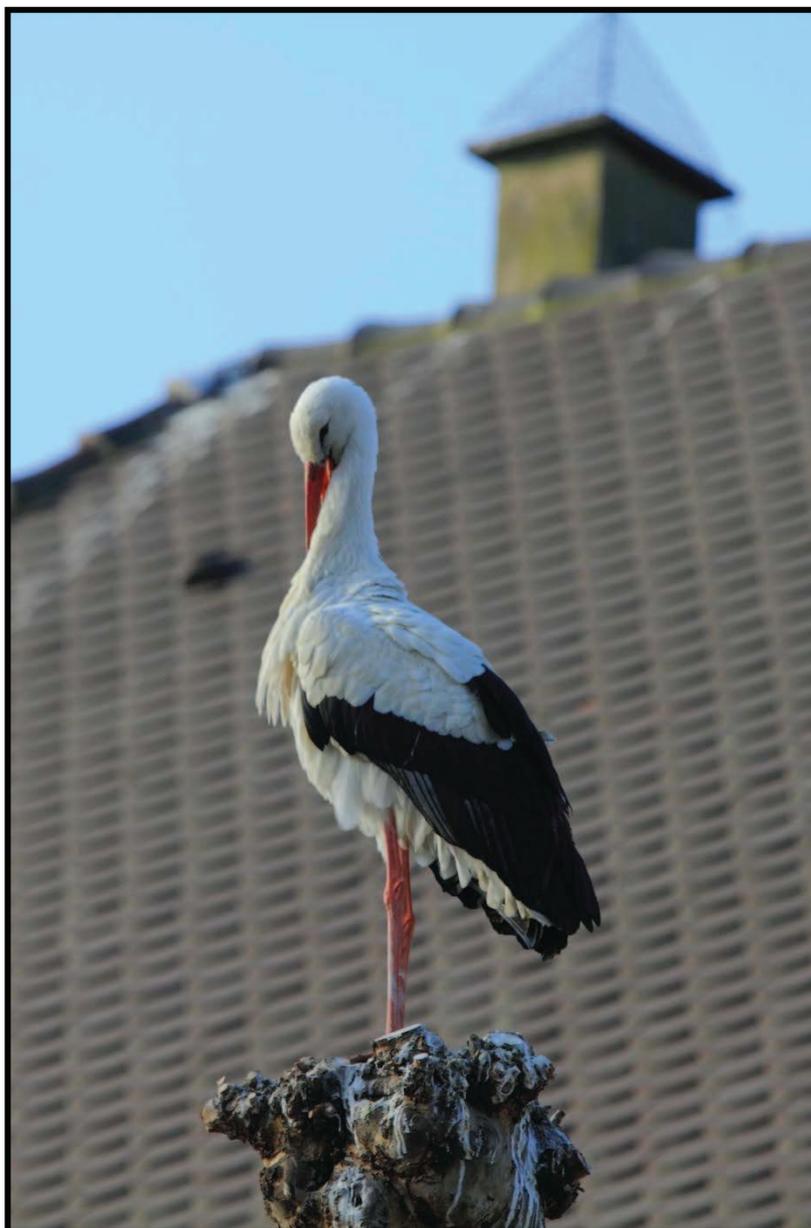
Pour les populations Sud et Nord-Est, l'orientation de la dispersion est unimodale par rapport à la trajectoire de migration, vers le Nord. Cela suggère une plus faible disponibilité de sites de nidification potentiels avant la zone d'origine de l'individu. Pour la population Nord-Est, les Vosges et le Jura, deux montagnes situées vers à la limite Sud-Ouest et Sud/Sud-Est de la population peuvent constituer une barrière naturelle limitant le nombre d'habitats vacants, l'espèce préférant vivre en plaine. La population Sud étant très proche des zones d'hivernage (historiquement situées en Espagne ou en Afrique) et possédant la mer Méditerranée au Sud, cela peut conduire les individus à dépasser plus facilement la population en revenant de migration vers le Nord, ce qui induirait ce motif unimodal d'orientation de dispersion juvénile.

La dispersion étant également un des phénomènes centraux dans les **dynamiques de métapopulation** (Duputié & Massol 2013; Cotto *et al.* 2014), opérant à des échelles nationales voire continentales (Muster *et al.* 2009), nous souhaitons compléter nos connaissances sur l'impact de la migration à travers la dispersion sur les métapopulations. Notre analyse de l'orientation de la dispersion dans la métapopulation de Cigogne blanche Française confirme les résultats précédents, à savoir que les individus tendent à suivre la direction moyenne de migration lors de la dispersion. En effet, l'axe entre deux populations va grandement influencer les échanges d'individus, à savoir que plus l'alignement entre deux populations est proche de la direction moyenne de migration, plus le nombre d'individus dispersants entre elles augmente. Ainsi, l'orientation des événements de dispersion, influencée par l'axe migratoire de l'espèce, pourrait jouer un rôle sur la dynamique de la métapopulation.

L'étude de l'orientation des événements de dispersion est relativement peu développée (Holyoak *et al.* 2008) et cette orientation n'est très souvent pas prise en compte dans les analyses. Parmi les contre-exemples, nous pouvons remarquer qu'une partie importante des analyses concernent des insectes (exemples: Conrath, Roper & Thomas 2001; Schultz & Crone 2001; Legrand *et al.* 2015), même si des études ont été faites sur les oiseaux, notamment la Cigogne blanche (Chernetsov *et al.* 2006; Itonaga *et al.* 2010). Cependant, l'influence de l'orientation de la dispersion sur la métapopulation est un sujet nouveau qui reste peu exploré pour le moment, notamment car l'orientation est généralement considérée comme contrainte par la disposition des populations dans l'espace (Haddad 1999; Haddad *et al.* 2003; Damschen *et al.* 2008). Les recherches futures devront s'attacher à dépasser cette étape et prendre en considération l'influence de la migration sur les flux de gènes au sein d'une métapopulation.

La migration semble donc pouvoir influencer la manière de disperser chez les espèces migratrices. Comme soulevé par d'autres études, la migration semble déjà influencer la distance de dispersion, en ce sens où les espèces migratrices montrent des distances de dispersion supérieures aux espèces non-migratrices (Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000). Il faudra donc désormais également considérer l'impact de la migration sur l'orientation de la dispersion, ce qui renforce la présomption initiale d'un lien fort entre ces deux processus. Nous pouvons également imaginer étudier des espèces présentant une migration partielle afin de mieux comprendre ce lien.

Chapitre 4



Dispersion et implication en dynamique des populations

“The study of nature is a limitless field, the most fascinating adventure in the world.”

Margaret MORSE NICE

RÉSUMÉ DU CHAPITRE 4

Objectifs : Les dispersions sont à l'origine des dynamiques d'échanges d'individus entre populations. Des populations interconnectées entre elles par des mouvements d'individus constituent une métapopulation. Les facteurs pouvant moduler la dynamique au sein d'une métapopulation n'ont pour le moment jamais été étudiés en détail sur la Cigogne blanche, et seules quelques études en font état chez d'autres espèces.

Méthodes : La théorie des graphes a été appliquée afin d'étudier la connectivité entre cinq populations de Cigogne blanche, sur 25 années de suivi par baguage. Cette approche mathématique est utilisée dans d'autres domaines afin d'appréhender la connectivité dans les réseaux, constitués dans notre cas de « nœuds » (cinq populations) reliés entre eux par des « liens » (événements de dispersion). Différents tests permettent de déterminer l'asymétrie d'échanges entre deux populations, l'existence de clusters (au travers du coefficient de corrélation cophénétique), des corrélations entre forces des liens et divers indices, comme la distance ou la différence de densité entre deux populations.

Résultats : 1) Les échanges entre populations ne s'effectuent pas en fonction de la distance ou de la différence de densités entre ces dernières. En revanche, la force des liens augmente avec le temps. 2) Deux clusters apparaissent (NE/C et NO/O), traduisant des échanges préférentiels. Les populations les plus au Nord échangent majoritairement à l'intérieur de leurs clusters, alors que les populations septentrionales échangent majoritairement avec l'extérieur. 3) Les populations échangent de manière asymétrique, avec certaines populations (NE/NO) donnant plus d'individus qu'elles n'en reçoivent.

Conclusion : En conclusion, l'approche par théorie des graphes apporte une vision plus complète des mouvements des individus dans une métapopulation. Nous avons pu mettre en évidence son évolution temporelle ainsi qu'une structure puits/source possible des populations. L'approche par théorie des graphes dans l'étude des métapopulations est rare et récente, mais les indices qu'elle apporte doivent promouvoir son utilisation en écologie comportementale.

I) Caractéristiques de la métapopulation

Les métapopulations peuvent s'apparenter à un réseau, composé de nœuds (populations) interconnectés par des liens (mouvements de dispersion). Ce faisant, nous pouvons appliquer la théorie des graphes, approche mathématique permettant l'étude de la connectivité des réseaux, afin de mieux appréhender la structure et la dynamique d'une métapopulation dans le temps et l'espace.

Nous pouvons donc concentrer notre analyse de la métapopulation française de Cigognes blanche sur les trois niveaux que l'on peut retrouver classiquement dans l'analyse des réseaux : le niveau global de la métapopulation, les liens entre populations et le niveau nodal, comprenant la dispersion en tant que telle.

Résultats

On peut en premier lieu observer, grâce à la Figure IV.1, que les événements de dispersions liant les populations ne semblent pas aléatoires puisque certaines populations présentent des échanges préférentiels comparativement à d'autres.

Grâce à une analyse de clusters, nous avons pu déterminer que la métapopulation française de l'espèce est composée de deux clusters, le cluster A, correspondant à la dyade Nord-Est/Centre, et le cluster B, correspondant à la dyade Nord-Ouest/Ouest. La population Sud n'est intégrée statistiquement dans aucun cluster (Tableau IV.1).

Un examen détaillé de l'évolution temporelle de la dynamique des clusters nous apprend que cette configuration n'apparaît que récemment, depuis 2004, avec une augmentation très claire de la modularité et du CCC (Tableau IV.1).

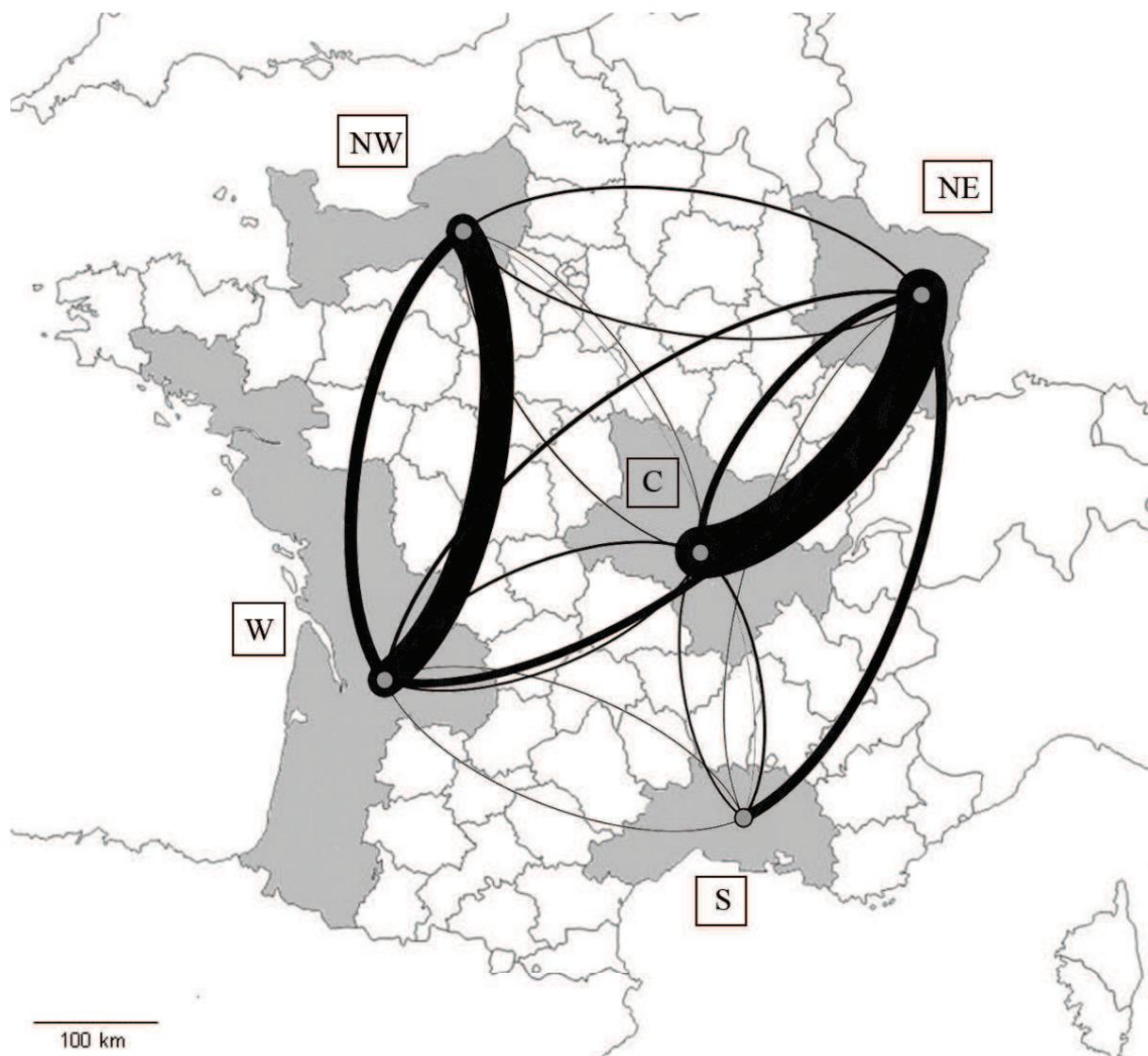


Figure IV.1. Métapopulation française de Cigognes blanches. Les courbes entre deux populations doivent être lues dans le sens horaire et leur épaisseur est proportionnelle au nombre d'individus dispersant entre ces populations. Chaque nœud correspond à une population. Le codage pour les populations est: W pour l'Ouest, S pour le Sud, C pour le Centre, NE pour le Nord-Est et NW pour le Nord-Ouest.

Périodes	1988-2000	2001-2003	2004-2006	2007-2009	2010-2012	Total
CCC	0.948	0.954	0.863	0.997	0.976	0.985
Max. mod.	0.272	0.285	0.503	0.564	0.520	0.507
Clusters	-	[NE/C/NO/O]	[NE/C] [NO/O]	[NE/C] [NO/O]	[NE/C] [NO/O]	[NE/C] [NO/O]
Assymétries	-	-	-	[NE»C] [NO»O]	[NE»C] [NE»S] [NO»O]	[NE»C] [NE»S] [NO»O]

Tableau IV.1. Evolution temporelle de l'asymétrie des liens, du coefficient de corrélation cophénétique (CCC), du maximum de modularité (Max. mod.) et la détermination des clusters qui en découle dans le cadre de notre métapopulation française de Cigogne blanche (entre crochets). En gras sont représentés les tests statistiques significatifs. Pour les tests d'asymétries, "»" indique le sens de l'asymétrie. Les crochets indiquent les clusters déterminés par l'analyse. Le codage pour les populations est: O pour l'Ouest, S pour le Sud, C pour le Centre, NE pour le Nord-Est et NO pour le Nord-Ouest.

Clusters	Populations	In	Out	Out/In
Cluster A	NE	78	34	0.436
	C	13	12	0.923
Cluster B	NW	52	8	0.159
	W	20	14	0.700

Tableau IV.2. Nombre d'événements de dispersion inter-populations (liens) ayant lieu à l'intérieur (« In ») ou à l'extérieur (« Out ») du cluster de chaque population, et le ratio correspondant Out/In. Les individus dispersant à l'intérieur de leurs propres populations ont été exclus de l'analyse.

Le ratio Out/In varie en fonction de la population considérée (test du chi-deux: $\chi^2 = 13.94$, $P < 0.01$, Tableau IV.2). Ainsi, la population Centre dans le cluster A et la population Ouest dans le cluster B semblent responsables des échanges extra-clusters, stabilisant ainsi la métapopulation dans son ensemble. *A contrario*, la population Nord-Est dans le cluster A et la population Nord-Ouest dans le cluster B semblent toutes les deux responsables des échanges intra-clusters, ce qui signifie qu'elles sont plus impliquées dans la cohésion de leurs clusters respectifs.

II) Liens entre populations

Résultats

La distance séparant deux populations, qui aurait pu avoir une influence sur la probabilité d'observer des liens entre elles, ne présente en réalité aucun effet (Mantel Z-test, $Z = -0.245$; $P = 0.851$). L'attractivité, à savoir l'influence du nombre d'événements de dispersion au sein d'une population donnée sur le nombre de dispersants arrivant dans cette population en provenance d'une autre population, ne semble pas exister dans la métapopulation considérée ici (Mantel Z-test, $Z = 0.197$; $P = 0.208$). En revanche, les populations dans lesquelles un grand nombre d'événements de dispersion intra-population est observé, ont également un nombre important d'individus qui dispersent vers d'autres populations (Mantel Z-test, $Z = 0.871$; $P = 0.008$). Ces mouvements internes à la population et le nombre de dispersants reflètent un effet « répulsif ». Le nombre de dispersions vers d'autres populations n'est pas corrélé au nombre d'individus (Test de corrélation de Spearman, $\rho = 0.9$, $P = 0.083$), ce qui sous-tend un processus actif.

Les événements de dispersion entre populations (autrement dit les liens de notre réseau) apparaissent comme asymétriques, en particulier entre le Nord-Est et le Centre (test d'asymétrie: $\chi^2 = 46.43$, $P < 0.01$), le Nord-Est et le Sud ($\chi^2 = 11.84$, $P < 0.01$), et finalement entre les populations Nord-Ouest et Ouest ($\chi^2 = 14.22$, $P < 0.01$, Tableau. IV.1). De façon intéressante, ces asymétries apparaissent comme étant dynamiques dans le temps, avec une absence d'asymétrie avant 2007 ; entre 2007 et 2009, des asymétries apparaissent entre les populations Nord-Est et Centre ($\chi^2 = 25.33$, $P < 0.01$), mais également entre le Nord-Ouest et l'Ouest ($\chi^2 = 6.37$, $P = 0.01$) (Tableau IV.1). Enfin, dans les dernières années, entre 2010 et 2012, les asymétries sont les mêmes que celles observées globalement, sur l'ensemble du jeu de données. Ainsi, nous observons une asymétrie entre le Nord-Est et le Centre ($\chi^2 = 16.89$, $P < 0.01$), le Nord-Est et le Sud ($\chi^2 = 5.00$, $P = 0.03$), ainsi qu'entre les populations Nord-Ouest et Ouest ($\chi^2 = 17.29$, $P < 0.01$) (Tableau IV.1). Ces résultats indiquent que les liens entre populations ne sont pas réciproques dans notre métapopulation, mais que ce phénomène apparaît de manière récente. Nous nous éloignons donc d'un modèle de distribution aléatoire des échanges inter-populationnels d'individus pour aller vers des modèles dynamiques et condition-dépendant.

Au travers l'approche de la théorie des graphes, nous avons également pu calculer l'indice de force des liens pour une population donnée (*strength*), en fonction du temps. Nous avons ainsi montré que la force des liens augmente avec le temps, et que le maximum de liens est atteint dans les dernières années, notamment pour les populations Nord-Est et Centre (test de Fisher sur les classes d'années: $F = 14.50$, $P = 0.032$, $r^2 = 0.829$; Figure IV.2).

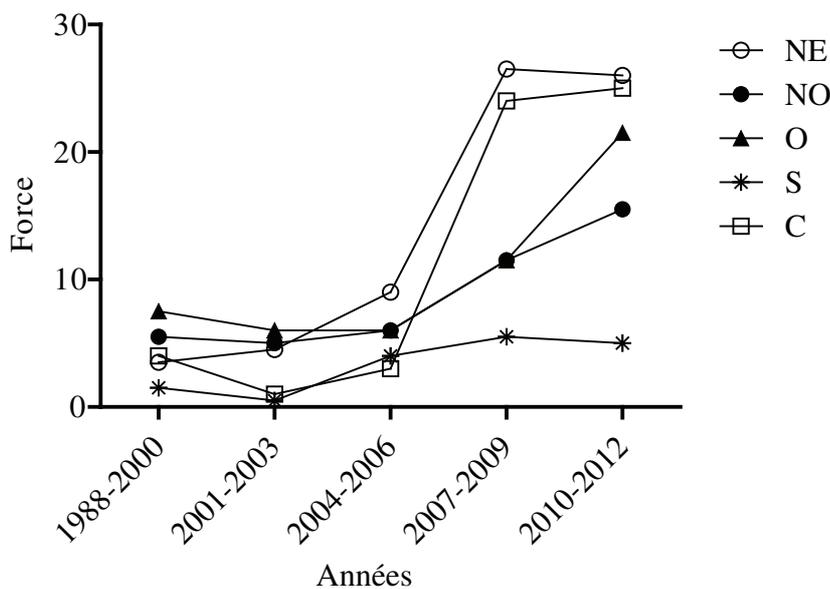


Figure IV.2. Evolution temporelle des forces (nombre d'évènements de dispersion) pour chaque population dans notre métapopulation française. Le codage pour les populations est: O pour l'Ouest, S pour le Sud, C pour le Centre, NE pour le Nord-Est et NO pour le Nord-Ouest.

Discussion

L'étude apporte une vision complète de la structure de la métapopulation française de Cigognes blanches, ainsi que sa dynamique temporelle et spatiale, du niveau global jusqu'au niveau nodal. Nous avons ainsi pu remarquer que la métapopulation française se décomposait actuellement en **deux clusters Nord-Est/Centre et Nord-Ouest/Ouest**, et que les échanges apparaissaient comme non aléatoires, et indépendants de la distance entre ces populations. Cela concorde avec les recherches sur les métapopulations qui avancent que les liens entre populations sont très rarement dus au hasard, mais relèvent d'un ensemble complexe de

causes, comme la densité, la phénologie ou encore l'état de santé des individus (Hanski & Gilpin 1991; Hansson 1991). De plus, nos résultats suggèrent que cette structure est dynamique au cours du temps. Ainsi, les clusters apparaissent uniquement après 2004, les asymétries dans les échanges entre populations après 2007 et nous pouvons observer une très nette augmentation des forces des nœuds avec le temps. Cette **dynamique temporelle** est très probablement la résultante d'un effet combiné de l'augmentation de l'effort de baguage et de relecture avec le temps, qui implique une évolution de la taille de l'échantillon et donc de la puissance statistique associée, mais également d'une augmentation de la taille des populations en France (Kanyamibwa *et al.* 1993; Barbraud *et al.* 1999; Etienne & Carruette 2002), augmentant ainsi le nombre absolu d'échanges. L'apparition des asymétries dans l'histoire des populations de Cigognes en France traduit également très probablement une **structure « puits-sources »** (Kawecki & Holt 2002), avec des populations donnant plus d'individus qu'ils en reçoivent (populations « sources ») tandis que d'autres auront exactement le schéma d'échanges inverse (populations « puits ») (Pulliam 1988; Mouquet & Loreau 2003). Dans notre cas, les deux populations les plus au Nord du territoire seraient potentiellement des populations « sources », tandis que les populations du Sud tendraient à être des populations « puits ». Il faudrait cependant, afin de confirmer cette configuration en « sources-puits » de nos populations, avoir accès aux données de reproduction et de mortalité des individus, donc de croissance de nos populations. Nous pourrions également nous attendre à un effet potentiel des tailles des populations, avec un phénomène dit de « **balanced dispersal** » (dispersion équilibrée) (Mcpeck & Holt 1992; Doncaster *et al.* 1997). Cette théorie avance que les échanges entre populations influencent directement la qualité des habitats (modification des ressources disponibles) en modifiant de fait la taille et la stabilité des populations (Mcpeck & Holt 1992). Ainsi, il devrait y avoir un lien entre la taille des populations et le nombre d'individus dispersants qui en émanent.

La population Nord-Est contient plus d'individus que la population Centre (nombre moyen d'individus/années: respectivement 408 ± 36 et 84 ± 12 en 2004-2006, et respectivement 481 ± 72 et 132 ± 17 en 2007-2009 (\pm SD), *comm. pers.* GCF). Cette configuration n'est cependant pas retrouvée pour les populations Nord-Ouest et Ouest (nombre moyen d'individus/années: respectivement 96 ± 14 et 430 ± 76 en 2004-2006, et respectivement 133 ± 15 et 618 ± 72 en 2007-2009 (\pm SD), *comm. pers.* GCF), ce qui infirme l'hypothèse d'un

effet du nombre d'individus et appuie nos conclusions sur la structure puits-sources de notre métapopulation, plutôt que sur un phénomène de « balanced dispersal ».

Le rapport Out/In ajoute une information essentielle : les populations possèdent un rôle particulier dans la dynamique globale de la métapopulation, ainsi qu'au sein de chaque cluster. En effet, les populations les plus au Nord (Nord-Est et Nord-Ouest) semblent être celles en grande partie responsable de la constitution et de la stabilité des clusters, de par les échanges préférentiels qu'elles effectuent au sein de ces derniers. Ces échanges, comme vu précédemment, pourraient être la conséquence directe de l'influence de la migration. Les autres populations incluses dans les deux clusters, c'est-à-dire les populations Ouest et Centre respectivement, sont responsables de la cohésion globale de la métapopulation, effectuant en effet des échanges avec l'extérieur et évitant ainsi l'isolement par sous-groupes de populations. Nous pouvons également remarquer que les deux populations responsables des échanges intra-clusters, les populations Nord-Ouest et Nord-Est, ont été identifiées comme de potentielles populations « sources ». Ce dernier point souligne une superposition des rôles des populations, qui peuvent donc être responsables d'échanges vers d'autres populations (pour les populations « sources ») mais en les effectuant néanmoins au sein d'un cluster donné (populations avec un rapport « Out/In » faible). Ainsi dans notre cas, les populations Nord-Est et Nord-Ouest donnent plus d'individus qu'elles n'en reçoivent, mais leurs échanges n'ayant lieu qu'au sein de leurs clusters respectifs, cela ne joue pas un rôle crucial dans la dynamique globale de la métapopulation.

Finalement, le dernier point soulevé par cette analyse est l'influence de la dynamique de dispersion intra-populations sur les échanges inter-populations. Il semble en effet qu'il n'y ait pas d'effet d'« attraction », autrement dit, que les individus ne dispersent pas préférentiellement vers les populations où l'on trouve le plus d'individus et potentiellement le plus de dispersants. En revanche, la dynamique interne de dispersion des populations semble avoir un effet « répulsion », et les populations possédant une forte dynamique interne posséderont également le plus d'individus dispersant vers l'extérieur. Ce résultat semble logique si on l'étudie sous l'angle des causes/conséquences de la dispersion. L'intérêt ici serait de déterminer si les causes sont semblables ou pas pour la dispersion courte (intra-population) et longue (inter-population) distance.

Ceci a été très rarement abordée, à l'exception de quelques études (e.g. Hobson 2005; Winkler *et al.* 2005; Castillo-Guerrero & Mellink 2007), émettant l'hypothèse que les moteurs

de la dispersion sont peu ou prou les mêmes. Néanmoins, demeure le besoin réel de conforter cette hypothèse, ce qui permettrait de vérifier si les dispersions courtes et longues distances représentent simplement deux facettes d'un même comportement ou deux processus indépendants, possédant ainsi des causes et des conséquences distinctes. Des études, portant notamment sur des métapopulations d'espèces strictement inféodées aux milieux aquatiques (comme pour les Odonates par exemple (Mcpeck 1989; Stettmer 1996; McCauley 2006)) permettraient, en tenant compte du type de dispersion, des distances entre les sites et des conditions locales, de trancher sur cette question.

L'originalité de notre étude se situe à un niveau qui n'a été que trop peu étudié pour le moment, à savoir la métapopulation et les dispersions à différentes échelles spatiales et temporelles. Très peu d'études, même si on doit noter la présence d'études théoriques sur la connectivité (notamment McRae *et al.* 2008; Baguette *et al.* 2013), se sont intéressées aux mouvements d'animaux marqués pour estimer les flux entre populations (Sweanor, Logan & Hornocker 2000; Marsh & Trenham 2001; Schtickzelle & Baguette 2003; Chittaro & Hogan 2013), en particulier chez les oiseaux, espèces particulièrement mobiles à des échelles spatiales larges (Coulon *et al.* 2008; Ortego *et al.* 2011). Notre approche basée sur la théorie des graphes de l'étude des métapopulations peut également avoir un intérêt dans une optique de conservation des espèces. En effet, elle nous permet d'identifier les populations principales responsables des échanges d'individus et des dynamiques de colonisations, et elle pourrait donc, dans une démarche de sauvegarde d'une espèce protégée, permettre de mieux cerner les zones prioritaires pour les actions de conservation à entreprendre (Reed 1999; Sweanor *et al.* 2000; Marsh & Trenham 2001).

Chapitre 5



Contexte évolutif du comportement de dispersion

Survie, succès reproducteur et héritabilité

"The truth of the matter is, the birds could very well live without us, but many -- perhaps all -- of us would find life incomplete, indeed almost intolerable without the birds."

Roger Tory PETERSON

RÉSUMÉ DU CHAPITRE 5

Objectif : La dispersion induit de nombreuses conséquences biologiques et écologiques pour les individus. Néanmoins, l'influence de ce comportement sur des composantes de la fitness (e.g. survie ou succès reproducteur), ainsi que le contexte évolutif exact dans lequel il évolue, restent encore à déterminer correctement. Nous avons cherché à caractériser l'impact de la dispersion sur la survie des individus, sur le succès reproducteur et mettre en évidence une base génétique, afin de mieux comprendre comment ce trait peut être sélectionné et évoluer au sein du vivant.

Méthodes : L'analyse des effets des populations, de l'âge, du climat et du statut de dispersion précédent sur la survie et la dispersion a été faite au travers d'une approche CMR chez la Cigogne blanche et le Cincle plongeur. L'analyse de l'héritabilité de la dispersion (probabilité et distance) et des indices morphométriques (masse, taille et condition corporelle), ainsi que des corrélations génétiques dispersion et indices, a été réalisée chez le Cincle en utilisant des *modèles animaux*. Le succès reproducteur du Cincle a été analysé par modèles linéaires généralisés

Résultats : 1) Les adultes dispersants survivent mieux que les non-dispersants chez le Cincle, mais semblent se reproduire moins bien (femelles). 2) Les Cigognes juvéniles survivent moins bien que les adultes, et la survie de ces derniers dépend de leur stratégie de dispersion et des populations. 3) Les individus juvéniles dispersent plus que les adultes, et ces derniers dispersent moins lorsqu'ils ont été non-dispersants l'année précédente, chez les deux espèces (en fonction des populations chez la Cigogne). 4) Les conditions climatiques influencent la survie des Cigognes immatures non-dispersantes, mais pas celle des dispersantes, et en fonction des populations. 5) La dispersion et les caractères morphologiques sont héritables, et il existe une corrélation génétique entre dispersion et condition corporelle.

Conclusion : Grâce aux deux approches statistiques, nous avons pu mieux déterminer le contexte évolutif dans lequel se situe la dispersion. Ce comportement apparait de manière variable chez les individus, mais influence la fitness et possède une base génétique. Il est donc soumis à la sélection naturelle. Nous avons de surcroît déterminé une pléiotropie entre la dispersion et la condition corporelle.

I) Survie en fonction de la stratégie de dispersion chez la Cigogne blanche

Résultats

Sélection de modèle

Nous avons cherché à déterminer l'influence de la stratégie de dispersion, mais également, de la population d'origine et de l'âge des individus (divisé en trois catégories : Juvéniles, de 0 à 1 an ; Immatures, de 1 à 4 ans ; Adultes, 4 ans et plus). Les meilleurs modèles sont donnés dans le Tableau V.1. Après avoir testé les effets simples des trois facteurs considérés initialement (statut : modèle 19 ; âge : modèle 18 ; population : modèle 9), des combinaisons des différents effets ont été testées, mettant en évidence que le meilleur modèle (modèle 1) est celui qui comprend l'interaction triple entre les trois effets. Les modèles comprenant une interaction double (modèles 7, 8 et 17 : $\Delta AIC > 33,9$ avec le modèle 1, Tableau V.1) ou des effets différentiels de l'interaction triple concernant le statut (modèles 3, 5, 11 et 16 : $\Delta AIC > 8,7$ avec le modèle 1, Annexe II), l'âge (modèles 2, 4, 10 et 12 : $\Delta AIC > 6,8$ avec le modèle 1, Annexe II) ou la population (modèles 6, 13, 14 et 15 : $\Delta AIC > 32,5$ avec le modèle 1, Annexe II) ne permettent pas d'améliorer l'AICc du modèle.

Une fois le modèle 1 sélectionné comme étant le meilleur modèle pour la survie, nous avons cherché à déterminer les facteurs pouvant influencer les transitions entre les états des individus. Les meilleurs modèles sont présentés dans le Tableau V.1 (étape 2). Comme précédemment, nous avons commencé par tester les effets simples des facteurs population (modèle 36), âge (modèle 35) et statut de dispersion précédent (modèle 30). Par la suite, les interactions doubles et triples entre ces facteurs ont également été ajoutées progressivement. Le modèle sélectionné est celui qui contient la triple interaction (triple interaction : modèle 22 et doubles interactions : modèles 24, 25 et 34 avec un $\Delta AIC > 14,5$ pour les trois derniers modèles par rapport au modèle 22). Tester des effets partiels pour l'âge (modèles 23, 26, 31 et 33 : $\Delta AIC > 4,8$ avec le modèle 22, Annexe II) dans cette interaction n'améliore pas le modèle. En revanche, distinguer l'effet du statut en fonction de l'âge permet de diminuer la valeur d'AIC (modèle 20 : réduction de l'AIC de 12,76 et modèle 21 : réduction de l'AIC de 0,9 par rapport au modèle 22). Le modèle 20 est le meilleur modèle, et décrit un effet des populations et du statut de dispersion sur les transitions entre états. L'âge possède également un effet, mais uniquement pour les individus non-dispersants. Un effet plus fin des populations d'origine a également été testé, en regroupant les populations selon des critères

géographiques (Côtes (Ouest et Nord-Ouest) contre continent (Nord-Est, Centre, Sud), Nord contre Sud, ..) mais n'a pas permis de diminuer l'AIC (modèles 27, 28, 29 et 32 : $\Delta AIC > 36,3$ avec le modèle 20, Annexe II).

Une fois le meilleur modèle sélectionné pour les probabilités de survie et de dispersion (modèle 20), nous avons cherché à tester l'effet des conditions climatiques hivernales (Annexe II) et annuelles (Tableau V.1, étape 3), mesurées par la NAO hivernale et annuelle, sur ces deux traits. Nous avons testé toute une série de modèles incluant les indices de NAO parmi les effets structurant les probabilités de survie et de transition basé sur le meilleur modèle (modèle 20, Tableau V.1).

Survie

On remarque que la survie locale des individus âgés de 1 an varie grandement en fonction des populations dont ils sont originaires (Figure V.1). Ainsi, en fonction de cette population, le taux de survie peut varier de $18,8 \pm 3\%$ (population Centre) à $62 \pm 7.3\%$ (population Nord-Est) en première année. Ce taux est plus faible que celui des immatures ($79 \pm 7.7\%$ en moyenne) et des adultes ($89 \pm 4.8\%$ en moyenne).

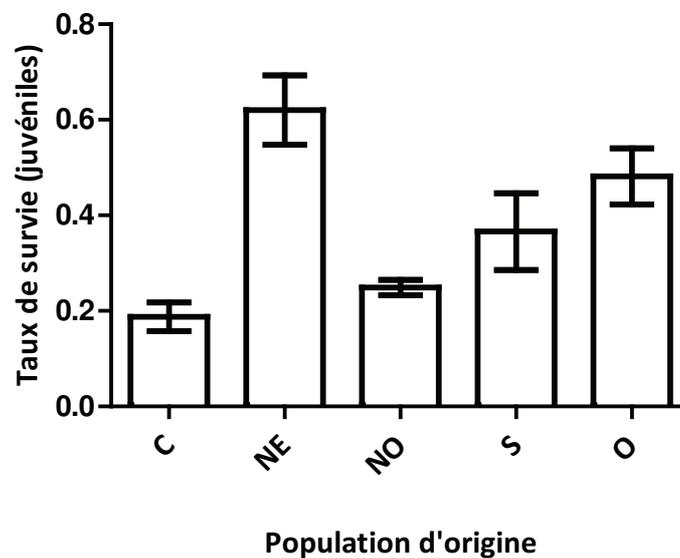


Figure V.1. Probabilités estimées de survie des Cigognes blanches en première année à partir du meilleur modèle pour la survie (\pm erreur standard) sur la base de l'AIC, le modèle 20 (“Imm”: Immatures; “ND”: Non-Dispersants; “D”: Dispersants; “F”: Femelles; “M”: Mâles). Code pour les populations : C : Centre, NE : Nord-Est, NO : Nord-Ouest, S : Sud et O : Ouest.

Mod.	np	Survie	Stratégies de dispersion	Dev.	AIC	ΔAIC	w_i
Etape 1 : Probabilités de survie							
1	102	Age*Stat*Pop	i	22568,20	22772,20	132,54	0,000
7	92	Age*Pop	i	22622,13	22806,13	166,46	0,000
8	92	Stat*Pop	i	22626,87	22810,87	171,20	0,000
9	87	Pop	i	22669,25	22843,25	203,59	0,000
17	82	Age*Stat	i	22972,93	23136,93	497,26	0,000
18	80	Age	i	22982,42	23142,42	502,76	0,000
19	80	Stat	i	22987,02	23147,02	507,35	0,000
Etape 2 : Probabilités de dispersion							
20	120	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22438,86	22678,86	39,20	0,000
21	120	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(D)+Stat(ND)]*Pop	22450,72	22690,72	51,06	0,000
22	125	Age*Stat*Pop	Age*Stat*Pop	22441,62	22691,62	51,96	0,000
24	105	Age*Stat*Pop	Age*Stat	22496,14	22706,14	66,48	0,000
25	115	Age*Stat*Pop	Stat*Pop	22481,68	22711,68	72,02	0,000
30	103	Age*Stat*Pop	Stat	22519,89	22725,89	86,23	0,000
34	115	Age*Stat*Pop	Age*Pop	22502,11	22732,11	92,45	0,000
35	103	Age*Stat*Pop	Age	22531,02	22737,02	97,36	0,000
36	110	Age*Stat*Pop	Pop	22537,81	22757,81	118,15	0,000
Etape 3 : Influence des conditions climatiques							
48	130	[aNAO*Imm+Ad+Juv]*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22379,66	22639,66	0,00	0,943
49	145	Age*Stat*Pop*aNAO	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22356,77	22646,77	7,10	0,028
50	150	Age*Stat*Pop*aNAO	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop*aNAO	22347,32	22647,32	7,65	0,025
51	130	[aNAO*Stat(D)+Stat(ND)]*Age*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22401,45	22661,45	21,79	0,000
52	130	Age*Stat*Pop	[aNAO*Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22405,34	22665,34	25,68	0,000
53	130	[aNAO*Stat(ND)+Stat(D)]*Age*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22405,76	22665,76	26,10	0,000
54	140	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop*aNAO	22387,20	22667,20	27,54	0,000
57	125	Age*Stat*Pop	[aNAO*Age*Stat(D)+Stat(ND)]*Pop	22429,83	22679,83	40,16	0,000
58	130	[aNAO*Ad+Imm+Juv]*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22430,81	22690,81	51,15	0,000

Tableau V.1. Modèles des probabilités de survie et de dispersion de la Cigogne blanche via une approche capture-marquage-recapture multi-états. Le modèle complet (modèle 1 pour la survie et modèle 22 pour la dispersion) inclut tous les effets, Age (Juv : Juvéniles; Imm: Immatures; Ad: Adultes), population (« Pop ») et du statut de dispersion précédent (« Stat » : “ND” : Non-Dispersants; “D” : Dispersants). Les modèles présentés dans ce tableau sont un échantillon de tous les modèles effectués lors de cette analyse (Annexe II). Np : nombre de paramètres estimables ; AIC : Critère d'information d'Akaike ; ΔAIC : Différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et le modèle avec l'AIC la plus faible ; w_i : poids d'Akaike ; + : effet additif entre les variables considérées ; * : effets principaux des variables considérées ainsi que toutes les interactions possibles entre elles. Les effets du climat (« wNAO » : NAO hivernale (Annexe II) ; « aNAO » : NAO annuelle) sont testés sur les différents facteurs du modèle sélectionné (modèle 20).

Le modèle sélectionné indique que la survie des immatures et des adultes dépend non seulement des populations d'origine, mais également de l'état de dispersion précédent des individus en interaction avec la population d'origine. Autrement dit, en fonction des populations, la stratégie de dispersion influence de manière diamétralement opposée la survie des individus (Figure V.2 et V.3). Les individus immatures survivent mieux lorsqu'ils sont non-dispersants dans les populations Centre ($86 \pm 6\%$ contre $65,3 \pm 11,7\%$) et Sud ($93,7 \pm 9\%$ contre $55,5 \pm 21,7\%$), alors que les individus issus des populations Nord-Est survivent mieux lorsqu'ils dispersent ($76,6 \pm 7,6\%$ contre $98,3 \pm 4,5\%$). Les individus immatures dispersants et non-dispersants issus du Nord-Ouest ($96,4 \pm 2,5\%$ pour les non-dispersants et $92,2 \pm 5,3\%$ pour les dispersants) et de l'Ouest ($59,9 \pm 3,4\%$ pour les non-dispersants et $66,1 \pm 5,6\%$ pour les dispersants) ne présentent pas de différences de survie (Figure V.2).

Concernant la survie des adultes, les différences de survie entre les populations et les stratégies de dispersion s'observent également, mais ne sont pas identiques à celles des immatures. En effet chez les adultes, les individus issus des populations Centre ($92,1 \pm 10,1\%$ pour les non-dispersants contre $79,8 \pm 11,8\%$), Nord-Est ($99,6 \pm 2,5\%$ contre $91,2 \pm 1,4\%$) et Ouest ($92,6 \pm 4,8\%$ contre $76 \pm 5,6\%$) survivent mieux lorsqu'ils adoptent une stratégie de non-dispersion, tandis que ceux issus des populations Nord-Ouest ($78,8 \pm 3,4\%$ pour les non-dispersants contre $91,2 \pm 3,7\%$) et Sud ($88,9 \pm 4,8\%$ pour les non-dispersants contre $99,9 \pm 0,1\%$) survivent mieux lorsqu'ils dispersent (Figure V.3). On remarque ainsi que les estimations de survie en fonction des stratégies de dispersions, à l'exception de la population Centre, ont tendance à s'inverser entre les immatures et les adultes.

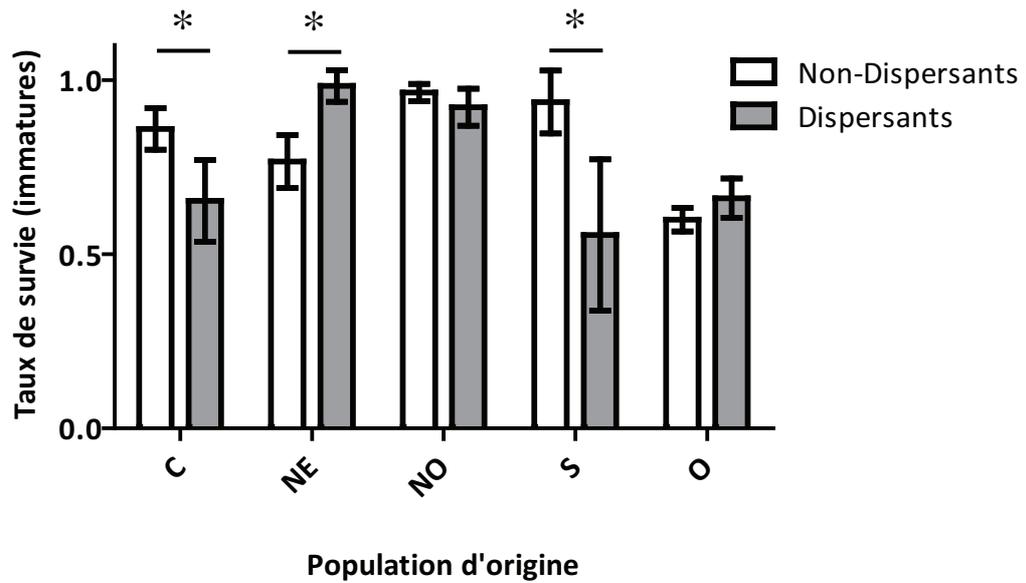


Figure V.2. Probabilités estimées de survie locale des Cigognes blanches immatures en fonction de la stratégie de dispersion et de la population d'origine, à partir du meilleur modèle pour la survie, le modèle 20 (\pm erreur standard) sur la base de l'AIC, le modèle 1. Code pour les populations : C : Centre, NE : Nord-Est, NO : Nord-Ouest, S : Sud et O : Ouest.

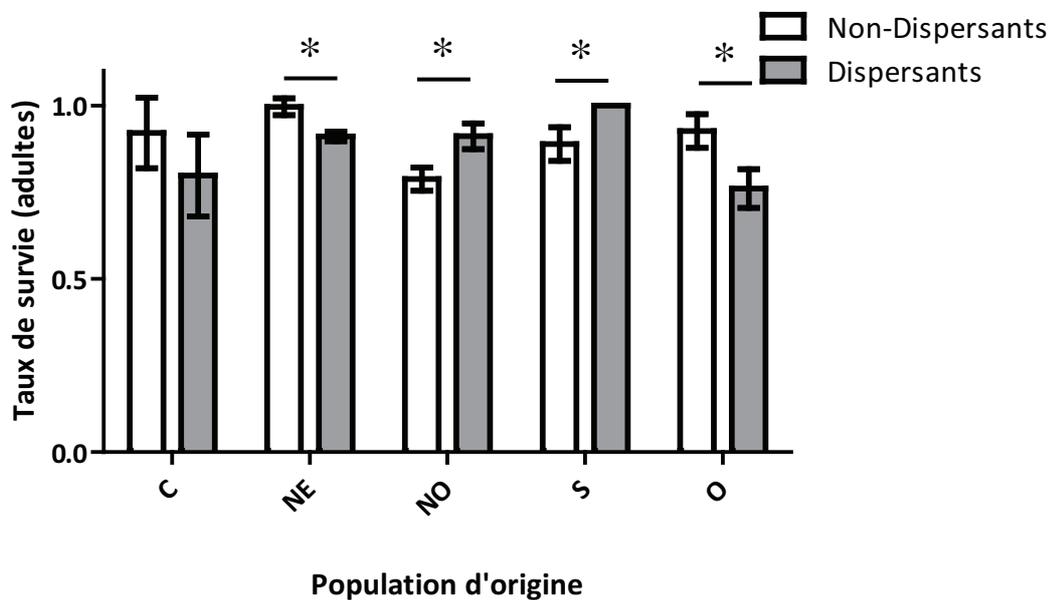


Figure V.3. Probabilités estimées de survie des Cigognes blanches adultes en fonction de la stratégie de dispersion et de la population d'origine, à partir du meilleur modèle pour la survie, le modèle 20 (\pm erreur standard) sur la base de l'AIC, le modèle 1. Code pour les populations : C : Centre, NE : Nord-Est, NO : Nord-Ouest, S : Sud et O : Ouest.

Transitions entre statuts de dispersion

En se basant sur les probabilités estimées par le modèle 20, on remarque que les individus juvéniles ont une probabilité de disperser élevée (probabilité de disperser de 98,9% en moyenne, allant de 95,7 à 99,9% en fonction des populations d'origine). Le statut « Juvénile » étant utilisé pour les individus entre 0 et 1 an, il ne peut leur être adjoind un statut de dispersion (les individus n'ayant jamais dispersé à la naissance).

Si la stratégie de dispersion précédente est la dispersion, le modèle retenu n'indique pas d'effet de l'âge (pour les individus immatures et adultes). En d'autres termes, si un individu disperse à une année t , la probabilité qu'il aura de disperser à l'année $t+1$ ne dépendra pas de son âge. On remarque que ce taux de dispersion dépend de la population considérée, et varie de $47,6 \pm 8,7\%$ pour les individus issus du Centre à $81,1 \pm 4,1\%$ pour ceux du Nord-Est (Figure V.4). En moyenne, les individus dispersants dispersent l'année d'après à 64,9%.

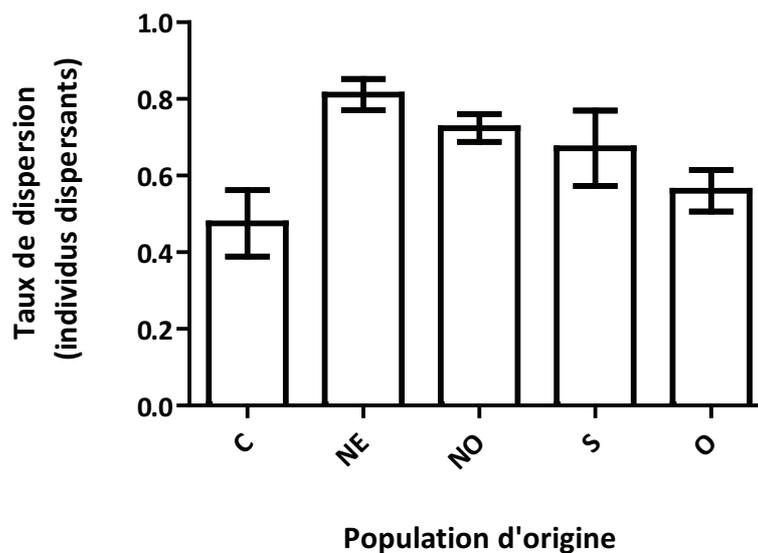


Figure V.4. Probabilités estimées de dispersion des Cigognes blanches possédant un statut « dispersant » en fonction de la population d'origine, à partir du meilleur modèle pour la transition entre états (\pm erreur standard) sur la base de l'AIC, le modèle 20. Code pour les populations : C : Centre, NE : Nord-Est, NO : Nord-Ouest, S : Sud et O : Ouest.

En revanche, si l'individu est non-dispersant au temps t , alors sa probabilité de disperser au temps $t+1$ va dépendre de son âge et de la population (Figure V.5). Ainsi, chez les individus immatures ayant été non-dispersants, la probabilité de disperser l'année suivante varie entre $14,1 \pm 1,6\%$ pour ceux du Nord-Ouest et $71,3 \pm 6,9\%$ pour ceux du Nord-Est.

Chez les individus adultes ayant été non-dispersants, la probabilité de disperser l'année suivante varie de $1,2 \pm 1,2\%$ pour les individus issus du Sud à $76,3 \pm 9\%$ pour ceux du Nord-Est (Figure V.5). On remarque que la seule différence significative du taux de dispersion en fonction de l'âge apparaît dans la population Sud, avec les immatures dispersant plus que les adultes ($15,3 \pm 6\%$ vs $1,2 \pm 1,2\%$).

En moyenne les immatures non-dispersants l'année précédente dispersent à $32,4 \pm 6,3\%$ et les adultes non-dispersants à $32,1 \pm 6,3\%$. On dénote néanmoins une forte hétérogénéité en fonction des populations, avec notamment un taux de dispersion plus élevé dans la population Nord-Est. Cela peut-être lié à deux phénomènes : soit cela traduit un effet biologique fort, avec une différence notable entre les populations, soit un biais dans la détection, auquel cas cela ce dernier serait mal pris en compte dans l'analyse des probabilités de relecture. Néanmoins, ce dernier cas paraît peu probable, car les facteurs « population » et « temps » ont été pris en compte dans les probabilités de relecture (Chap 2, III).

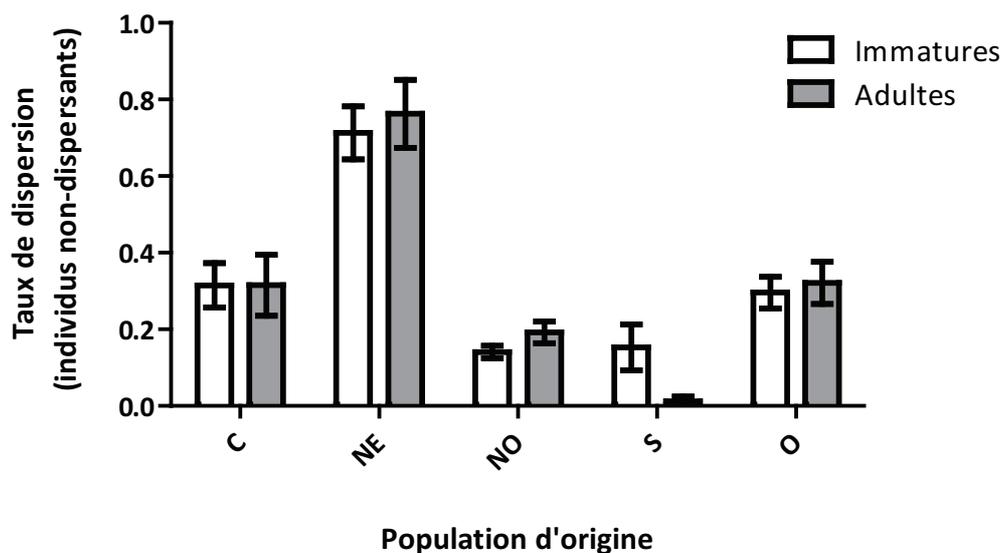


Figure V.5. Probabilités estimées de dispersion des Cigognes blanches non-dispersantes l'année précédente en fonction de la population d'origine et de l'âge, à partir du meilleur modèle pour la transition entre états (\pm erreur standard) sur la base de l'AIC, le modèle 20. Code pour les populations : C : Centre, NE : Nord-Est, NO : Nord-Ouest, S : Sud et O : Ouest.

Conditions climatiques

Le modèle sélectionné (modèle 48, Tableau V.1) indique un effet des conditions climatiques, au travers de l'indice NAO annuel, sur la survie des immatures et non des adultes, en fonction de leur statut de dispersion précédent et de leur populations d'origine (Figure V.6). Les conditions climatiques n'ont pas d'influence sur la probabilité de dispersion quel que soit l'âge. On remarque ainsi qu'à l'exception de la population Centre, les immatures qui possèdent un statut « dispersants » montrent une survie ne dépendant pas des conditions climatiques (Figure V.6). En revanche, la probabilité de survie des non-dispersants change avec l'indice de NAO annuel mais différemment en fonction de la population d'origine des individus. Ainsi, les immatures issus des populations Centre, Nord-Est et Sud voient leur survie augmenter avec l'amélioration des conditions climatiques, tandis que ceux issus des populations Nord-Ouest et Ouest voient leurs survie diminuer (Figure V.6).

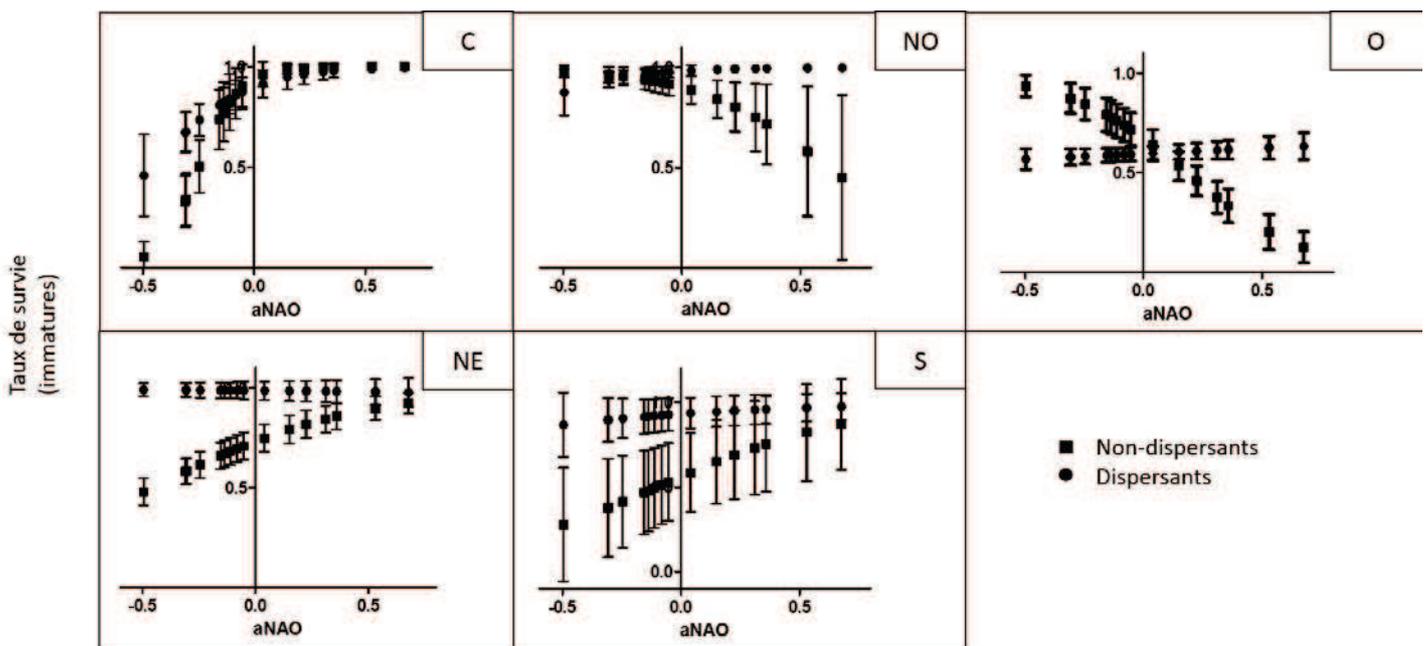


Figure V.6. Probabilités estimées de survie des Cigognes blanches immatures en fonction de la population d'origine et de la stratégie de dispersion, à partir du meilleur modèle pour la détermination de l'impact des conditions climatiques (\pm erreur standard) sur la base de l'AIC, le modèle 48. Code pour les populations : C : Centre, NE : Nord-Est, NO : Nord-Ouest, S : Sud et O : Ouest.

Discussion

L'approche par modèles de capture-recapture multi-états nous a permis d'identifier les facteurs influençant la survie et la probabilité de dispersion chez la Cigogne blanche en France. En premier lieu, nos résultats confirment que la survie des individus immatures est inférieure à celle des individus adultes chez cette espèce (Kanyamibwa *et al.* 1993; Schaub, Pradel & Lebreton 2004b; Nevoux *et al.* 2008b). Nos estimations de survie des adultes (89% en moyenne) sont plus élevées que celles présentées dans la littérature (entre 58 et 78% selon les études ; Schaub *et al.* 2004). Ce résultat peut s'expliquer par le fait que les données sur lesquelles nous avons basées notre étude sont plus récentes. En effet, les individus nés récemment présentent des taux de survie qui sont en moyenne plus élevés (Schaub *et al.* 2004b; Nevoux *et al.* 2008b). Ceci pourrait être expliqué par l'augmentation des températures moyennes, qui améliore les conditions vis-à-vis de la disponibilité alimentaire et favorise entre autre la sédentarisation. On peut également imaginer un biais de détection lié à l'augmentation de l'effort de relecture. Ce point est partiellement pris en compte par nos probabilités de recaptures, et son influence probablement limitée.

La survie des individus dépend du statut de dispersion antérieur, mais également de la population d'origine. Il est intéressant de noter que chez les immatures, les individus issus du Nord-Est, la population française la plus ancienne et la plus densément peuplée, survivent mieux s'ils dispersent que s'ils ne dispersent pas. *A contrario*, les individus issus du Centre et du Sud, les deux populations les plus récentes et moins densément peuplées, survivent mieux lorsqu'ils ne dispersent pas. La dispersion oblige les individus à être confrontés à un environnement non-familier et potentiellement risqué vis-à-vis des ressources ou de la pression de prédation par exemple, ce qui conduirait à une diminution de l'espérance de vie des individus (Stamps 2001; Brown *et al.* 2008). Néanmoins, ce résultat est à relativiser (Belichon *et al.* 1996; Lemel *et al.* 1997), notamment au travers du compromis énergétique entre la reproduction et la survie des individus. En effet, en diminuant potentiellement le succès reproducteur (non évalué ici), les individus dispersants limiteraient les coûts associés, ce qui leur permettrait un meilleur investissement énergétique dans le maintien et la survie (Bennett & Harvey 1988; Sæther 1988). Des effets indirects comme l'évitement de la consanguinité (Waser *et al.* 2013) peuvent également expliquer les bénéfices que peut engendrer la dispersion. La dispersion étant un comportement permettant de répondre à des contraintes perçues par les individus, on peut imaginer que la stratégie de

dispersion utilisée est la résultante d'un ensemble de pressions, permettant d'expliquer en partie les résultats obtenus. Ensuite, l'individu en fonction de la stratégie de dispersion adoptée va être soumis à des pressions différentes. Dans notre cas de figure, on remarque qu'un individu immature dispersant d'une population que l'on peut considérer comme densément peuplée augmente sa survie, ce qui suggère que le coût de rester en terme de compétition locale supplante très probablement les coûts potentiels de la dispersion, et favorise donc ce comportement (Matthysen 2005; Kim *et al.* 2009). Dans les cas où la présence de conspécifiques ne constitue pas une pression importante, la balance coûts/bénéfices de la dispersion redevient celle attendue, c'est-à-dire biaisée en fonction des coûts et se traduit par une augmentation de la survie des individus qui ne dispersent pas. On remarque ainsi qu'il n'y a pas de règle générale expliquant le lien entre survie et dispersion, et que la probabilité de disperser est généralement la résultante d'un équilibre complexe entre les pressions directes (comme la densité en conspécifiques par exemple) et indirectes (comme l'évitement de la consanguinité) subies par l'individu.

Notre approche a également permis de mettre en exergue l'influence du statut de dispersion précédent sur la dispersion future des individus. Nous avons ainsi remarqué qu'un individu dispersant a deux fois plus de chances de disperser l'année suivante qu'un individu non-dispersant. Cette approche a permis de confirmer que les individus immatures ont une probabilité plus élevée de disperser que les adultes, ce qui corrobore les résultats précédents chez cette espèce (cf. Chap. 3, Chernetsov *et al.*, 2006; Itonaga *et al.*, 2010) mais aussi chez de nombreux autres taxons animaux (Greenwood & Harvey 1982; Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000). Cet effet de l'âge est intéressant car il souligne l'avantage supposé de s'établir sur un territoire par rapport à en changer en termes de survie (même si nous avons vu que ce lien survie-dispersion dépendait grandement des conditions du milieu) ou du succès reproducteur. En effet, ce dernier est généralement meilleur chez les individus non-dispersants de par la familiarisation supposée au site de nidification, aux sites de recherche alimentaire, ou encore à la présence de partenaires (Verhulst & van Eck 1996; Serrano & Tella 2012; Nevoux *et al.* 2013), et il serait intéressant de compléter la présente étude par une analyse complète du lien entre succès reproducteur et stratégie de dispersion. Il semblerait également que les individus dispersants adoptent plus souvent une stratégie de non dispersion par la suite (Doligez & Pärt 2008). Cela peut-être dû à des différences interindividuelles, qui peuvent être des différences de qualités individuelles (Cam, Monnat & Royle 2004), de personnalités

(Dingemanse *et al.* 2003; Duckworth & Badyaev 2007; Quinn *et al.* 2011; Korsten *et al.* 2013) ou d'expérience (Haas 1998; Serrano *et al.* 2001; Boulinier *et al.* 2008).

Le dernier point soulevé par notre étude porte sur l'influence des conditions climatiques sur la survie et la probabilité de dispersion. Les autres études sur l'influence des conditions climatiques, notamment sur la survie, mesurées via un indice de NAO, se sont focalisées sur les conditions hivernales (Nevoux, Barbraud & Barbraud 2008a,b; Grosbois *et al.* 2008; Sousa *et al.* 2011), notamment dans les études sur la migration (Sanz-Aguilar *et al.* 2012). Le choix a été fait dans notre cas de prendre en compte un indice de NAO hivernal et annuel dès lors que la dispersion peut résulter de processus se produisant sur une année complète. L'indice qui apparaît significatif dans nos analyses est celui intégrant justement un effet annuel. Les deux indices n'étant pas corrélés (Test de corrélation de Spearman, $\rho = 0,155$, $P = 0,369$), nous pouvons donc affirmer qu'ils sont bien indépendants, représentant les conditions climatiques de deux manières statistiquement différentes. Au regard de nos résultats et de la littérature, la prise en compte d'indices annuels du climat apparaît comme une nécessité, et l'utilisation d'indices hivernaux comme la NAO hivernale limitée par rapport à l'écologie des espèces migratrices, qui effectuent une grande partie de leurs cycles sur leurs sites de reproduction. Néanmoins, l'indice de NAO a un effet significatif sur la survie des individus, et non sur le processus de dispersion en tant que tel. Il serait dès lors intéressant d'utiliser d'autres indices climatiques existant, afin de vérifier si ces derniers peuvent influencer la stratégie de dispersion, notamment la pluviométrie et l'ensoleillement, qui traduisent un impact direct sur les individus et la disponibilité alimentaire (Tryjanowski & Kuzniak 2002).

La survie des individus immatures était *a priori* la seule impactée par les conditions climatiques annuelles, mais uniquement les non-dispersants. Ce résultat suggère trois réflexions : 1) les adultes pourraient s'adapter aux conditions climatiques de telle sorte que cela n'impacte ni leur survie, ni les transitions entre statuts de dispersion, au travers par exemple d'une plasticité phénotypique en terme de recherche alimentaire ou de capacité de jeûne permettant résister quel que soit les conditions climatiques. Ce résultat demeure néanmoins à approfondir, car comme nous avons pu le voir précédemment (Chap. 1, II), les conditions climatiques influencent la probabilité de dispersion chez la Cigogne adulte. Le fait que l'indice de NAO agit sur la probabilité du comportement plutôt que sur les

transitions entre les statuts induit un effet différentiel du climat, qu'il faudrait étudier en détail dans les recherches futures, afin de correctement le caractériser. 2) Les individus immatures dispersants arrivent à ne pas être impactés par des conditions climatiques locales, ce qui souligne l'impact positif de la dispersion en terme de survie. Comme vu précédemment, le climat influence plutôt la probabilité de dispersion au niveau global (Chap. 1, II), mais pas les transitions entre statuts de dispersion. Il serait intéressant d'étudier le comportement de prospection des individus immatures, afin de déterminer avec plus de précision quelle période de l'année est la plus critique en termes de dispersion, et donc si les conditions climatiques influencent de manière uniforme tout le cycle des individus ou non. 3) Les immatures non dispersants présentent une survie plus importante dans les populations réputées pour subir un climat continental (donc avec des hivers rigoureux pour le Centre et le Nord-Est) quand les conditions sont plus clémentes. Cependant, la différence de survie ne saurait être expliquée uniquement par l'indice de NAO, qui traduit des effets climatiques globaux, auxquels sont soumis les individus dispersants et non-dispersants. D'autres pistes pourraient être l'influence de la densité ou une différence de qualité individuelle entre les individus dispersants de meilleure qualité, donc plus apte à survivre et à affronter les conséquences de la dispersion (Cam *et al.* 2004), et ceux non-dispersants, de moins bonnes qualités, subissant plus durement les aléas climatiques.

Enfin, Il serait pertinent de compléter cette analyse préliminaire concernant le climat avec des modèles plus complets, notamment sur de potentiels effets non-linéaires du climat (Nevoux *et al.* 2008b) ou des indices plus fins concernant la qualité des habitats ou la pluviométrie par exemple (Grosbois *et al.* 2008; Nevoux *et al.* 2008b). L'idéal serait de pouvoir cumuler des indices globaux et locaux, et de les lier aux cycles des individus, afin de mieux comprendre comment et quand les conditions climatiques et environnementales affectent la dispersion, mais également d'autres mouvements comme la migration, de la Cigogne blanche et d'autres espèces migratrices.

II) Survie et succès reproducteur en fonction de la stratégie de dispersion chez le Cincle plongeur

Résultats

La distance moyenne de dispersion juvénile dans notre population de Cincles plongeurs est de 2.5 ± 0.4 km (médiane: 1.8 km ; avec un maximum de 17.5 km et un minimum de 0), et la distance moyenne de dispersion de reproduction est de 1.4 ± 0.3 km (médiane: 0.4 km; avec un maximum de 18.6 km et un minimum de 0).

Sélection de modèle

Les différentes étapes de la sélection de modèle apparaissent dans le Tableau V.2. Nous avons dans un premier déterminé les facteurs influençant la survie des individus (Tableau V.2 ; Etape 1). Nous avons considéré dans l'analyse de la survie uniquement les individus adultes, afin de pouvoir prendre en compte l'effet du sexe dans nos modèles. La survie adulte dépend du statut de dispersion (modèle 2), qui peut ou pas dépendre du sexe (les modèles avec un effet additif ou interactif du sexe avec le statut de dispersion ayant des différences d'AIC inférieures à 2 avec le modèle incluant l'effet du statut de dispersion seul : interaction sexe/statut de dispersion : modèle 4 $\Delta AIC = 1.34$ avec le modèle 2; effets additifs du sexe et du statut de dispersion : modèle 3 $\Delta AIC = 0.54$ avec le modèle 2 ; Tableau V.2). Nous avons ensuite testé 4 sous-modèles permettant d'explorer l'interaction entre sexe et statut de dispersion, à savoir un effet du sexe sur chaque statut de dispersion indépendamment de l'autre (modèles 1 et 5), ainsi que l'effet du statut de dispersion sur chaque sexe indépendamment l'un de l'autre (modèles 6 et 7 ; Tableau V.2). Ces modèles révèlent que la différence entre les sexes n'est observée que chez les individus non-dispersants (modèle 1), même si un effet plus simple du statut de dispersion ne peut pas être entièrement exclu (modèle 2, $\Delta AIC = 0.47$ avec modèle 1; Tableau V.2).

Modèles	np	Survie adulte	Stratégies Dispersion	Déviante	AIC	ΔAIC	w_i
Etape 1 : Probabilités de survie							
1	8	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	i	756,034	772,034	35,613	0,000
2	7	Stat	i	758,521	772,521	36,099	0,000
3	8	Sexe+Stat	i	757,064	773,064	36,642	0,000
4	9	Sexe*Stat	i	755,863	773,863	37,442	0,000
5	8	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	i	758,509	774,509	38,088	0,000
6	8	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	i	759,807	775,807	39,386	0,000
7	8	Stat*Sexe(M)+Sexe(F)	i	764,116	780,116	43,694	0,000
8	7	Sexe	i	768,034	782,034	45,612	0,000
11	18	Temps	i	763,696	799,696	63,274	0,000
14	53	Sexe*Temps*Stat	i	715,378	821,378	84,956	0,000
15	4	i	i	696,612	941,801	204,53	0,000
Etape 2 : Probabilités de dispersion							
16	10	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Stat	716,422	736,422	0,000	0,464
17	11	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	715,311	737,311	0,889	0,297
18	11	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	716,394	738,394	1,973	0,173
19	13	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Stat*Sexe	714,602	740,602	4,181	0,057
20	9	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age	726,948	744,948	8,526	0,007
22	9	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Sexe	756,008	774,008	37,587	0,000
24	20	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Temps	747,029	787,029	50,608	0,000
29	79	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Stat*Sexe*Temps	645,957	803,957	67,536	0,000
Etape 3 : Affinage de l'analyse							
38	13	Stat	Age*Stat	731,357	757,357	20,936	0,000
39	15	Sexe+Stat	Age*Stat	723,073	753,073	16,651	0,000
40	14	Sexe*Stat	Age*Stat	730,560	758,560	22,138	0,000
41	13	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	Age*Stat	731,349	757,349	20,927	0,000
42	13	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	Age*Stat	739,441	765,441	29,019	0,000
43	10	Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	740,164	760,164	23,742	0,000
44	12	Sexe+Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	729,655	753,655	17,234	0,000
45	12	Sexe*Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	739,284	763,284	26,862	0,000
46	11	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	740,164	762,164	25,742	0,000
47	11	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	748,223	770,223	33,801	0,000
48	11	Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	742,472	762,472	26,050	0,000
49	12	Sexe+Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	731,561	755,561	19,139	0,000
50	12	Sexe*Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	741,106	765,106	28,684	0,000
51	11	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	742,413	764,413	27,992	0,000
52	11	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	747,701	769,701	33,280	0,000

Tableau V.2. Modèles des probabilités de survie et de dispersion du Cincle plongeur via une approche capture-marquage-recapture multi-événements. Les modèles de départ (modèle 14 pour la survie et modèle 29 pour la dispersion) incluent tous les effets, Sexe (F: Femelles; M: Mâles), temporel (« Temps »), âge (Juv : Juvéniles ; Ad : Adultes) et du statut de dispersion précédent (« Stat » : «ND»: Non-Dispersants; «D»: Dispersants). Les modèles présentés dans ce tableau sont un échantillon de tous les modèles effectués lors de cette analyse (Annexe III). Np : nombre de paramètres estimables ; AIC : Critère d'information d'Akaike ; ΔAIC : Différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et le modèle avec l'AIC la plus faible ; w_i : poids d'Akaike ; + : effet additif entre les variables considérées ; * : effets principaux des variables considérées ainsi que toutes les interactions possibles entre elles. En gras, le modèle sélectionné.

Une fois le modèle 1 sélectionné comme étant le meilleur modèle pour expliquer la survie, nous avons cherché à étudier les effets des différentes variables sur la stratégie de dispersion (étape 2 ; Tableau V.2). Les effets influençant les probabilités de dispersion juvénile et de reproduction diffèrent : la probabilité de dispersion de reproduction dépend du statut de dispersion précédent (effet de l'âge en interaction avec le statut de dispersion précédent chez les adultes uniquement (non déterminé chez les jeunes) ; modèle 16, Tableau V.2 ; tous les modèles $\Delta AIC > 0.89$ avec le modèle 16). Il faut néanmoins noter deux modèles, ayant testé des effets partiels du sexe en fonction du statut de dispersion des individus afin d'affiner l'interaction du modèle 19 ($\Delta AIC = 4.181$ avec modèle 16; Tableau V.2), qui n'ont pu être rejeté avec certitude sur la base de leurs AIC (modèles 17 et 18, avec respectivement $\Delta AIC = 0.89$ et $\Delta AIC = 1.97$ vis-à-vis du modèle 16; Tableau V.2). Comme pour la survie des adultes, les modèles incluant un effet du temps sur les probabilités de disperser ne sont pas retenus lors de la sélection de modèles (modèles 23 à 29, avec $\Delta AIC > 30.47$ avec le modèle 16; Annexe III). D'autres modèles, incluant notamment un effet du sexe, ont pu être rejeté sur la base de leurs AIC (modèles 19 à 22, avec $\Delta AIC > 4.18$ avec le modèle 16; Annexe III).

Certains modèles, tant pour la survie (modèles 2, 3, 4, 5 et 6) que pour la probabilité de dispersion (modèles 17 et 18), possèdent un ΔAIC inférieur à 2 avec le meilleur modèle (modèle 1 pour la survie et modèle 16 pour la dispersion), seuil admis comme permettant de discriminer deux modèles entre eux (Burnham & Anderson 2002). Nous avons donc testé en complément un échantillon des combinaisons possibles de modèles contenant les effets n'ayant pu être rejeté avec certitude ($\Delta AIC < 4$ pour être certain). Les résultats sont présentés dans le Tableau V.2 (étape 3). Nous remarquons ainsi qu'aucun des modèles résultant de ces nouvelles combinaisons n'est retenu dans la sélection de modèles (modèles 38 à 52, avec $\Delta AIC > 16.65$ avec le modèle 16; Tableau V.3), ce qui nous permet d'être confiants vis-à-vis de notre sélection de modèle.

Survie des adultes

De manière générale, on remarque que les individus dispersants ont une survie plus importante que les non-dispersants (modèle 16 ; Tableau V.2). Parmi les non-dispersants, les femelles adultes ont une survie plus faible que les mâles ($36.0 \pm 7.7\%$ vs. $56.8 \pm 6.4\%$, respectivement ; Figure V.7), alors qu'il semblerait qu'aucune différence entre les sexes n'a

été observée chez les individus dispersants (Figure V.7). Les modèles incluant un effet du temps sur le taux de survie des adultes ne sont jamais retenus lors de la sélection.

Stratégies de dispersion

La dispersion juvénile est plus importante que la dispersion de reproduction (respectivement $66.9 \pm 6.3\%$ vs. $31.6 \pm 6.4\%$ en moyenne pour les adultes; Figure V.8). De plus, chez les adultes, les individus non-dispersants ont une probabilité de disperser plus faible l'année d'après, comparativement aux individus dispersants ($7.5 \pm 6.4\%$ vs. $56.8 \pm 6.5\%$; Figure V.8).

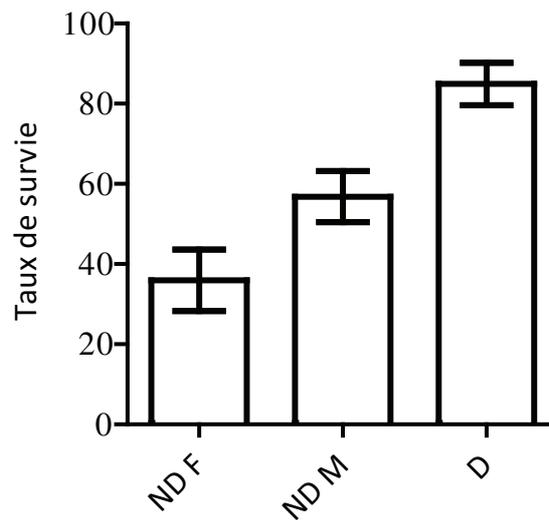


Figure V.7. Probabilités estimées de survie à partir du meilleur modèle pour la survie (\pm erreur standard) sur la base de l'AIC, le modèle 16 ("ND": Non-Dispersants; "D": Dispersants; "F": Femelles; "M": Mâles).

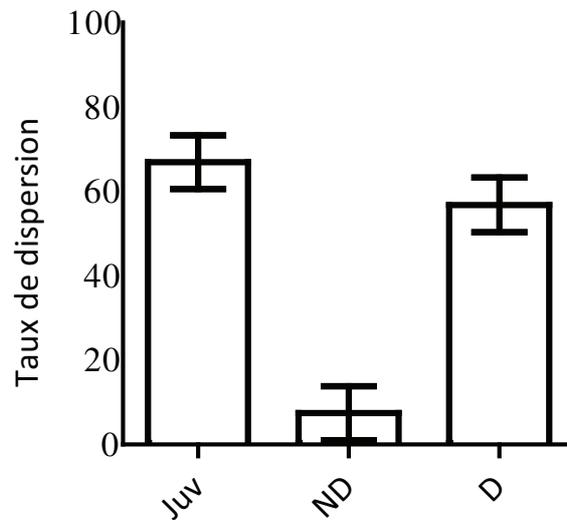


Figure V.8. Probabilités estimées de dispersion à partir du meilleur modèle pour la dispersion (\pm erreur standard) sur la base de l’AIC, le modèle 16 (“Juv”: Juvéniles; “ND”: Non-Dispersants; “D”: Dispersants).

Altitude

En nous basant sur le modèle sélectionné pour la survie des adultes et la probabilité de dispersion (modèle 16), nous avons cherché à tester les effets de l’altitude sur ces deux paramètres. Ces modèles sont représentés dans le Tableau V.3. L’altitude n’a vraisemblablement pas d’effet sur la survie et la stratégie de dispersion, que ce soit au travers d’un effet simple ou polynomial, car tous les modèles contenant cet effet ont des AIC plus élevés et ne sont donc pas retenus (modèles 28 à 35 avec Δ AIC > 35.69 avec le modèle 16; Tableau V.3).

Modèles	np	Effet de l'altitude	Déviance	AIC	ΔAIC	w_i
28	9	Φ Alt + Ψ	754,112	772,112	35,6905	0,000
29	9	Φ + Ψ Alt	763,6914	781,6914	45,2699	0,000
30	5	Φ Alt + Ψ Alt	952,0536	962,0536	225,6321	0,000
31	9	Φ (Alt + Alt ²) + Ψ	754,112	772,112	35,6905	0,000
32	9	Φ + Ψ (Alt + Alt ²)	763,6914	781,6914	45,2699	0,000
33	6	Φ (Alt + Alt ²) + Ψ (Alt + Alt ²)	769,1455	781,4649	45,0434	0,000
34	6	Φ (Alt + Alt ²) + Ψ (Alt)	769,1455	781,4649	45,0434	0,000
35	6	Φ (Alt) + Ψ (Alt + Alt ²)	769,1455	781,4649	45,0434	0,000

Tableau V.3. Modèles incluant un effet de l'altitude sur les probabilités de dispersion et de survie du Cincle plongeur via une approche capture-marquage-recapture multi-événements. Les modèles présentés incluent les effets de l'altitude (« Alt ») sur la survie (Φ) et les probabilités de dispersion (Ψ), déterminé à partir du modèle sélectionné précédemment (modèle 16). Np : nombre de paramètres estimables ; AIC : Critère d'information d'Akaike ; ΔAIC : Différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et le modèle avec l'AIC la plus faible ; w_i : poids d'Akaike ; + : effet additif entre les variables considérées.

Succès reproducteur

Les meilleurs modèles pour le nombre de poussins bagués par nid sont donnés dans le Tableau V.4. Ce nombre dépend du statut de dispersion des individus, mais cet effet diffère en fonction du sexe (interaction sexe/statut de dispersion, modèle 1, Tableau V.4). En revanche, à l'exception du modèle complet, tous les modèles présentés dans le Tableau V.4 possèdent un ΔAIC inférieur à 4, ce qui ne permet pas de les rejeter avec certitude (modèles 2 à 10, $0.41 < \Delta AIC < 3.28$ avec le modèle 1, Tableau V.4) (Burnham & Anderson 2002). Les RVI (« *Relative Variable Importance* ») peuvent alors être utilisés afin d'identifier les variables les plus importantes. Ainsi, les RVI pour le temps (0.40), l'altitude (0.58) et pour l'interaction entre le statut et l'altitude (0.36) sont plus faibles que ceux pour le sexe (0.75), le statut (0.84) et l'interaction entre les deux (0.60). Les effets du temps et de l'altitude apparaissent donc moins informatifs.

Modèle	Nombre de poussins	LogLik	AIC	Δ AIC	w_i
1	Sexe*Stat	-100.34	208.93	0.00	0.14
2	Alt*Stat + Sexe*Stat	-96.22	209.34	0.41	0.11
3	Temps + Sexe*Stat	-99.81	209.99	1.06	0.08
4	Temps + Alt*Stat + Sexe*Stat	-95.50	210.13	1.20	0.08
5	Alt + Sexe*Stat	-99.12	210.77	1.83	0.06
6	Temps +Alt +Sexe*Stat	-98.15	211.00	2.07	0.05
7	i	-104.62	211.27	2.34	0.04
8	Alt*Stat	-99.44	211.40	2.47	0.04
9	Stat	-103.89	211.86	2.93	0.03
10	Sexe + Alt*Stat	-98.76	212.21	3.28	0.03
11	Modèle complet	-93.33	215.01	6.07	0.01

Tableau V.4. Résumé des modèles linéaires généralisés suivant une distribution de poisson, pour le succès reproducteur, basé sur l'AIC. Les dix meilleurs modèles (avec les AIC les plus bas), dont le modèle nul (constant), ainsi que le modèle complet, sont indiqués. Les effets testés sont l'altitude (« Alt »), le temps, le sexe ainsi que le statut de dispersion (« Stat »). Les modèles sont montrés avec leur Log-likelihood (“LogLik”), AIC et Δ AIC (différence entre l'AIC du modèle considéré et l'AIC le plus faible, celui du modèle 1), ainsi que le poids d'Akaike (“ w_i ”).

Le modèle sélectionné indique que les femelles non-dispersantes produisent plus de poussins que les femelles dispersantes (respectivement 0.38 ± 0.11 vs. 0.07 ± 0.05 ; test post-hoc de Mann-Whitney; $u=518.5$, $p=0.041$; Figure V.9). En revanche, nous n'observons pas de différence chez les mâles (respectivement 0.18 ± 0.05 vs. 0.27 ± 0.14 ; test post-hoc de Mann-Whitney; $u=754$, $p=0.588$; Figure V.9).

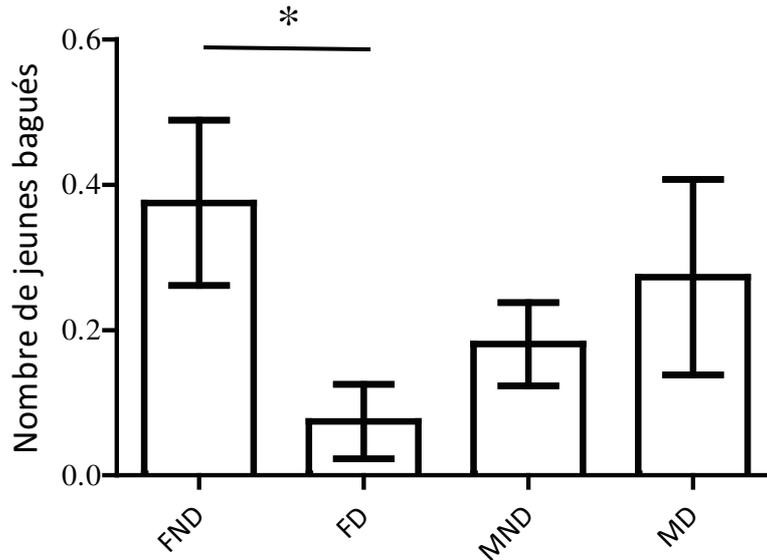


Figure V.9. Nombre de poussins (\pm erreur standard) en fonction du sexe et du statut de dispersion des individus (« D » : Dispersants ; « ND » : Non-dispersants ; « F » : Femelles ; « M » : Mâles). « * » indique une différence statistiquement significative (test de Mann-Whitney).

Discussion

Un taux de dispersion juvénile plus élevé que le taux de dispersion de reproduction est un résultat communément retrouvé, non seulement chez cette espèce (Tyler *et al.* 1990; Tyler 2010), mais aussi chez de nombreuses autres espèces dans différents taxons (Paradis *et al.* 1998; Sutherland *et al.* 2000). Cette différence, détaillée dans l'introduction de cette thèse, est probablement la résultante d'une compétition entre les juvéniles et les adultes, forçant les premiers à disperser plus loin et plus fréquemment afin d'éviter la compétition d'individus plus âgés et donc expérimentés, vis-à-vis de la nourriture ou encore de la reproduction (Rockwell *et al.* 1993; Sol *et al.* 1998; Green 2001; Bowler & Benton 2005). D'autres causes, indirectes, peuvent également être envisagées, notamment l'évitement de la consanguinité (Waser *et al.* 2013). Une fois que les individus arrivent à maturité, la philopatrie devient la stratégie privilégiée : les individus non-dispersants restent au même site dans 92% des cas, ainsi que 42% des individus dispersants. Ce résultat met en exergue l'avantage supposé de l'établissement définitif sur un territoire donné, plutôt qu'une stratégie dispersive, au travers des compromis coûts/bénéfices que ce processus peut engendrer (Bowler & Benton 2005; Bonte *et al.* 2012), comme observé précédemment dans notre étude chez la Cigogne blanche.

Un des paramètres qui pourrait jouer dans cette balance serait une survie plus élevée chez les adultes non-dispersants, ce qui conférerait un avantage certain à l'utilisation de cette stratégie. Néanmoins, la survie est plus élevée chez les individus dispersants, ce qui semble contre-intuitif au regard des coûts potentiels engendrés par la dispersion vers un territoire non-familier (Brown *et al.* 2008; Devillard & Bray 2009; Bonte *et al.* 2012) mais qui est soutenu par quelques études retrouvées chez certaines espèces (Belichon *et al.* 1996; Lemel *et al.* 1997; Altwegg *et al.* 2000). Il faut également noter que certaines études ne mettent pas en évidence de lien particulier entre survie et stratégie de dispersion (Hines 1986; Paradis *et al.* 1998), ce qui tendrait à prouver qu'il n'y a pas de règle générale concernant ce lien. Dans les études montrant des différences dans les composantes de la reproduction entre dispersants et non-dispersants (revues dans Belichon *et al.*, 1996; Doligez & Pärt, 2008), une explication avancée pour le lien entre survie et dispersion serait qu'une survie plus élevée serait la conséquence directe d'une diminution de l'investissement dans la reproduction chez les dispersants (Bennett & Harvey 1988; Sæther 1988), due notamment à des conditions de recherche alimentaire plus délicates.

Nos résultats valident cette hypothèse liée au compromis reproduction / maintenance, puisque le succès reproducteur des non-dispersants est plus important que celui des dispersants, comme rapporté par d'autres études (Verhulst & van Eck 1996; Peterson, Hilborn & Hauser 2014). Ici, cette différence est dépendante du sexe. En effet, seules les femelles non-dispersantes présentent un succès reproducteur supérieur aux dispersantes, ce qui n'est pas le cas chez les mâles. Les femelles qui ne dispersent pas et qui survivent n'ont pas à supporter le coût lié à la non-familiarité de la rencontre avec un habitat inconnu, et peuvent donc investir de manière plus importante dans la reproduction comparativement à des femelles dispersantes. Le fait que les mâles dispersants et non-dispersants produisent un nombre similaire de poussins peut être expliqué par un investissement dans la reproduction plus faible, que ces derniers soient dans un environnement familial (non-dispersants) ou non (dispersants). La stratégie de dispersion des femelles semble avoir une influence directe et importante sur leur survie et leur capacité de nourrissage, au travers de la familiarité avec leur environnement, ou de manière indirecte via des différences préexistantes entre les dispersantes et les non-dispersantes, en termes de personnalité ou de qualité individuelle par exemple (Quinn & Cresswell 2005; Cote & Clobert 2007). De plus, la différence de survie

entre les sexes pour les individus non-dispersants, avec des mâles qui survivent mieux que les femelles, peut également être expliquée par un investissement différentiel dans la reproduction. Si les deux sexes sont impliqués dans le nourrissage des poussins, les femelles produisent et couvent seules les œufs (Tyler 2010). Cet effort parental peut diminuer la survie des femelles. Les mâles chez le Cincle plongeur peuvent être polygynes (Price & Bock 1973; Øigarden, Borge & Lifjeld 2010; Tyler 2010), pouvant conduire à une diminution possible de l'investissement énergétique pour chaque nichée (Trivers 1972; Choudhury 1995), ce qui peut avoir pour conséquence une augmentation de l'investissement de la part des femelles. Néanmoins, la polygynie n'a été identifiée que pour 4 mâles dans notre étude, et le sex-ratio opérationnel est proche de l'unité (1.06 femelle par mâle) (Ormerod *et al.* 1986; Tyler 2010), ce qui semblerait indiquer que l'effet de la polygynie est limité dans notre population. Une autre hypothèse pouvant expliquer cette différence de survie pourrait être la différence de capacité compétitrice entre les sexes, notamment car les mâles sont plus gros que les femelles (Chap. 5, III).

L'effet de l'altitude a également été testé dans notre étude, afin de traduire des variations environnementales pouvant influencer les paramètres de survie et de probabilités de dispersion. L'effet de l'altitude n'est retenu ni dans le cas de la survie, ni dans le cas de la probabilité de dispersion, ni dans le cas du succès reproducteur (dans ce dernier cas, indiqué par un RVI faible). La fourchette d'altitude dans laquelle on trouve les individus dépend largement de la population et de la zone géographique considérée (de 15 à 600m selon Shaw 1978; de 3 à 650m selon Tyler & Ormerod 1985; Tyler 2010). Néanmoins, une absence de données concernant d'autres indices écologiques et environnementaux (expositions UV, abondance et richesse spécifique des proies, température de l'eau, ...) ne permet pas une analyse plus détaillée d'éventuels effets environnementaux.

En conclusion, la philopatrie semble privilégiée chez les individus adultes. Une fois que les individus dispersants sont installés, ils tirent un bénéfice à rester via une augmentation de la valeur sélective individuelle, comme cela a été montré chez la plupart des espèces (Belichon *et al.* 1996; Bowler & Benton 2005; Bonte *et al.* 2012; Waser *et al.* 2013). Dans notre cas de figure, un de ces bénéfices serait une augmentation du succès de la reproduction, en particulier chez les femelles, qui pourrait néanmoins hypothétiquement s'effectuer au dépend de la survie. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre les

conséquences de la dispersion en termes de fitness individuelle chez le Cincle plongeur. Il serait ainsi intéressant de quantifier le succès reproducteur total de l'individu sur toute sa vie (« LRS » : *life-time reproductive success*) et de le comparer entre les individus philopatrics et les individus dispersants.

III) Support génétique de la dispersion : héritabilité et corrélation génétique

Résultats

Les estimations des différentes sources de variance dans la distance de dispersion restent stables entre les différents modèles. Ainsi, par exemple l'héritabilité de la distance (part de la variance génétique additive entre 25,80 et 28,85%, modèles 1 à 3 ; Tableau V.5) et de la probabilité de dispersion (part de la génétique additive entre 11,26 et 15,93%, modèles 4 à 6 ; Tableau V.5) présentent des estimations de part de variances proches. De la même manière, l'héritabilité des indices morphométriques semble stable et concordante (Taille : 24,14 et 28,80%, modèles 2 et 5 ; Condition corporelle : 23,14 et 21,82%, modèles 3 et 6, Tableau V.5), à l'exception de la masse où la part de la variance génétique additive et la part résiduelle varient un peu plus fortement (Masse ; part de la génétique additive : 55,48 et 37,52%, part de l'erreur résiduelle : 4,67 et 21,76%, modèles 1 et 3, Tableau V.5).

Modèles	Effets	Variance génétique additive				Variance phénotypique totale	Héritabilité	Sexe	Corr. Gen.
		Cohorte	Rivière	Résidus					
1	Distance	0.02	0.02	0.03	0.06	0.13	0.26	p=0.04*	-0.0259
	Masse	29.82	10.27	15.30	2.45	57.84	0.56	p<0.01*	
2	Distance	0.03	0.02	0.03	0.05	0.13	0.26	p=0.01*	0.0828
	Taille	0.32	0.28	0.61	0.28	1.49	0.24	p<0.01*	
3	Distance	0.03	0.02	0.03	0.04	0.12	0.29	p=0.01*	0.2788 *
	Cond. corp.	251.00	181.24	294.91	424.16	1151.31	0.23	p=0.12	
4	Probabilité	0.95	3.22	0.27	0.44	4.88	0.11	p=0.03*	0.1208
	Masse	17.59	9.17	12.67	10.02	49.45	0.38	p<0.02*	
5	Probabilité	2.21	3.52	0.26	0.35	6.34	0.14	p=0.03*	0.1527
	Taille	0.32	0.20	0.55	0.19	1.26	0.29	p<0.03*	
6	Probabilité	2.29	4.18	0.28	0.29	7.04	0.16	p=0.02*	0.2836 *
	Cond. corp.	244.34	276.10	268.50	390.67	1179.61	0.22	p=0.52	

Tableau V.5. Résultat des modèles animaux bivariés entre une mesure de dispersion (distance ou probabilité de dispersion juvénile) et une mesure morphométrique (masse, taille, condition corporelle) des individus. Chaque composante de la variance phénotypique totale est indiquée en valeur absolue, arrondie au centième. Le sexe est testé ici en facteur fixe. « p » représente le pMCMC indiqué par le modèle. « * » indique un effet significatif du sexe ou une corrélation génétique significative, sur la base d'une différence entre le DIC (« Deviance information criterion » : Critère d'information de la déviance) des modèles avec et sans corrélation génétique supérieur à 7 (Spiegelhalter et al. 2002). Cond. Corp. : Condition corporelle, Corr. Gen. : Corrélation génétique, Cohorte : variance interannuelles, Rivière : variance spatiale (inter-rivières).

Les résultats concernant la répartition des différentes sources de variance peuvent être représentés sous la forme d'histogrammes (Figure V.10).

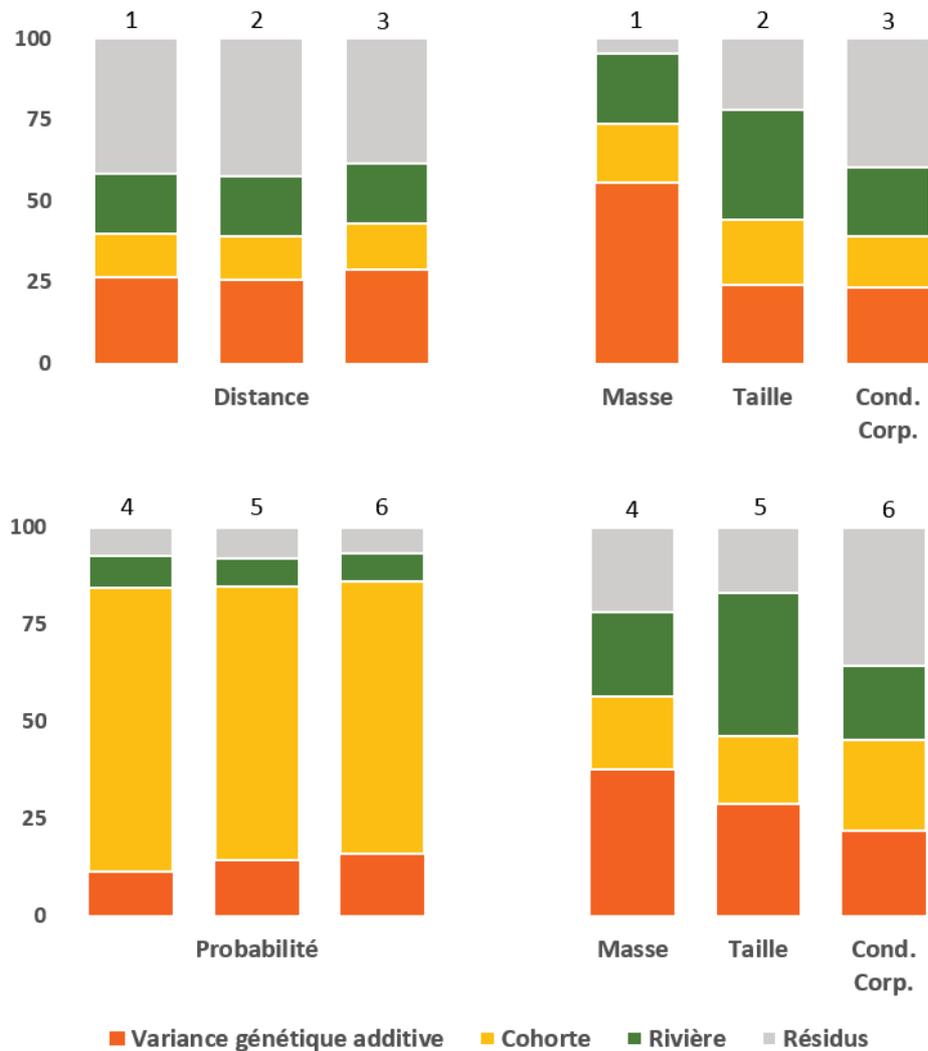


Figure V.10. Histogrammes représentant les différents composantes de variances des mesures de la dispersion (Probabilité et distance de dispersion juvénile) et des traits morphométriques (masse, taille et indice de condition corporelle des individus (« Cond. Corp. »)) analysés dans les modèles animaux. Sont représentés les pourcentage de chaque composante par rapport à la variance phénotypique totale des traits. Les numéros indiqués au-dessus des histogrammes correspondent aux modèles indiqués dans le tableau.

Ainsi, comme vu précédemment, la distance de dispersion juvénile est plus héritable que la probabilité de disperser. La variance totale de la probabilité de dispersion est largement expliquée par un effet cohorte (entre 70,13 et 73,20%, Tableau V.5), contrairement à la distance de dispersion (entre 13,08 et 13,93%, Tableau V.5). Les conditions environnementales l'année de naissance semblent donc influencer fortement la propension à disperser, mais pas la distance parcourue. L'effet rivière explique peu de variance pour la probabilité de dispersion (entre 7,18 et 8,19%, Tableau V.5), et un peu plus pour la distance, (entre 18,60 et 18,80 %, Tableau V.5).

La masse est héritable en moyenne à 46.5%, contrairement à la condition corporelle (moyenne de 22.48%, Tableau V.5) ou l'indice de taille des individus (moyenne de 26.47%, Tableau V.5) qui possèdent des héritabilités plus faibles. L'effet *cohorte*, traduisant l'effet des variations interannuelles, est relativement similaire en fonction des indices morphologiques considérés (moyenne de 18,44% pour la masse, 19,74% pour la condition corporelle et 18,74% pour la taille des individus, Tableau V.5), traduisant un effet des années certes limité, mais tout de même présent et non-négligeable. L'effet *rivière* est quasiment identique à l'effet *cohorte* pour la masse et la condition corporelle (moyennes respectives de 21,85% et 20%, Tableau V.5), mais est beaucoup plus élevé pour la taille (moyenne de 35,41%, tableau V.5), ce qui traduit un effet important de l'identité de la rivière sur la taille globale des individus.

Seules les corrélations génétiques entre la condition corporelle et les mesures de dispersion sont significatives (Tableau V.5). Dans les deux cas, plus du quart de la variance phénotypique partagée par ces deux traits ont une origine génétique, indépendamment de leur héritabilité respective. Le sexe joue également sur le comportement de dispersion (distances et probabilités) ainsi que pour la taille et la masse (dimorphisme sexuel dans cette espèce), mais pas pour la condition corporelle des individus (Tableau V.5). Les mâles sont moins souvent des dispersants ($41,10 \pm 3,87\%$ contre $50,30 \pm 3,88\%$) et dispersent en moyenne moins loin ($3,80 \pm 0,52\text{km}$ contre $5,41 \pm 0,52\text{km}$) que les femelles.

Discussion

Deux revues portant sur un panel d'espèces (mammifères, oiseaux, insectes) et utilisant des approches statistiques différentes montrent des valeurs entre 27,6 et 42,6% pour la probabilité et entre 4 et 88% pour la distance (Doligez & Pärt 2008) et entre 39 et 62% pour la probabilité et entre 5 et 62% pour la distance (Charmantier *et al.* 2011). Nos estimations de

l'héritabilité de la probabilité et de la distance de dispersion juvénile chez le Cincle plongeur sont en accord avec la littérature portant sur les oiseaux. Ces résultats indiquent que le comportement de dispersion est influencé par différents facteurs extrinsèques liés à la variation spatio-temporelle de l'environnement, comme vu précédemment dans cette thèse, mais qu'il est aussi déterminé en partie génétiquement. Ainsi, un quart de la variance dans la distance de dispersion juvénile est expliquée par la variance additive génétique. Pour la probabilité de dispersion, nos valeurs d'héritabilité sont en deçà de celles trouvées chez le Gobemouche à collier (*Ficedulla albicollis*) (entre 30 et 47% ; Doligez, Gustafsson & Pärt 2009). Dans ce cas les variations interannuelles expliquent la très grande part de la variance de cette probabilité. Ce résultat indique donc que la variance du comportement de dispersion chez le Cincle plongeur n'est pas expliquée de la même façon selon que l'on mesure la dispersion par la propension à disperser ou par la distance parcourue. La probabilité de disperser semble en grande partie expliquée par des causes environnementales, probablement climatiques dès lors qu'elles sont liées à des différences temporelles plutôt que spatiales, tandis que la distance est liée au facteur génétique de manière quantitativement plus importante. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que les individus ont une probabilité de disperser fortement conditionnée par les variations environnementales, mais que la distance parcourue dépend dans une plus grande mesure d'une base génétique. Cette base génétique pourrait être le support des différences de comportements exploratoires et d'agressivité entre les individus, déjà mis en évidence chez la Mésange charbonnière (Korsten *et al.* 2013) et le Merlebleu de l'Ouest (*Sialia mexicana*) (Duckworth & Kruuk 2009), ou induire des différences de morphologie générales des individus, traduisant ainsi leurs capacités physiques et physiologiques à parcourir une certaine distance (notamment retrouvé chez les insectes, comme pour la taille des ailes chez la Piéride du chou (*Pieris brassicae*) (Legrand *et al.* 2015) ou les muscles dorsaux longitudinaux du vol chez le grillon *Gryllus firmus* (Fairbairn & Roff 1990)).

La corrélation génétique entre mesures de la dispersion et condition corporelle pourrait aller dans ce sens. Cette corrélation souligne qu'une part importante des deux traits pourrait posséder une origine génétique commune, autrement dit qu'un gène ou groupes de gènes sont partiellement à l'origine de ces deux traits. La condition corporelle peut traduire l'état énergétique dans lequel se trouve l'individu (Schulte-Hostedde *et al.* 2005), et on peut donc penser que le comportement de dispersion est liée aux réserves énergétiques des individus. La

condition corporelle varie en fonction de l'environnement, mais est largement déterminée génétiquement. Nous montrons que la condition corporelle est héritable chez le cincle, comme cela a déjà été souligné chez d'autres espèces comme chez le Gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*) ($h^2 = 0,30$; Merilä, Kruuk & Sheldon 2001) et la Mésange charbonnière ($h^2 = 0,39$; Gosler & Harper 2000).

Nos résultats suggèrent donc que des gènes communs pourraient coder d'une part pour la dispersion des individus, et d'autre part pour leurs capacités à stocker des réserves énergétiques. Une des hypothèses que l'on peut émettre serait la présence de gènes codant la « performance physiologique » des individus, permettant d'une part une optimisation de la mise en réserve d'énergie (comme chez le Scatophage du fumier (*Scathophaga stercoraria*); Blanckenhorn & Hosken 2003), et d'autre part un métabolisme performant influençant la capacité de vol des juvéniles, jouant ainsi sur la dispersion (Hägele & Rowell-Rahier 2000; Roff & Fairbairn 2001; Ronning, Moe & Bech 2005). Une autre hypothèse pourrait être l'influence du comportement exploratoire des individus. En effet, des individus plus explorateurs ont tendance à plus disperser (Korsten *et al.* 2013), et ont potentiellement la capacité d'accéder à plus de ressources alimentaires, et donc d'augmenter ainsi leur condition corporelle. En tout état de cause, ces deux hypothèses méritent d'être testées afin de distinguer de manière plus fine le lien unissant dispersion et condition corporelle. On pourrait donc envisager des études prenant en compte les comportements exploratoires et/ou des indices métaboliques (comme le taux métabolique de base) en plus de la dispersion et de la condition corporelle, dans une approche multivariée par modèles animaux.

Enfin, les héritabilités pour la masse et la taille chez le cincle concordent avec celles de la littérature (e.g. Moss & Watson 1982; Gosler & Harper 2000; Saastamoinen 2008; Noordwijk, Balen & Scharloo 2009). Le fait que les mâles sont plus larges et lourds que les femelles dans notre étude est également un résultat attendu permettant de conforter nos modèles (Campos *et al.* 2005; Tyler 2010). Malgré cela, une absence de différence de conditions corporelles entre les sexes s'observe. Cela traduit très probablement le fait que la recherche alimentaire et la qualité individuelle ne varient pas nécessairement selon le sexe. Le fait que le comportement de dispersion dépend du sexe a déjà été mis en évidence dans une population galloise de cette espèce, avec les mêmes conclusions (Tyler *et al.* 1990), et est classiquement retrouvée dans la majorité des espèces d'oiseaux, avec des femelles dispersant

plus souvent et plus loin que les mâles (Greenwood 1980; Pusey 1987), appuyant la philopatrie des mâles.

Ces résultats apportent une première vision du support génétique de la dispersion, de la condition corporelle des individus, mais également du lien entre les deux chez le cincle plongeur. Nos résultats suggèrent une pléiotropie incluant la dispersion, ce qui pourrait constituer un axe de recherches futures dans le domaine. Il nous permettrait également de déterminer des syndromes dispersifs, définis comme un ensemble de traits corrélés à la dispersion pour une espèce ou une population donnée (Clobert *et al.* 2009).

Chapitre 6



Conclusion générale, limites et perspectives

“Answers are a perilous grip on the universe. They can appear sensible yet explain nothing”

Frank HERBERT

I) Cadre général de l'expression et de l'évolution de la dispersion

A) Causes proximales de la dispersion et échelles spatiales et temporelles

Cette thèse aura permis de mettre en évidence d'une part les causes proximales de la dispersion chez deux espèces d'oiseaux, la Cigogne blanche et le Cincle plongeur, mais également le contexte évolutif dans lequel ce dernier se situe.

De la comparaison entre les deux espèces a émané des similitudes, notamment sur l'effet de l'âge sur la dispersion et la survie des individus (les juvéniles survivent moins bien et dispersent plus que les individus plus âgés) ou l'effet de l'environnement (populations chez la Cigognes et rivières chez le Cincle), qui permet de conforter certaines connaissances sur la dispersion, et permet partiellement une généralisation des observations effectuées. L'étude conjointe de ce mécanisme chez les deux espèces souligne l'importance de considérer la dispersion dans sa globalité, à savoir dans ses causes, mais également dans ses conséquences, notamment d'un point de vue des compromis énergétiques sous-jacents. Ces effets doivent donc être étudiés chez un ensemble de populations d'espèces présentant des modes de vie opposés (espèce migratrice contre sédentaire, longévive ou non, polygyne contre polyandre, ...), afin de pouvoir interpréter de la meilleure manière l'impact de ce comportement.

Un des résultats clés de ma thèse aura été de comprendre le poids important que pouvaient avoir les effets notamment environnementaux en étudiant différentes populations. L'effet de la densité et des conditions climatiques apparaissent comme dépendant de la zone géographique dans laquelle se situe la population et de l'âge des individus, et permet de mieux comprendre les rapports qu'entretiennent ensuite les populations en termes d'échanges d'individus, à une échelle métapopulationnelle. Cette thèse a mis en exergue la grande diversité des facteurs pouvant influencer la dispersion, qu'ils soient d'origine environnementales ou non (Figure VI.1). Ces derniers rentrent souvent en interactions, avec notamment un effet prononcé de l'âge des individus, ce qui souligne surtout un contexte énergétique sous-jacents. Ainsi, tous les effets mis en évidence précédemment peuvent se comprendre au regard de l'énergie que doivent dépenser les individus pour supporter les conditions dans lesquelles ils vivent. Cela explique en partie l'impact important de l'âge car des individus plus expérimentés tolèrent mieux des conditions pour lesquels des juvéniles

fuient en dispersant. Cela explique également le rôle important de la dispersion, agissant à la fois comme un moyen de fuir des conditions coûteuses en énergie (faible disponibilité alimentaire, compétition élevée, prédation ou parasitisme,...) ou de rejoindre des habitats plus propices (présence de reproducteurs, de sites de nidification, conditions climatiques plus clémentes,...).

Pour synthétiser les effets des facteurs proximaux sur la stratégie de dispersion ou non, nous pourrions dire qu'il s'agit d'une réponse comportementale possible des individus, permettant ainsi de faire face à des conditions fluctuantes pouvant être bénéfiques ou coûteuses d'un point de vue énergétique.

J'ai concentré une part importante de mon travail de recherche à intégrer une dimension spatiale et temporelle dans l'analyse de la dispersion. En effet, et comme soulevé dans l'introduction de cette thèse, les protocoles de recherches généralement mis en place induisent des zones d'études limitées en termes de superficies et de temps d'études, au regard de la biologie des espèces concernées (Clarke, Saether & Røskaft 1997). Cela conduit à des biais potentiels dans la correcte caractérisation des processus étudiés. Comme soulevé par Koenig, Van Vuren & Hooge (1996), la prise en compte de ce type de biais est un impératif pour les recherches futures. La proportion d'individus ayant quitté le site d'étude se doit d'être considérée, notamment car, comme soulevé dans mon analyse sur la métapopulation française des Cigognes (Chap. 4), les dispersions courtes et longues distances (notamment inter-populationnelles) sont potentiellement soumises à des pressions différentes (conditions climatiques, densité, disponibilité alimentaire,...). Il serait hasardeux de généraliser les résultats obtenus sur une petite zone d'étude à l'ensemble des mouvements de dispersion, notamment ceux ayant lieu au-delà de cette dernière. La prise en compte des dispersions à longues distances permet ainsi d'obtenir une meilleure vue d'ensemble du phénomène, et de le caractériser de manière beaucoup plus fine (Payne 1990) notamment dans une optique d'étude des métapopulations (Bonte & De La Peña 2009).

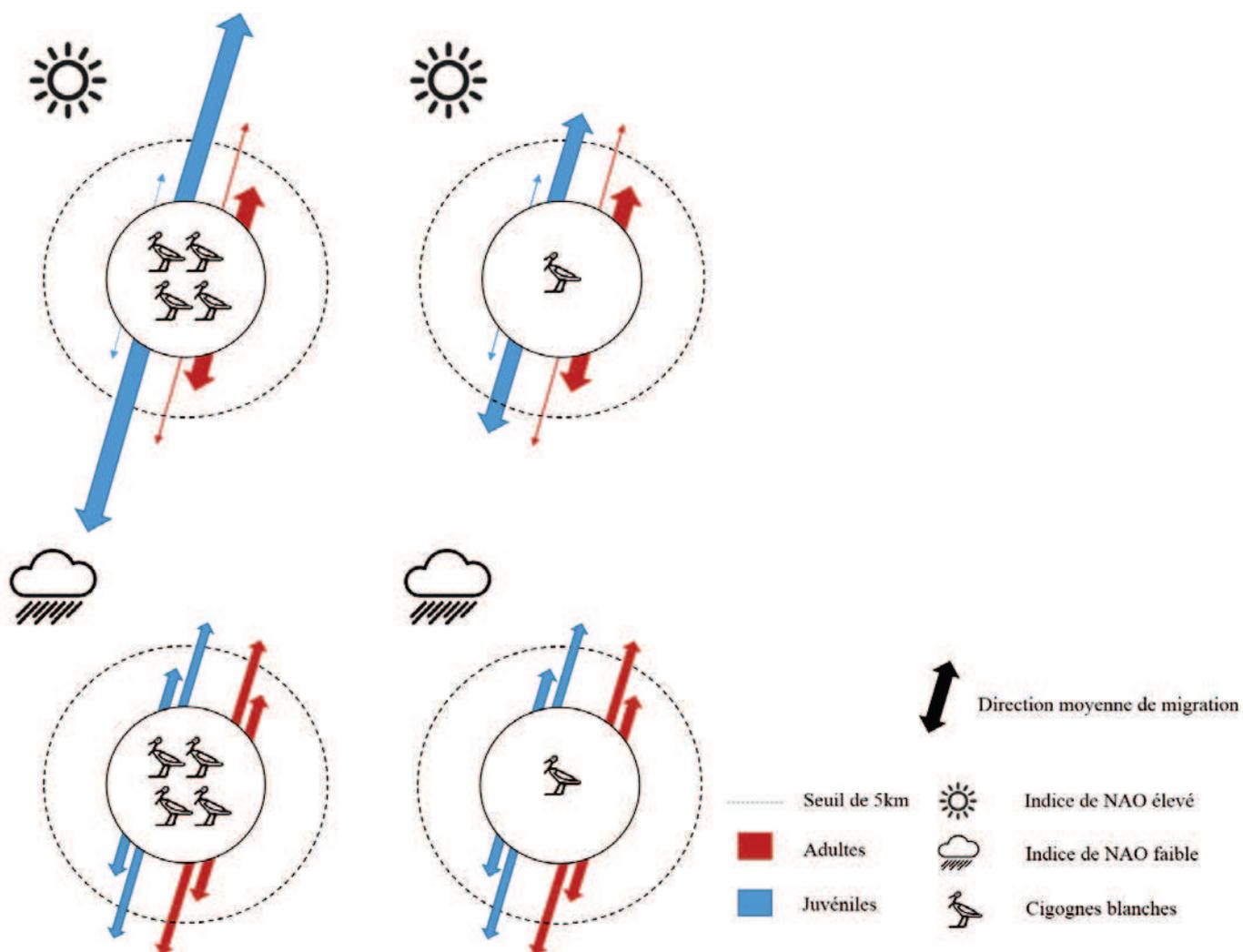


Figure VI.1. Schéma synthétisant les conséquences de l'âge, du climat, de la direction moyenne de migration et de la densité sur la dispersion de la Cigogne blanche, d'après les résultats de nos analyses. Ce schéma représente 4 populations d'origines théoriques soumises à différentes combinaisons de densité et de climat. Le critère des 5km discrimine la dispersion de la non-dispersion, les flèches dépassant ce seuil représentant des mouvements dispersifs, et les flèches ne dépassant pas ce seuil représentant des mouvements considérés comme non-dispersifs ou de la non-dispersion pure, sans mouvement. La longueur des flèches est proportionnelle à la distance, et leur largeur au nombre d'individus concernés.

Un autre pendant du problème est la prise en compte d'échelles temporelles suffisamment importantes pour la généralisation des résultats obtenus. En effet, l'évolution temporelle de nombreuses causes de la dispersion, notamment celles liées au climat ou encore à la disponibilité alimentaire, induit que la dispersion n'est pas nécessairement fixée au cours du temps (Liebgold, Gerlach & Ketterson 2013). Ainsi, de nombreuses études présentent ce biais, même celles incluant des dispersions à différentes échelles spatiales (Fontanillas, Petit & Perrin 2004; Dubey *et al.* 2008; Gauffre *et al.* 2009; Solmsen, Johannesen & Schradin 2011). Ma thèse aura permis, outre la mise en évidence de la plus longue distance de dispersion juvénile chez la Cigogne blanche, une correcte appréciation de la dispersion dans son expression globale, sur un laps de temps correspondant à la durée de vie des individus et sur un territoire complet incluant la quasi-intégralité de la métapopulation de l'espèce.

Cependant, une des limites à l'étude de la dispersion à des échelles aussi larges est la difficulté de la prise en compte d'indices fins. Ainsi, il a par exemple été impossible de considérer des indices climatiques et environnementaux locaux (disponibilité alimentaire, température,...) dans nos différentes analyses, alors même que ces derniers sont connus pour avoir une influence. Il apparaît donc délicat de concilier approches fines et globales dans l'étude de la dispersion. Un des défis pour les études futures sur les mouvements animaux sera donc de concilier les différentes échelles et d'arriver à proposer des lois permettant de mieux comprendre ces derniers dans leur intégralité.

B) Contexte évolutif de la dispersion

En effet, ma thèse a permis d'étudier en détail le contexte évolutif dans lequel s'inscrit la dispersion (Figure VI.2). En effet, il est admis que pour étudier comment un trait peut évoluer, il faut étudier d'une part la manière qu'à ce dernier de varier au sein d'une population (ce qui constituait notamment la première partie de cette thèse (Chap. 3)), mais également son influence sur la fitness des individus, ainsi que de vérifier son origine génétique et sa transmission possible d'une génération à l'autre (Schluter 1988). Nous avons ainsi pu vérifier chez le cincle plongeur que le trait était **héritable**, et avait donc une origine génétique avérée. En allant plus loin dans les analyses, cette thèse a pu prouver qu'il fallait également prendre en compte de potentielles pléiotropies, permettant de replacer le génotype exact de la dispersion dans un schéma plus large comprenant d'autres traits associés, tels certains comportements (Korsten *et al.* 2013) ou encore la condition corporelle (Chap. 5, III).

Néanmoins, ce comportement possède une base génétique indéniable, ce qui place potentiellement l'explication de ce trait à un niveau supérieur, celui de la sélection naturelle et de l'évolution.

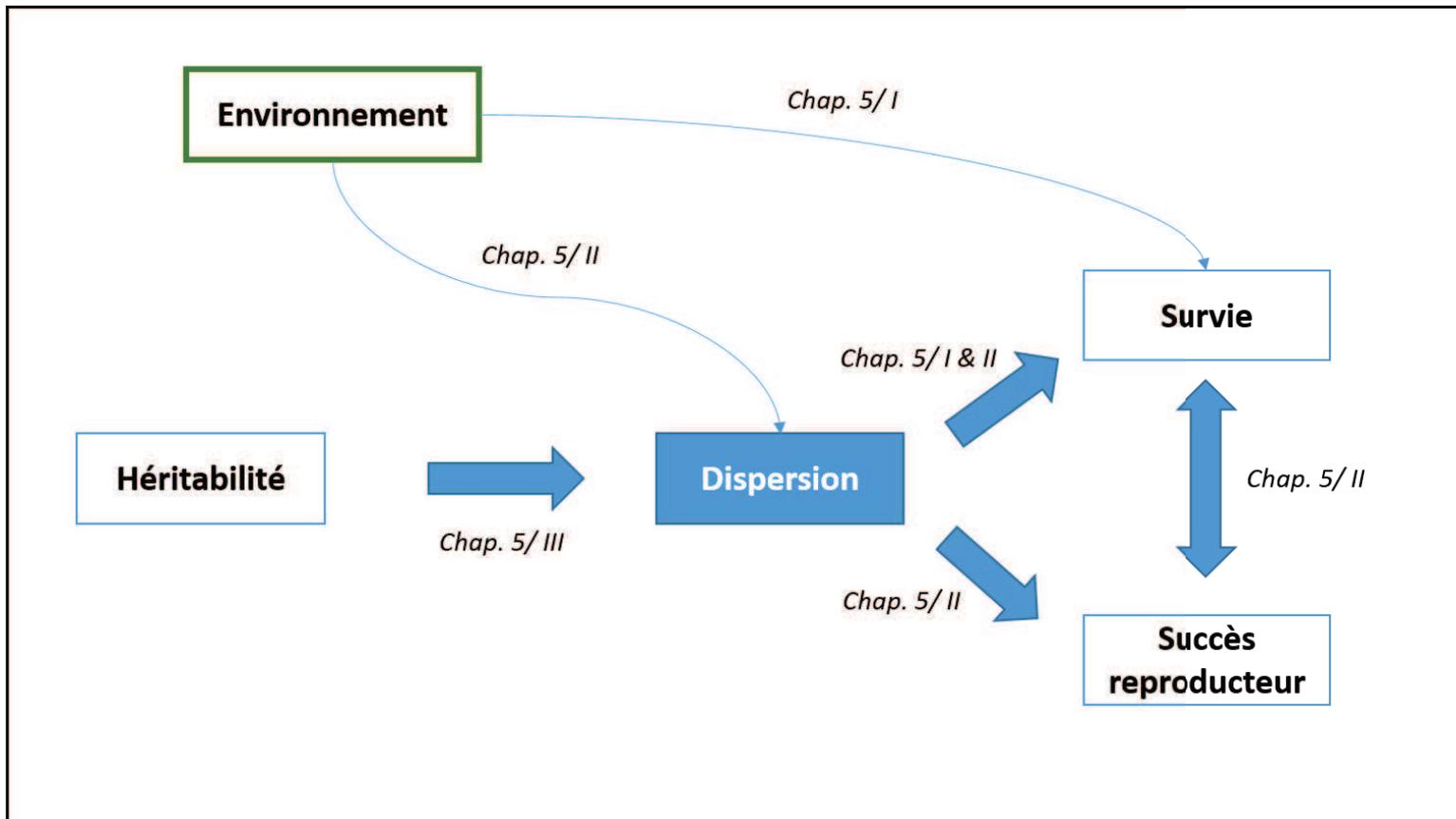


Figure VI.2. Contexte évolutif global de la dispersion mis en évidence dans cette thèse. Les flèches bleues indiquent un lien de causalité. Sont présentés sur ce schéma uniquement les liens étudiés et mis en évidence dans la thèse.

L'impact de la dispersion sur la fitness s'effectue de manière différente en fonction des conditions dans lesquelles se situent les individus. En effet, le lien entre dispersion et survie s'avère dépendre des populations, mais également de l'âge des individus et des conditions climatiques chez la Cigogne blanche. Ce comportement, qui présente donc une certaine plasticité phénotypique, répond notamment à un ensemble de facteurs proximaux, mais son influence forte sur la survie et le succès reproducteur en fait également un levier possible pour la sélection naturelle. L'analyse sur le Cincle plongeur a permis de mettre en évidence un probable compromis énergétique entre succès reproducteur et survie des

individus, notamment chez les femelles. Cette influence sur la fitness, ainsi que son origine génétique, en font donc un trait qui a tous les attributs pour être en prise avec la sélection naturelle, plus exactement dont les variants peuvent être sélectionnés en fonction des conditions environnementales entre autres.

Concernant la dispersion, nous pouvons donc conclure qu'elle est la résultante d'un équilibre entre les forces proximales, qui conduisent à son expression, au travers des pressions intrinsèques et extrinsèques ressentis par l'individu, et l'évolution. La sélection naturelle peut logiquement s'appliquer sur le comportement en tant que tel, au travers par exemple du comportement de prospection, mais peut également engendrer une adaptation des individus aux différentes pressions susnommées. Ce mélange entre les causes proximales et ultimes en font un trait hautement variable entre les espèces, communautés et individus, et expliquent donc largement la variabilité des stratégies de dispersions observées dans la nature.

C) Migration et dispersion : lien mécanistique et impacts sur la métapopulation

Il est intéressant de souligner que la migration et la dispersion sont toutes les deux des mouvements pouvant être réalisés sur des larges échelles spatiales et temporelles, sont généralement étudiés en parallèle, chez les vertébrés (Semlitsch 2008; Plumb *et al.* 2009), et en particulier les oiseaux (Belant & Dolbeer 1993; Hockey, Leseberg & Loewenthal 2003; Milwright 2006). Dans ces articles, les deux processus sont considérés, mais pas les liens potentiels les unissant. Nous nous retrouvons donc face à des études portant sur deux mécanismes pouvant être liés mais malheureusement étudiés de manière indépendante, ce qui entraîne vraisemblablement des manques et des biais dans la manière d'interpréter les résultats.

En effet, il existe peu d'articles se concentrant sur un lien potentiel. Il est néanmoins clair que les deux comportements ne représentent pas deux versions d'un même phénomène unique. Comme souligné par Dufty et Belthoff (2001), les deux comportements répondent à des conditions hormonales différentes (mise en évidence par Williams *et al.* 1987 au travers des hormones gonadiques notamment), et la différence entre les migrants et les dispersants au niveau endocrinien s'observent à différents niveaux (Silverin, Viebke & Westin 1989; Silverin 1997). Comme le souligne très justement Winkler (2005), ces deux processus ont des fonctions différentes, et subissent donc des pressions évolutives qui le sont également.

Néanmoins, l'existence d'une relation entre les deux phénomènes n'a jamais été infirmée, et des recherches récentes ainsi que les résultats de cette thèse tendraient à prouver qu'ils peuvent être liés (Winkler 2005; Chernetsov *et al.* 2006), même de manière corrélative (Paradis *et al.* 1998). Sans reparler de l'origine commune que ces deux mécanismes pourraient avoir (conférer l'introduction de cette thèse ; Levey & Stiles 1992; Winkler 2005), mon travail aura permis de prouver que la dispersion se fait en fonction de la migration chez la Cigogne blanche.

Ainsi, j'ai pu arriver à la conclusion que le lien pouvait être de 4 types différents (Figure VI.3).

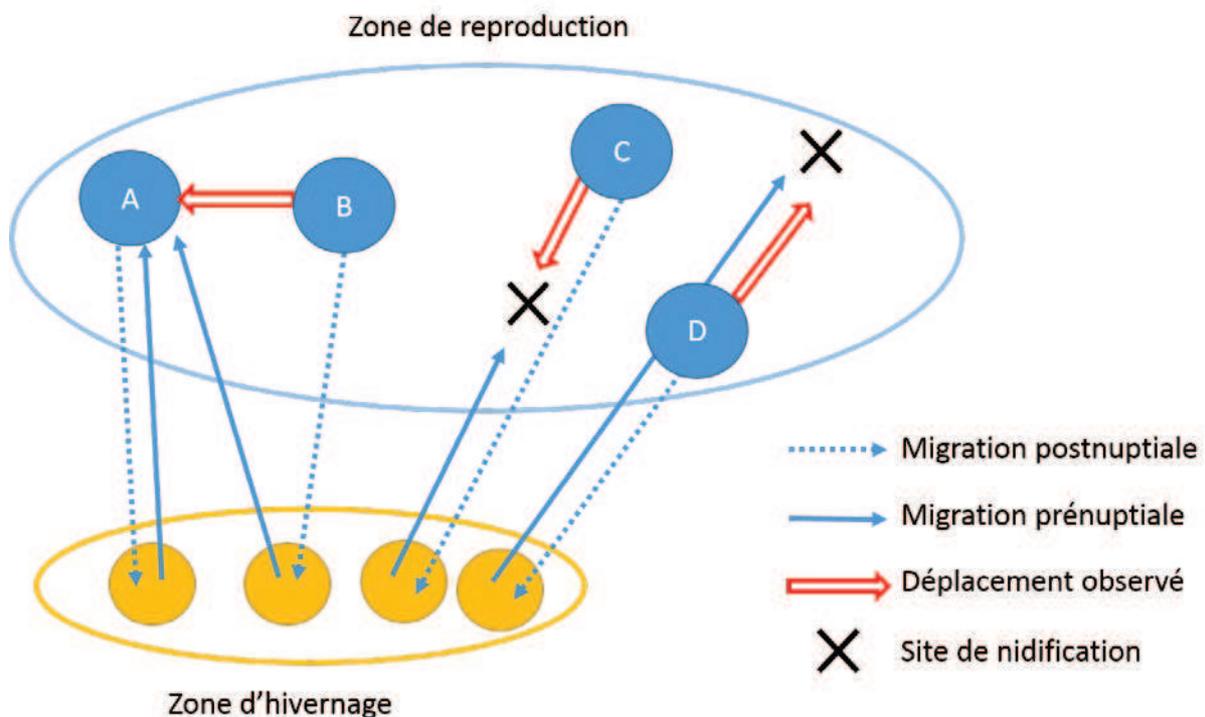


Figure VI.3. Représentation schématique des liens probables entre dispersion et migration. Ce schéma n'inclue pas les comportements nomades. En bleu apparaissent les sites de nidification/de naissance et en orange les sites d'hivernage des individus.

La première relation, celle du site A, traduit un évènement de migration typique, sans évènement de dispersion (Figure VI.3). Ce faisant, l'individu, après avoir passé la mauvaise saison dans la zone d'hivernage, revient à son site de reproduction précédent. Cela induit certes des avantages, notamment en terme de fitness pour certaines espèces (e.g. Vergara *et al.* 2006), mais comme nous l'avons vu pour le Cincle plongeur, ce lien n'est pas à généraliser.

Le cas du site B traduit une dispersion classique (Figure VI.3). L'individu passe la mauvaise saison sur son site d'hivernage, puis au retour, choisi de s'installer sur un nouveau site de reproduction. Le déplacement ainsi observé entre les deux sites de reproduction (ou entre le site de naissance et le site de reproduction) est considéré comme étant la dispersion, mouvement qui n'intègre pas la totalité des phases du mouvement (aller et retour) ayant conduit à sa réalisation. Ce type de dispersion permet donc la connectivité entre les sites de reproduction, de par les échanges d'individus que cela induit. On remarque néanmoins qu'ici le lien entre migration et dispersion, outre l'enchaînement temporel entre les deux, est faible.

Dans les cas C et D, les individus s'installent au retour de migration en suivant l'axe de cette dernière. Ils peuvent ainsi soit s'installer avant le site précédent (cas C), ou après ce dernier (cas D). Dans les deux cas, le déplacement observé et qui correspond à ce que nous nommons « dispersion » conserve donc l'orientation utilisée pour les mouvements migratoires entre les zones d'hivernage et de reproduction. Ce qui va distinguer le fait de s'installer avant ou après le site précédent va dépendre, comme je l'ai montré chez la Cigogne blanche (Chap. 3, III), de la densité des populations et des conditions environnementales, suggérant une influence des conditions locales (disponibilité en sites ou alimentaire par exemple).

Les liens importants unissant dispersion et migration ont été soulignés dans l'analyse de la métapopulation de Cigogne blanche (Chap. 3, III). En effet, dans cette dernière, les populations les plus fortement connectées sont alignées selon cet axe de migration de l'espèce. Cela a plusieurs conséquences : tout d'abord, cela induit que l'étude de métapopulation d'espèces migratrices devra nécessairement prendre en compte l'axe moyen de migration de l'espèce afin de correctement interpréter les connectivités observées. Dans un second temps, ce résultat indique également qu'une population n'étant pas alignée selon cet axe avec d'autres populations pourraient voir sa dynamique d'échanges diminuées, et à terme expliquer certains évènements d'extinction ou de structure sources-puits.

Néanmoins, des études supplémentaires, notamment sur d'autres modèles animaux, ainsi que sur des modèles présentant une migration partielle, pourrait permettre d'approfondir les connaissances actuelles et valider définitivement cette relation. En effet, dans le cas d'une espèce présentant une migration partielle, un certain nombre d'individus demeurent sédentaires durant la saison d'hivernage (Chapman *et al.* 2011a; b). N'effectuant ainsi pas de migration, il serait intéressant d'étudier si ces individus pratiquent ou non une dispersion,

quelles sont ces caractéristiques en terme de distance et probabilité et si elle suit ou non la direction de la migration de l'espèce.

II) Limites des études et implications

A) Utilisation des données baguages à des fins de recherches scientifiques

Les données utilisées dans cette thèse sont majoritairement des données issues du baguage et de relectures de ces bagues, que ce soit par un réseau national d'ornithologues qualifiés répandu sur tout le territoire Français dans le cas de la Cigogne blanche ou par un nombre réduit de bagueurs sur un territoire plus petit, comme dans le cas du Cincle plongeur.

Le baguage, bien qu'il constitue encore une méthode couramment utilisée pour mieux appréhender les différentes facettes de l'écologie des oiseaux (Preuss 2001), présente de nombreuses limitations que cette thèse a partiellement soulevées. Ces limites peuvent à mon sens être synthétisées en trois points principaux :

1) Le type de bagues utilisé peut influencer le comportement et certains traits d'histoire de vie des espèces concernées, biaisant potentiellement les conclusions qui en émanent. Ainsi, il a été mis en évidence chez le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) que les bagues alaires diminuaient significativement la survie et le succès reproducteur des individus, en réduisant l'efficacité des plongées et de la recherche alimentaire associée (Saraux *et al.* 2011). Il a également été prouvé que les bagues en métal, encore très largement utilisées pour le suivi des populations, pouvaient causer des inflammations et des blessures diverses au niveau des pattes des oiseaux, pouvant ainsi influencer leur survie (Griesser *et al.* 2012).

Sans aller jusqu'à des altérations directes de la santé des individus, les couleurs des bagues influencent également la sélection de partenaires (Burley, Krantzberg & Radman 1982; Hunt *et al.* 1997) ou la survie chez le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*) (Burley 1985) et la Mésange charbonnière (Tinbergen, Tinbergen & Ubels 2014), très probablement au travers d'effet de dominance (Cuthill *et al.* 1997). Il faut donc réellement considérer, en amont de toute mise en place de protocole scientifique, les conséquences probables du type de bagues sur la fitness des individus étudiés. De nos jours, l'utilisation de matière moins

délétères (plastique notamment) pour les animaux permet de limiter ce genre de biais (Griesser *et al.* 2012), augmentant au passage la robustesse des conclusions émises.

2) Le type de bagues utilisé influence considérablement la probabilité de relecture, ce qui peut influencer les résultats obtenus. J'ai, en marge des analyses capture-recapture concernant la Cigogne blanche (Chap. 5, I), déterminé que la probabilité de relecture des individus dépendait entre autre du type de bagues. En effet, la probabilité de relecture des individus équipés de bagues de types Darvic (en plastique) et de petites bagues métal était en moyenne de 22,4% contre 16,5% pour ceux équipés d'autres types de bagues, généralement de couleurs ou portant seulement une bague métal (résultats non détaillés dans cette thèse). Les bagues Darvic ont commencé à être utilisées au tout début des années 2000 en remplacement des autres bagues et sont de couleurs blanches avec des lettres noires de grandes tailles, rendant donc la lecture plus aisée. *A contrario*, avant 2000, les cigognes étaient équipées uniquement de bagues en métal (bagues Paris ou CRBO) et les chiffres inscrits étaient moins visibles.

Ce résultat a déjà été mis en évidence chez les oiseaux (Frederiksen & Bregnballe 2000; Lavers & Jones 2008; Tinbergen *et al.* 2014) et notamment chez la Cigogne blanche (Archaux *et al.* 2008), où les estimations des probabilités de relectures sont semblables aux nôtres (20,3% pour les bagues en plastiques contre 12,4% pour les bagues en métal). Les suivis à long terme réalisés sur des périodes durant lesquelles différents types bagues ont été utilisées devraient prendre en compte les probabilités de relecture de ces dernières.

L'approche par capture-recapture permet de prendre en compte cette variabilité, et donc limite grandement les biais vis-à-vis des autres estimateurs. Néanmoins, de par le protocole statistique utilisé, notre analyse de métapopulation (Chap. 4) ne prend pas en compte cette différence. Cependant, l'effet du type de bague est limité aux nombres de données disponibles, avec une plus grande probabilité d'avoir des données dans les années récentes, vu que les derniers individus possèdent une bague lue plus aisément. Il serait intéressant de considérer ce facteur, afin de confirmer ou d'infirmer l'évolution temporelle de la dynamique métapopulationnelle mis en évidence dans cette thèse.

Le codage utilisé semble également jouer un rôle car certains numéros et certaines lettres peuvent aisément se confondre entre elles, rendant les erreurs plus probables. En effet, il a été mis en évidence que la relecture était plus imparfaite pour les lettres D (32,5% d'erreurs de lecture à 200m avec des longues-vues possédant des objectifs de 60mm et des

zooms allant jusqu'à x60) et B (17,9% d'erreurs) (Mitchell & Trinder 2008). La couleur de la bague semble également jouer un rôle dans les mauvaises lectures, même si le blanc utilisé pour les bagues Darvic présente le taux le plus bas (Mitchell & Trinder 2008).

En tout état de cause, il faut toujours garder à l'esprit, lorsque l'on base des analyses sur des données de baguages récoltées sur le terrain, qu'une part de ces données sont en réalité des erreurs. Il peut s'agir d'erreurs de lectures, ou dans le cas de données récoltées à des échelles temporelles et spatiales importantes, d'erreurs lors de leurs compilations par différentes personnes. La centralisation de la gestion de ces données et la normalisation des protocoles de saisies apparaissent dès lors comme une nécessité au bon déroulement des suivis des populations d'oiseaux par baguages au niveau régional, national voire continental.

3) L'effort de baguage et de relecture joue un rôle important dans la qualité des données obtenues. En effet, la situation idéale pour l'obtention de données de baguages d'une espèce serait d'avoir un ensemble de personnes réparti de manière homogène et régulière sur la zone d'étude, avec un effort de relecture constant dans le temps et l'espace, afin d'obtenir un jeu de données le plus équilibré possible. Cette situation idyllique n'est bien entendu jamais atteinte dans les faits, et cela a pour conséquence des irrégularités dans les données obtenues.

Ces biais peuvent être évités, notamment dans les approches capture-recapture (Lebreton *et al.* 1992; Lebreton & Pradel 2002; Conn & Cooch 2009). Il suffit de coder des probabilités de relecture comme étant dépendantes du temps, de la situation géographique voire de l'identité des relecteurs de bagues, si l'on estime que ces facteurs peuvent influencer la probabilité de relecture globale des individus de l'espèce étudiée.

Néanmoins, ces biais peuvent empêcher certaines études d'être réalisées. En effet, une des études qui n'a pu être menée à terme lors de cette thèse porte sur la migration partielle de la Cigogne blanche, et son analyse au travers une approche capture-recapture basée sur le jeu de données de baguage national obtenu suite à notre collaboration avec le C.R.B.P.O. La migration partielle décrit les différences de stratégies lors de la saison d'hivernage entre les individus qui migrent et d'autres, sédentaires, qui restent durant la mauvaise saison sur leurs sites de reproduction (Chapman *et al.* 2011a). Les mécanismes conduisant à l'apparition de ce phénomène sont complexes (Chapman *et al.* 2011b; Lundberg 2013), et le parallèle avec la dispersion semblait intéressant à vérifier, notamment car les deux mécanismes sont des mouvements à plus ou moins grandes échelles et peuvent donc potentiellement être la

résultante de contraintes similaires. Comme avancé précédemment, le lien entre migration partielle et dispersion aurait été intéressant à étudier chez la Cigogne blanche notamment.

Cependant l'effort limité de relecture de bagues nous a bloqués dans la puissance de nos analyses. En effet, si la détermination d'une dispersion se fait au travers de relectures effectuées pendant la saison de reproduction uniquement, la migration partielle nécessite des relectures de bagues en hiver afin de vérifier la situation des individus, migrants ou sédentaires. Or, les mois de Novembre, Décembre et Janvier sont ceux possédant le moins de données associées (respectivement 1,47%, 2,08% et 2,23% du jeu de données total), contrairement au mois de Juin (40,82%). Cela a grandement limité le nombre d'individus considérés dans nos analyses de migration partielle, et a rendu au final l'analyse par capture-recapture impossible, de par les intervalles de confiances aberrants associés aux estimateurs de probabilités fournis par les modèles.

Il convient donc de souligner le fait que la qualité de la base de données de baguages dépend intrinsèquement du protocole d'obtention mise en place. Il existe en effet deux cas de figures distincts. Le premier cas est celui où le biologiste est seul responsable du baguage et de la collecte des données sur le terrain, avec un nombre maximum de personnes pouvant l'aider. Cela a pour conséquence de grandement restreindre l'aire d'étude et le nombre d'individus suivis, notamment pour des raisons financières et techniques évidentes, mais a pour avantage certain que l'intégralité du processus de baguage et de relecture est contrôlée et réalisée dans le but précis de répondre à une problématique émise en amont. Le deuxième cas de figure relève, comme pour cette thèse, de l'exploitation de données de baguages récoltées par des organismes dont le but premier est le suivi démographique des populations des espèces d'oiseaux sur un territoire donné, généralement régional et/ou national. Ces campagnes de baguages étant réalisées par un grand nombre de bénévoles sur une durée qui peut se révéler importante, ces données peuvent être utilisées pour répondre à des problématiques définies *a posteriori*. L'avantage est de pouvoir avoir accès à des jeux de données importants, impossible à obtenir dans d'autres circonstances. De par le travail considérable et continu fourni par les réseaux d'ornithologues amateurs, un nombre important d'espèce d'oiseaux ont été suivi en France et dans d'autres pays, permettant ainsi de mieux comprendre la biologie de ces espèces, et le cas échéant améliorer leurs conservations. Mon travail de thèse souligne néanmoins qu'il faut rester prudent lors du choix des problématiques à développer à partir de ce type de données. Comme les protocoles émis dans le cadre de ces

campagnes de baguages n'ont pas été définis pour répondre à toutes les problématiques, d'aucun prendra garde à vérifier, lors d'analyses préliminaires, des possibilités réelles du jeu de données initial. Pour ce faire, il faut en amont correctement percevoir le jeu de données, dans ses points forts et ses faiblesses, et vérifier la compatibilité de ce dernier avec les questions posées.

Le baguage d'oiseaux est une technique relativement ancienne et le suivi, même imparfait et couteux s'il est réalisé dans un cadre professionnel (Griesser *et al.* 2014), permet encore aujourd'hui de répondre à de nombreuses questions relatives à l'écologie des espèces. Néanmoins, les réseaux de bagueurs et le travail du C.R.B.P.O. du Muséum National d'Histoire Naturel de Paris permettent à l'heure actuelle d'obtenir des jeux de données conséquents sur certaines espèces en France, ce qui favorise la compréhension des processus écologiques, et notamment ceux relatifs aux mouvements des individus. Ainsi, grâce à l'évolution des outils en statistiques et de la généralisation des approches par modélisation, les données de baguages ont encore un rôle crucial à jouer dans les recherches actuelles et futures en ornithologie.

B) Approche statistique et travail de terrain : l'équilibre instable ?

Cette thèse est composée en partie d'études basant leurs raisonnements sur des outils statistiques afin de répondre aux différentes problématiques soulevées en amont. De fait, les résultats obtenus et leur interprétation sont dépendants de la pertinence et de la robustesse des tests statistiques utilisés.

Ces dernières années, l'utilisation des outils statistiques se démocratisant dans les recherches en écologie et biologie animale, sont apparus de nouveaux tests plus complexes ainsi que le développement de la modélisation. Cela a permis de répondre à des problématiques nouvelles et ceci de façon plus fine, favorisant de grandes avancées dans le domaine (Gimenez *et al.* 2014). De nombreux guides ont été publiés récemment afin de permettre aux chercheurs de mieux comprendre et d'utiliser correctement ces nouveaux outils (e.g. Nakagawa & Cuthill 2007; Bolker *et al.* 2009; Zuur, Ieno & Elphick 2010; Wilson *et al.* 2010; Symonds & Moussalli 2011; Nakagawa & Schielzeth 2013).

Cependant, même si les outils statistiques deviennent de plus en plus performants, des minima de tailles d'échantillons existent toujours, ce qui induit qu'un effort de terrain

important est toujours nécessaire à l'heure actuelle, notamment pour certaines problématiques (conservation, mouvements,...). Apparaît alors une balance délicate entre le minimum nécessaire en termes de données pour la réalisation des tests et la capacité réelle d'obtention de ces dernières, avec les contraintes que l'on connaît du travail de terrain.

Les statistiques peuvent partiellement contrer la non-exhaustivité des données (voire notamment les modèles capture-recapture évoqués précédemment) et en fonction des problématiques posées, peuvent même s'en passer, avec notamment la nouvelle vague des écologues statisticiens plus prompts à utiliser l'approche par modélisation pure afin d'étudier des problématiques diverses (e.g. McRae *et al.* 2008; Urban *et al.* 2009; Choquet & Cole 2012; Cotto, Kubisch & Ronce 2014). Néanmoins, certaines problématiques, notamment en écologie comportementale, écophysiologie et en éthologie, ne peuvent se passer complètement de la récolte de données sur l'individu. Ce faisant, nous sommes confrontés à tout un ensemble d'articles limités dans la taille de l'échantillon étudié, ce qui conduit à une diminution de la puissance statistique associée aux différents tests utilisés (Jennions & Møller 2003).

Deux points cruciaux émanent donc de ce constat :

- Les statistiques modernes peuvent aider à contrer l'imperfection des jeux de données, mais seulement dans une certaine mesure, et la limite des tailles d'échantillons demeurent un problème concret et parfois difficile à contrer.
- La « course à la complexification » des approches statistiques n'est pas bénéfique pour l'application des outils statistiques, qu'elle rend délicate de par le temps nécessaire entre la mise à disposition d'un outil et sa correcte compréhension et application par les chercheurs du domaine.

Dans ma thèse, les outils statistiques utilisés sont relativement récents, mais sont généralement connus par les pairs, qui peuvent en apprécier l'utilisation à sa juste valeur. Cependant, il est toujours bénéfique de se poser la question de savoir si les tests utilisés sont pertinents, mais également s'il n'existe pas de manière moins contraignante de répondre aux problématiques soulevées, et si l'on comprend réellement le fonctionnement des modèles. En effet, comme l'a très justement soulevé Hodges à propos des modèles utilisés en écologie: "*I am nonetheless convinced we do a disservice to our collaborators and ultimately ourselves by acting as if we understand them better than, in fact, we do*" (Hodges 2010).

L'étude de l'héritabilité de la dispersion chez le Cincle plongeur s'appuie sur une approche par *animal model* bivarié. Cette approche, malgré les résultats avancés, mériterait

d'être comparée à une approche plus simple (notamment par « Parents-Offspring Regression » (de Villemereuil *et al.* 2013)) afin de confirmer ou d'infirmer les conclusions émises. Les modèles utilisés se basant sur une approche bayésienne, encore obscure pour une part importante des chercheurs du domaine, l'étude peut apparaître confuse, et les résultats, difficiles à interpréter. L'utilisation de tests statistiques plus communs permettrait donc une meilleure compréhension des résultats obtenus, mais également de souligner l'apport d'une méthode statistique plus poussée, notamment en terme de puissance statistique ou de mise en évidence d'effet complexe, comme par exemple la pléiotropie dans notre étude sur le Cincle plongeur (Chap. 5, III).

III) Perspectives et recherches futures

A) Pléiotropie et prise en compte de la génétique

La dispersion a très longtemps été perçue comme étant un mécanisme permettant de répondre à des contraintes externes liées à l'environnement des individus (Clobert *et al.* 2001; Bowler & Benton 2005; Ronce 2007). Néanmoins, des recherches récentes ont permis, au sein des facteurs intrinsèques, de mettre en évidence le rôle de la génétique (Saino *et al.* 2015) en plus de ceux déjà décrits (cf. les effets de l'âge, de l'expérience, de la condition corporelle ou encore du sexe décrits dans l'introduction de cette thèse (Chap. 1)). En effet, contrairement à certaines prédictions (Ims & Hjermmann 2001), la littérature (passée en revue dans Doligez & Pärt 2008 et Charmantier *et al.* 2011) et les résultats de cette thèse sur le cincle plongeur font état d'une héritabilité de ce comportement mais aussi de la condition corporelle.

Un mécanisme intéressant pouvant expliquer ce phénomène, nommé « pléiotropie », décrit un gène codant pour au moins deux phénotypes distincts, et n'a été que très récemment étudié dans le cadre de l'écologie des mouvements. Néanmoins, il semble qu'il ne puisse exister de gène « dispersion » chez les oiseaux, car ce comportement est comme nous l'avons vu la résultante d'un ensemble complexe de causes proximales et ultimes, rendant la potentialité de l'existence d'un tel gène quasi-nul. Il est probable que son origine génétique se traduise en réalité par un ensemble de gènes codant des phénotypes associés à la dispersion et héritables, et aussi divers que la personnalité (Jang *et al.* 1996; Réale *et al.* 2010; Bize, Diaz & Lindstrom 2012) ou la condition corporelle (Gosler & Harper 2000; Saastamoinen 2008). En ce sens, certains auteurs se sont récemment penchés sur cette question et ont essayé de

discriminer la part d'héritabilité de la dispersion qui pouvait être associée à d'autres traits (Duckworth & Badyaev 2007; Saastamoinen 2008; Duckworth & Kruuk 2009; Korsten *et al.* 2013). Cet aspect serait intéressant à approfondir dans les années à venir, notamment les différentes composantes du comportement et leurs interactions entre elles, ainsi que leurs héritabilités et corrélations génétiques respectives. En effet, il a été montré chez les oiseaux que de nombreux traits de personnalité sont liés entre eux, notamment le comportement exploratoire, la prise de risque et l'agressivité (Groothuis & Carere 2005; Réale *et al.* 2007).

Les résultats décrits dans cette thèse et dans la littérature tendent à prouver qu'il faut continuer les recherches dans ce sens. En effet, j'ai évoqué tout au long de mon travail de thèse que de nombreux facteurs divers et variés, extrinsèques ou intrinsèques aux individus, pouvaient influencer le comportement dispersif en fonction de nombreuses conditions dans lesquelles les individus pouvaient se situer. Or, il apparaît que nombre de ces facteurs intrinsèques sont héréditaires, et l'impact de cette hérédité sur la dispersion n'a quasiment jamais été étudié.

B) Evolution de la dispersion et changements climatiques

La température moyenne sur Terre a augmenté d'environ 0,6°C au cours du dernier siècle, avec deux périodes d'augmentation marquée entre 1910 et 1945, et depuis 1976 à nos jours. Cette dernière période voit une vitesse d'augmentation de la température jamais enregistrée au cours du dernier millénaire (Walther *et al.* 2002). Néanmoins, même si l'on parle de « réchauffement climatique », il serait plus judicieux de parler de « changements climatiques », car même si dans la globalité la Terre se réchauffe, il faut néanmoins noter que certaines parties du globe voient les températures à certaines périodes de l'année diminuer. Ces changements conduisent à des modifications importantes en terme notamment de phénologie (dates de pontes des œufs, dates de départ et d'arrivée de migration, période de reproduction,...) (Stenseth *et al.* 2002; Stenseth & Mysterud 2002; Charmantier & Gienapp 2014) et de distribution spatiale des espèces (abondance des individus, taille et distribution des communautés,...) (Parmesan & Yohe 2003; Pearson & Dawson 2003; Perry *et al.* 2005). De nombreux articles et revues mettent en avant les réponses écologiques des espèces aux changements climatiques ces dernières années (Walther *et al.* 2002; Parmesan & Yohe 2003; Root *et al.* 2003; Massot, Clobert & Ferrière 2008; Hargreaves & Eckert 2014).

Concernant le lien entre dispersion et changements climatiques, cette thèse a mis en évidence chez la Cigogne blanche que les conditions climatiques influençaient la dispersion mais pas de la même façon suivant l'âge des individus et la densité. Dans notre cas de figure, il semblerait que les conditions climatiques, au travers de l'impact sur la disponibilité alimentaire notamment, agit comme un levier sur les différentes pressions que subissent les individus (notamment de l'environnement social), ce qui au final peut conduire ou non à un évènement de dispersion. Il n'existe donc, comme pour une très grande majorité des effets mis en avant dans mon travail de recherche, pas de règle générale simple sur le rôle joué par les conditions climatiques sur la biologie de l'espèce. Une chose apparaît donc évidente, la prise en compte du climat dans un schéma plus complexe d'interactions avec d'autres facteurs pouvant influencer la dispersion afin d'essayer d'en extraire des lignes directrices explicatives.

Cette thèse présente également des résultats obtenus à partir d'un indice global du climat, l'indice NAO. Cet indice présente énormément d'avantages, et traduit à une échelle large les modifications environnementales qui peuvent apparaître dans les territoires occupés et visités par la Cigogne blanche lors de son cycle biologique (Hurrell *et al.* 2001). Cet indice a déjà été utilisé par le passé et son utilisation comme traduisant les effets du climat chez les espèces animales, validée (e.g. Hüppop & Hüppop 2003; Stenseth *et al.* 2003). Lorsque l'on analyse des jeux de données récoltés sur de très grand laps de temps et sur une très large zone, ce genre d'indice est à privilégier car il permet de transcrire les effets à larges échelles. Néanmoins, afin de prendre en compte le climat à différentes échelles, il serait bénéfique dans les recherches futures de considérer également des indices locaux, afin de transcrire ce que peuvent directement percevoir les individus (voir Nevoux, Barbraud & Barbraud 2008).

Les températures augmentant avec le temps, et le comportement de dispersion semblant diminuer lorsque les températures sont hautes et les conditions climatiques clémentes chez la cigogne blanche (Chap. 3, II), il serait intéressant de se pencher sur l'évolution théorique de la dispersion dans le temps, et ces conséquences. Massot et coll. (2008) se sont penchés sur cette question et ont avancé l'hypothèse d'une inhibition de la dispersion consécutive à l'augmentation moyenne des températures sur Terre. Chez l'oiseau, cette inhibition pourrait avoir de très nombreuses conséquences. Tout d'abord, la connectivité globale des métapopulations pourrait s'en voir diminuée (Fahrig & Paloheimo 1988b), et ainsi conduire à des phénomènes d'extinctions voir de spéciations (Hansson 1991). Une

augmentation de la consanguinité, de par la limitation de l'éloignement des apparentés, pourrait également conduire à divers effets néfastes (voir Chap. 1) (Pusey 1987; Pusey & Wolf 1996; Perrin & Goudet 2001). Une diminution théorique de la dispersion augmenterait donc grandement la compétition entre individus (Nager *et al.* 1996; Negro *et al.* 1997; Paradis *et al.* 1998; Leturque & Rousset 2002), notamment apparentés (Gandon 1999; Rousset & Gandon 2002; Bach *et al.* 2006), même si l'augmentation des températures pourraient hypothétiquement augmenter la disponibilité en ressources et contrebalancer cet effet.

Au final, l'inhibition de la dispersion liée à l'évolution globale du climat à l'échelle planétaire conduirait théoriquement à une somme importante de conséquences néfastes pour les individus, les populations, voire les espèces. L'étude des réponses comportementales à ces modifications, ainsi que l'évolution biologique qui pourrait apparaître en réponse à ces dernières, sont des sujets d'études sur lesquels les chercheurs devraient se concentrer dans les années à venir, dans une optique de compréhension des mécanismes écologiques fondamentaux, mais également dans une optique de conservation des espèces.

IV) *Explicit*

Etudier la dispersion, et par extension les mouvements des animaux, représente un défi. Malgré tous les modèles et tous les suivis possibles que l'Homme pourra effectuer afin d'essayer de comprendre ces comportements, il ne pourra jamais complètement se mettre à la place de l'animal qui les effectue. Là se situe peut-être l'ultime limite de l'Homme, uniquement capable d'appliquer un raisonnement ou une vision du monde sur ce qu'il observe afin de mieux le comprendre. Lorsque vole l'oiseau, l'Homme réfléchit, mais ne saura probablement jamais tout.

Au final, essayer de comprendre le monde qui nous entoure, en tant que scientifiques, c'est aussi faire le constat des limites de notre propre savoir et de notre capacité à percevoir les choses dans leur globalité. En tant que primates, nous serons à jamais restreints par nos propres capacités biologiques, ce qui nous empêchera de tout comprendre, et de tout contrôler. Demeurera alors, au-delà de toutes théories ou lois permettant à l'Homme de saisir l'Univers qui est le sien, une part inaccessible de savoir. Cette part, qui nous est par essence interdite, représente paradoxalement une des plus grosses frustrations de l'Homme et un des plus beaux mystères qui nous est offert.

Chercher de nouvelles connaissances, c'est également reconnaître que nous ne saurons jamais tout.

Bibliographie

A

- Akesson, M., Bensch, S., Hasselquist, D., Tarka, M. & Hansson, B. (2008) Estimating heritabilities and genetic correlations: comparing the “animal model” with parent-offspring regression using data from a natural population. *PloS one*, **3**, e1739.
- Albrechtsen, B. & Nachman, G. (2001) Female-biased density-dependent dispersal of a tephritid fly in a fragmented habitat and its implications for population regulation. *Oikos*, **94**, 263–272.
- Alerstam, T. (1990) Ecological causes and consequences of bird orientation. *Experientia*, **46**, 405–415.
- Altermatt, F., Hottinger, J. & Ebert, D. (2007) Parasites promote host gene flow in a metapopulation. *Evolutionary Ecology*, **21**, 561–575.
- Altmann, J., Schoeller, D., Altmann, S. a, Muruthi, P. & Sapolsky, R.M. (1993) Body Size and Fatness of Free-Living Baboons Reflect Food Availability and Activity Levels. *American journal of primatology*, **30**, 148–161.
- Altwegg, R., Ringsby, T.H. & Sather, B.E. (2000) Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 762–770.
- Amo, L., Visser, M.E. & Oers, K. Van. (2011) Smelling Out Predators is Innate in Birds. *Ardea*, **99**, 177–184.
- Andreassen, H.P. & Ims, R.A. (2001) Dispersal in patchy vole populations: role of patch configuration, density dependence, and demography. *Ecology*, **82**, 2911–2926.
- Anholt, B.R. (1990) Size-biased dispersal prior to breeding in a damselfly. *Oecologia*, **83**, 385–387.
- Anthony, T., Gill, D. & Small, D. (2013) Post-Fledging Dispersal of Grasshopper Sparrows (*Ammodramus savannarum*) On A Restored Grassland In Maryland. *The Wilson Journal of Ornithology*, **125**, 307–313.
- Archaux, F., Henry, P.Y. & Balança, G. (2008) High turnover and moderate fidelity of White Storks *Ciconia ciconia* at a European wintering site. *Ibis*, **150**, 421–424.
- Armitage, K.B. & Schwartz, O. a. (2000) Social enhancement of fitness in yellow-bellied marmots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 12149–12152.
- Ato García, M.A., Vallejo Seco, G. & Palmer Pol, A. (2013) The two-way mixed model: a long and winding controversy. *Psicothema*, **25**, 130–136.

B

- Bach, L.A., Thomsen, R., Pertoldi, C. & Loeschcke, V. (2006) Kin competition and the evolution of dispersal in an individual-based model. *Ecological Modelling*, **192**, 658–666.
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M. & Turlure, C. (2013) Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **88**, 310–26.
- Baguette, M., Stevens, V.M. & Clobert, J. (2014) The pros and cons of applying the movement ecology paradigm for studying animal dispersal. *Movement Ecology*, **2**, 13.
- Baillie, S.R., Robinson, R. a., Clark, J. a. & Redfern, C.P.F. (2009) From individuals to flyways: The future of marking birds for conservation. *Ringing & Migration*, **24**, 155–161.
- Baines, C.B., McCauley, S.J. & Rowe, L. (2015) Dispersal depends on body condition and predation risk in the semi-aquatic insect, *Notonecta undulata*. *Ecology and Evolution*, **5**, 2307–2316.
- Bairlein, F. (1991) Population studies of White storks (*Ciconia ciconia*) in Europe. *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management* (eds C.M. Perrins, J.-D. Lebreton & G.J.M. Hirons), pp. 207–229. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Balkiz, O., Béchet, A., Rouan, L., Choquet, R., Germain, C., Amat, J. a, Rendón-Martos, M., Baccetti, N., Nissardi, S., Ozesmi, U. & Pradel, R. (2010) Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. *The Journal of animal ecology*, **79**, 1045–56.
- 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., 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.
- Bastian, M., Heymann, S. & Jacomy, M. (2009) Gephi: An open source software for exploring and manipulating networks. *International AAAI Conference on Weblogs and Social*, 361–362.
- Beecher, M.D. (1988) Kin recognition in birds. *Behavior Genetics*, **18**, 465–482.
- Beier, P. & Noss, R.F. (1998) Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*, **12**, 1241–1252.
- Belant, J.L. & Dolbeer, R. a. (1993) Migration and Dispersal of Laughing Gulls in the United-States. *Journal of Field Ornithology*, **64**, 557–565.
- Belichon, S., Clobert, J. & Massot, M. (1996) Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecologica*, **16**, 503–517.
- Bell, A.M. & Sih, A. (2007) Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, **10**, 828–834.

- Belthoff, J. & Ritchison, G. (1989) Natal dispersal of eastern screech-owls. *Condor*, **91**, 254–265.
- Bengtsson, B.O. (1978) Avoiding inbreeding: at what cost? *Journal of theoretical biology*, **73**, 439–444.
- Benhamou, S. (2007) How many animals really do the Levy Walk? *Ecology*, **88**, 1962–1969.
- Bennett, P. & Harvey, P. (1988) How fecundity balances mortality in birds. *Nature*, **333**, 216.
- Bernis, F. (1959) La migracion de la cigüeñas españolas y de las otras cigüeñas “occidentales.” *Ardeola*, **5**, 9–80.
- 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.
- Bilton, D.T., Freeland, J.R. & Okamura, B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 159–181.
- Bize, P., Diaz, C. & Lindstrom, J. (2012) Experimental evidence that adult antipredator behaviour is heritable and not influenced by behavioural copying in a wild bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 1380–1388.
- Blackmore, C.J., Peakall, R. & Heinsohn, R. (2011) The absence of sex-biased dispersal in the cooperatively breeding grey-crowned babbler. *The Journal of animal ecology*, **80**, 69–78.
- Blakesley, J., Anderson, D. & Noon, B. (2006) Breeding dispersal in the California spotted owl. *The Condor*, **108**, 71–81.
- Blanckenhorn, W.U. & Hosken, D.J. (2003) Heritability of three condition surrogates in the yellow dung fly. *Behavioral Ecology*, **14**, 612–618.
- Blouin, S.F. & Blouin, M. (1988) Inbreeding avoidance behaviors. *Trends in ecology & evolution*, **3**, 230–233.
- Den Boer, P.J. (1970) On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, **4**, 1–28.
- Bohonak, a J. (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *Genetics*, **74**, 1 – 44.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.-S.S. (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, **24**, 127–35.
- 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.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C. & Travis, J.M.J.

- (2012) Costs of dispersal. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **87**, 290–312.
- Bonte, D. & De La Peña, E. (2009) Evolution of body condition-dependent dispersal in metapopulations. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1242–1251.
- Bonte, D., Lens, L., Maelfait, J.-P., Hoffmann, M. & Kuijken, E. (2003) Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia*, **135**, 227–233.
- Boots, M. & Sasaki, a. (1999) “Small worlds” and the evolution of virulence: infection occurs locally and at a distance. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **266**, 1933–1938.
- Botham, M.S., Kerfoot, C.J., Louca, V. & Krause, J. (2005) Predator choice in the field; grouping guppies, *Poecilia reticulata*, receive more attacks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 181–184.
- Boulinier, T. & Danchin, E. (1997) The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology*, **11**, 505–517.
- Boulinier, T., McCoy, K.D. & Sorci, G. (2001) Dispersal and parasitism. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 169–179. Oxford, UK.
- Boulinier, T., McCoy, K.D., Yoccoz, N.G., Gasparini, J. & Tveraa, T. (2008) Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: kittiwakes cue on neighbours. *Biology letters*, **4**, 538–540.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **80**, 205–25.
- Bradley, B., Doran-Sheehy, D. & Lukas, D. (2004) Dispersed male networks in western gorillas. *Current Biology*, **14**, 510–513.
- Bret, C., Sueur, C., Ngoubangoye, B., Verrier, D., Deneubourg, J.-L. & Petit, O. (2013) Social structure of a semi-free ranging group of mandrills (*Mandrillus sphinx*): a social network analysis. *PloS one*, **8**, e83015.
- Brown, C.R. & Brown, M.B. (1992) Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff swallows. *Ecology*, **73**, 1718–1723.
- Brown, G.E. & Brown, J. a. (1993) Social dynamics in salmonid fishes: do kin make better neighbours? *Animal Behaviour*, **45**, 863–871.
- Brown, C.R., Brown, M.B. & Brazeal, K.R. (2008) Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour*, **76**, 1201–1210.
- Brown, M. & Oschadleus, H.D. (2009) The ongoing role of bird ringing in science – a review. *Proceedings of the 12th Pan-African Ornithological Congress, 2008*, 6–8.
- Bulmer, M. (2012) Commentary: Francis Galton and the twin method. *International Journal of Epidemiology*, **41**, 911–913.

- Bunn, A., Urban, D. & Keitt, T. (2000) Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, **59**, 265–278.
- Burley, N. (1985) Leg-band Color and Mortality Patterns in Captive Breeding of Zebra Finches. *The Auk*, **102**, 647–651.
- Burley, N., Krantzberg, G. & Radman, P. (1982) Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour*, **30**, 444–455.
- Burnham, K. & Anderson, D. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach*, Springer. New York.
- Byers, J.E. (2000) Effects of body size and resource availability on dispersal in a native and a non-native estuarine snail. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **248**, 133–150.

C

- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, **87**, 1217–1227.
- Calladine, J., Robertson, D. & Wernham, C. (2006) The ranging behaviour of some granivorous passerines on farmland in winter determined by mark-recapture ringing and by radiotelemetry. *Ibis*, **148**, 169–173.
- Cam, E., Monnat, J.Y. & Royle, J.A. (2004) Dispersal and individual quality in a long lived species. *Oikos*, **106**, 386–398.
- Campbell Grant, E.H., Nichols, J.D., Lowe, W.H. & Fagan, W.F. (2010) Use of multiple dispersal pathways facilitates amphibian persistence in stream networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 6936–6940.
- Campos, F., Gutierrez-corchero, F., Hernandez, M.A., Rivas, J. & Lopez-fidalgo, J. (2005) Biometric Differences Among the Dipper *Cinclus cinclus* Populations of Spain. *Acta Ornithologica*, **40**, 87–93.
- Carranza, M.L., D'Alessandro, E., Saura, S. & Loy, A. (2011) Connectivity providers for semi-aquatic vertebrates: the case of the endangered otter in Italy. *Landscape Ecology*, **27**, 281–290.
- Castillo-Guerrero, J. & Mellink, E. (2007) Long-distance natal dispersal in blue-footed boobies. *Waterbirds*, **30**, 268–270.
- Catchpole, E. a., Fan, Y., Morgan, B.J.T., Coulson, T.N. & Clutton-Brock, T.H. (2004) Sexual dimorphism, survival and dispersal in red deer. *J. Agricult. Biol. Environ. Stat.*, **9**, 1–26.
- Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. & Hansson, L.-A. (2011a) Partial migration: an introduction. *Oikos*, **120**, 1761–1763.
- Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. & Hansson, L.-A. (2011b) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, **120**, 1764–1775.

- Charmantier, a, Buoro, M., Gimenez, O. & Weimerskirch, H. (2011) Heritability of short-scale natal dispersal in a large-scale foraging bird, the wandering albatross. *Journal of evolutionary biology*, **24**, 1487–96.
- Charmantier, A. & Gienapp, P. (2014) Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary applications*, **7**, 15–28.
- Chernetsov, N., Berthold, P. & Querner, U. (2004) Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*): inherited information and social interactions. *Journal of Experimental Biology*, **207**, 937–943.
- Chernetsov, N., Chromik, W., Dolata, P., Profus, P. & Tryjanowski, P. (2006) Sex-related natal dispersal of White Storks (*Ciconia ciconia*) in Poland: how far and where to? *The auk*, **123**, 1103–1110.
- Chevallier, D., Handrich, Y., Georges, J.-Y., Baillon, F., Brossault, P., Aurouet, a, Le Maho, Y. & Massemin, S. (2010) Influence of weather conditions on the flight of migrating black storks. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 2755–64.
- Chittaro, P.M. & Hogan, J.D. (2013) Patterns of connectivity among populations of a coral reef fish. *Coral Reefs*, **32**, 341–354.
- Choquet, R. & Cole, D.J. (2012) A hybrid symbolic-numerical method for determining model structure. *Mathematical biosciences*, **236**, 117–25.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M. & Pradel, R. (2009a) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture - □“Recapture data. *Ecography*, **32**, 1071–1074.
- Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009b) Program E-SURGE : A Software Application for Fitting Multievent Models (eds DL Thomson, EG Cooch, and MJ Conroy). *Modeling*, 845–865.
- Choudhury, S. (1995) Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, **50**, 413–429.
- St. Clair, C.C., Bélisle, M., Desrochers, A. & Hannon, S. (1998) Winter responses of forest birds to habitat corridors and gaps. *Ecology and Society*, **2**, 1–15.
- Clark, C.W. & Mangel, M. (1986) The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology*, **30**, 45–75.
- Clark, K.L. & Robertson, R.J. (1979) Spatial and temporal multi-species nesting aggregations in birds as anti-parasite and anti-predator defenses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **5**, 359–371.
- Clarke, A.L., Saether, B.-E. & Røskaft, E. (1997) Sex Biases in Avian Dispersal: A Reappraisal. *Oikos*, **79**, 429–438.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal*, Oxford Uni. Oxford, UK.

- Clobert, J., Le Galliard, J.-F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology letters*, **12**, 197–209.
- Clutton-Brock, T. (2002) Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science (New York, N.Y.)*, **296**, 69–72.
- Clutton-Brock, T.H. & Lukas, D. (2012) The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology*, **21**, 472–492.
- Coffman, C.J., Nichols, J.D. & Pollock, K.H. (2001) Population dynamics of *Microtus pennsylvanicus* in corridor-linked patches. *Oikos*, **93**, 3–21.
- Cole, B. (1995) Fractal time in animal behaviour: the movement activity of *Drosophila*. *Animal Behaviour*, **50**, 1317–1324.
- Conn, P.B. & Cooch, E.G. (2009) Multistate capture-recapture analysis under imperfect state observation: an application to disease models. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 486–492.
- Conradt, L., Roper, T.J. & Thomas, C.D. (2001) Dispersal behaviour of individuals in metapopulations of two British butterflies. *Oikos*, **95**, 416–424.
- Costello, C.M., Creel, S.R., Kalinowski, S.T., Vu, N. V. & Quigley, H.B. (2008) Sex-biased natal dispersal and inbreeding avoidance in American black bears as revealed by spatial genetic analyses. *Molecular Ecology*, **17**, 4713–4723.
- Cote, J. & Clobert, J. (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 383–390.
- Cote, J., Fogarty, S., Tymen, B., Sih, A. & Brodin, T. (2013) Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 20132349.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A. (2010) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 1571–1579.
- Cotto, O., Kubisch, A. & Ronce, O. (2014) Optimal Life-History Strategy Differs between Philopatric and Dispersing Individuals in a Metapopulation. *The American Naturalist*, **183**, 384–393.
- Coulon, A., Fitzpatrick, J.W., Bowman, R., Stith, B.M., Makarewich, C. a., Stenzler, L.M. & Lovette, I.J. (2008) Congruent population structure inferred from dispersal behaviour and intensive genetic surveys of the threatened Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Molecular Ecology*, **17**, 1685–1701.
- Coulton, D.W., Clark, R.G., Howerter, D.W., Anderson, M.G. & Wassenaar, L.I. (2011) Costs and benefits of natal dispersal in yearling mallards *Anas platyrhynchos*. *Journal of Avian Biology*, **42**, 123–133.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T. & Grenfell, B. (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 405–410.

- Covas, R., Dalecky, A., Caizergues, A. & Doutrelant, C. (2006) Kin associations and direct vs indirect fitness benefits in colonial cooperatively breeding sociable weavers *Philetairus socius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 323–331.
- Creel, S.R. & Waser, P.M. (1994) Inclusive fitness and reproductive strategies in dwarf mongooses. *Behavioral Ecology*, **5**, 339–348.
- Crnokrak, P. & Roff, D. a. (1999) Inbreeding depression in the wild. *Heredity*, **83** (Pt 3), 260–270.
- Crone, E.E., Doak, D. & Pokki, J. (2001) Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. *Ecology*, **82**, 831–843.
- Cronin, J.T., Haynes, K.J. & Dillemoth, F. (2004) Spider effects on planthopper mortality, dispersal, and spatial population dynamics. *Ecology*, **85**, 2134–2143.
- Cuthill, I.C., Hunt, S., Cleary, C. & Clark, C. (1997) Colour bands, dominance, and body mass regulation in male zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **264**, 1093–1099.
- Ćwiertnia, P., Kwieciński, Z., Kwiecińska, H., Wysocki, A., Tryjanowski, P. & Ollson, O. (2006) Sexing of white storks *Ciconia ciconia* based on biometric measurements. *White stork study in Poland: biology, ecology and conservation* (eds P. Tryjanowski, T.H. Sparks & L. Jerzak), pp. 123–129. Poznan.

D

- Dale, S., Lunde, A. & Steifetten, Ø. (2005) Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting. *Behavioral Ecology*, **16**, 20–24.
- Damschen, E.I., Brudvig, L. a, Haddad, N.M., Levey, D.J., Orrock, J.L. & Tewksbury, J.J. (2008) The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19078–19083.
- Danchin, E. & Cam, E. (2002) Can non-breeding be a cost of breeding dispersal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**, 153–163.
- Danchin, E. & Wagner, R.H. (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 342–347.
- Daniels, S.J. & Walters, J.R. (2000) Inbreeding Depression and Its Effects on Natal Dispersal in Red-Cockaded Woodpeckers. *The Condor*, **102**, 482–491.
- Davies, N.M., Norris, R.H. & Thoms, M.C. (2000) Prediction and assessment of local stream habitat features using large-scale catchment characteristics. *Freshwater Biology*, **45**, 343–369.
- Dawideit, B. a, Phillimore, A.B., Laube, I., Leisler, B. & Böhning-Gaese, K. (2009) Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *The Journal of animal ecology*, **78**, 388–95.

- Decout, S., Manel, S., Miaud, C. & Luque, S. (2012) Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. *Landscape Ecology*, **27**, 267–279.
- Delattre, T., Baguette, M., Burel, F., Stevens, V.M., Quénol, H. & Vernon, P. (2013) Interactive effects of landscape and weather on dispersal. *Oikos*, **122**, 1576–1585.
- Devillard, S. & Bray, Y. (2009) Assessing the effect on survival of natal dispersal using multistate capture-recapture models. *Ecology*, **90**, 2902–12.
- Dewsbury, D.A. (1988) Kin discrimination and reproductive behavior in muroid rodents. *Behavior Genetics*, **18**, 525–536.
- Dhondt, A. a. (1979) Summer dispersal and survival of juvenile Great Tits in southern Sweden. *Oecologia*, **42**, 139–157.
- Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **270**, 741–7.
- Doak, P. (2000) Population Consequences of Restricted Dispersal for an Insect Herbivore in a Subdivided Habitat. *Ecology*, **81**, 1828–1841.
- Dobson, F.S., Chesser, R.K., Hoogland, J.L., Sugg, D.W. & Foltz, D.W. (1997) Do black-tailed prairie dogs minimize inbreeding? *Evolution*, **51**, 970–978.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E. & Boulinier, T. (2003) When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, **66**, 973–988.
- Doligez, B., Gustafsson, L. & Pärt, T. (2009) “Heritability” of dispersal propensity in a patchy population. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **276**, 2829–36.
- Doligez, B. & Pärt, T. (2008) Estimating fitness consequences of dispersal: a road to “know-where”? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers’ fitness. *The Journal of animal ecology*, **77**, 1199–211.
- Doligez, B., Pärt, T., Danchin, E., Clobert, J. & Gustafsson, L. (2004) Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, **41**, 75–87.
- Doncaster, C.P., Clobert, J., Doligez, B., Gustafsson, L. & Danchin, E. (1997) Balanced Dispersal Between Spatially Varying Local Populations: An Alternative To The Source-Sink Model. *The American Naturalist*, **150**, 425–445.
- Dubey, S., Brown, G.P., Madsen, T. & Shine, R. (2008) Male-biased dispersal in a tropical Australian snake (*Stegonotus cucullatus*, Colubridae). *Molecular Ecology*, **17**, 3506–3514.
- Duckworth, R. a & Badyaev, A. V. (2007) Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 15017–15022.

- Duckworth, R.A. & Kruuk, L.E.B. (2009) Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird. *Evolution*, **63**, 968–977.
- Dufty, A.M. & Belthoff, J. (2001) Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 217–229. Oxford, UK.
- Dullinger, S., Dirnböck, T. & Grabherr, G. (2004) Modelling climate change-driven treeline shifts: Relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology*, **92**, 241–252.
- Duputié, A. & Massol, F. (2013) An empiricist 's guide to theoretical predictions on the evolution of dispersal. *Interface Focus*, **3**, 20130028.

E

- Ebert, D., Hottinger, J.W. & Pajunen, V.I. (2001) Temporal and spatial dynamics of parasite richness in a *Daphnia* metapopulation. *Ecology*, **82**, 3417–3434.
- Egevang, C., Stenhouse, I.J., Phillips, R. a, Petersen, A., Fox, J.W. & Silk, J.R.D. (2010) Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 2078–2081.
- Elgar, M. a. (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **64**, 13–33.
- Engen, S., Lande, R., Seæther, B.E. & Bregnballe, T. (2005) Estimating the pattern of synchrony in fluctuating populations. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 601–611.
- Engler, J.O., Sacher, T., Elle, O., Coppack, T. & Bairlein, F. (2014) No evidence of sex-biased dispersal in an island population of Common Blackbirds *Turdus merula* (ed I Hartley). *Ibis*, **156**, 885–891.
- Etienne, P. & Carruette, P. (2002) *La Cigogne Blanche*, Delachaux&. Paris, France.

F

- Fagan, W.F., Lewis, M. a., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., Ladage, L., Schlägel, U.E., Tang, W.W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J. & Mueller, T. (2013) Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, **16**, 1316–1329.
- Fahrig, L. & Merriam, G. (1994) Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, **8**, 50–59.
- Fahrig, L. & Paloheimo, J. (1988a) Determinants of local population size in patchy habitats. *Theoretical Population Biology*, **34**, 194–213.
- Fahrig, L. & Paloheimo, J. (1988b) Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology*, **69**, 194–213.

- Fairbarn, D.J. & Roff, D.A. (1990) Genetic Correlations among Traits Determining Migratory Tendency in the Sand Cricket, *Gryllus firmus*. *Evolution*, **44**, 1787–1795.
- Falconer, D.S. (1965) The inheritance of liability to certain diseases, estimated from the incidence among relatives. *Annals of Human Genetics*, **29**, 51–76.
- Fasola, M., Hafner, H., Kayser, Y., Bennetts, R.E. & Cezilly, F. (2002) Individual dispersal among colonies of Little Egrets *Egretta garzetta*. *Ibis*, **144**, 192–199.
- Fernandez, G.C. & Miller, J.C. (1985) Estimation of heritability by parent-offspring regression. *Theoretical and applied genetics*, **70**, 650–4.
- Fiedler, W. (2009) New technologies for monitoring bird migration and behaviour. *Ringling & Migration*, **24**, 175–179.
- Field, J., Cronin, A. & Bridge, C. (2006) Future fitness and helping in social queues. *Nature*, **441**, 214–217.
- Fitt, B.D.L., Creighton, N.F., Lacey, M.E. & McCartney, H. a. (1986) Effects of rainfall intensity and duration on dispersal of *Rhynchosporium secalis* conidia from infected barley leaves. *Transactions of the British Mycological Society*, **86**, 611–618.
- Foerster, K., Delhey, K., Johnsen, A., Lifjeld, J.T. & Kempenaers, B. (2003) Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, **425**, 714–717.
- Fonseca, D.M. & Hart, D.D. (1996) Density-Dependent Dispersal of Black Fly Neonates Is Mediated by Flow. *Oikos*, **75**, 49–58.
- Fontanillas, P., Petit, E. & Perrin, N. (2004) Estimating sex-specific dispersal rates with autosomal markers in hierarchically structured populations. *Evolution*, **58**, 886–894.
- Frank, S. a. (1986) Dispersal polymorphisms in subdivided populations. *Journal of theoretical biology*, **122**, 303–309.
- Frederiksen, M. & Bregnballe, T. (2000) Evidence for density-dependent survival in adult cormorant from a combined analysis of recaptures and resightings. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 737–752.
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E. & Hurley, M.D. (1986) A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, **10**, 199–214.
- Fujiwara, M. & Caswell, H. (2002) A general approach to temporary emigration in mark-recapture analysis. *Ecology*, **83**, 3266–3275.

G

- Galton, F. (1876) The History of Twins, as a Criterion of the Relative Powers of Nature and Nurture. *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, **5**, 391–406.
- Galton, F. (1889) *Natural Inheritance*, Macmillan . London.

- Gandon, S. (1999) Kin competition, the cost of inbreeding and the evolution of dispersal. *Journal of theoretical biology*, **200**, 345–64.
- Gandon, S., Capowiez, Y., Dubois, Y., Michalakis, Y. & Olivieri, I. (1996) Local Adaptation and Gene-For-Gene Coevolution in a Metapopulation Model. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**, 1003–1009.
- Gandon, S. & Roussett, F. (1999) Evolution of stepping-stone dispersal rates. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **266**, 2507–2513.
- Garamszegi, L.Z., Eens, M., Erritzøe, J. & Møller, A.P. (2005) Sexually size dimorphic brains and song complexity in passerine birds. *Behavioral Ecology*, **16**, 335–345.
- Gardner, J.L., Peters, A., Kearney, M.R., Joseph, L. & Heinsohn, R. (2011) Declining body size: A third universal response to warming? *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 285–291.
- Gauffre, B., Petit, E., Brodier, S., Bretagnolle, V. & Cosson, J.F. (2009) Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 3487–3494.
- Geffen, E., Waidyaratne, S., Dalén, L., Angerbjörn, A., Vila, C., Hersteinsson, P., Fuglei, E., White, P. a., Goltsman, M., Kapel, C.M.O. & Wayne, R.K. (2007) Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox. *Molecular Ecology*, **16**, 4241–4255.
- Genovart, M., Sanz-Aguilar, A., Fernández-Chacón, A., Igual, J.M., Pradel, R., Forero, M.G. & Oro, D. (2013) Contrasting effects of climatic variability on the demography of a trans-equatorial migratory seabird. *The Journal of animal ecology*, **82**, 121–30.
- Gilbert-Norton, L., Wilson, R., Stevens, J.R. & Beard, K.H. (2010) A Meta-Analytic Review of Corridor Effectiveness. *Conservation Biology*, **24**, 660–668.
- Gimenez, O., Buckland, S.T., Morgan, B.J.T., Bez, N., Etienne, M., Bertrand, S., Me, B., Monestiez, P., Fewster, R., Thuiller, W., Trenkel, V., Valpine, P. De & Rexstad, E. (2014) Statistical ecology comes of age. *Biology letters*, **10**, 20140698.
- Glor, R.E., Losos, J.B. & Larson, A. (2005) Out of Cuba: Overwater dispersal and speciation among lizards in the *Anolis carolinensis* subgroup. *Molecular Ecology*, **14**, 2419–2432.
- Glynn W., P. (2004) El Nino-Southern Oscillation 1982-1983: Nearshore Population, Community, and Ecosystem Responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 309–345.
- Gosler, A.G. & Harper, D.G.C. (2000) Assessing the heritability of body condition in birds: a challenge exemplified by the Great Tit *Parus major* L.(Aves). *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 103–117.
- Green, D. (2001) The influence of age on reproductive performance in the Brown Thornbill. *Journal of Avian Biology*, **32**, 6–14.
- Green, D.M. (2003) The ecology of extinction: Population fluctuation and decline in amphibians. *Biological Conservation*, **111**, 331–343.

- Green, D.J., Whitehorne, I.B.J., Middleton, H. a. & Morrissey, C. a. (2015) Do American Dippers Obtain a Survival Benefit from Altitudinal Migration? *Plos One*, **10**, e0125734.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour*, **28**, 1140–1162.
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual review of ecology and systematics*, **13**, 1–21.
- Griesser, M., Halvarsson, P., Sahlman, T. & Ekman, J. (2014) What are the strengths and limitations of direct and indirect assessment of dispersal? Insights from a long-term field study in a group-living bird species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **68**, 485–497.
- Griesser, M., Schneider, N. a., Collis, M.A., Overs, A., Guppy, M., Guppy, S., Takeuchi, N., Collins, P., Peters, A. & Hall, M.L. (2012) Causes of Ring-Related Leg Injuries in Birds - Evidence and Recommendations from Four Field Studies. *PLoS ONE*, **7**.
- Groothuis, T.G.G. & Carere, C. (2005) Avian personalities: Characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **29**, 137–150.
- 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 of the Cambridge Philosophical Society*, **83**, 357–99.
- Gundersen, G. & Andreassen, H. (1998) Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*. *Animal behaviour*, **56**, 1355–1366.
- Gwinner, E. & Wiltschko, W. (1978) Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol.*, **125**, 267–273.

H

- Haas, C. a. (1998) Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: An experimental approach. *Auk*, **115**, 929–936.
- Haddad, N.M. (1999) Corridor Use Predicted from Behaviors at Habitat Boundaries. *The American Naturalist*, **153**, 215–227.
- Haddad, N.M., Bowne, D.R., Cunningham, A., Danielson, B.J., Levey, D.J., Sargent, S. & Spira, T. (2003) Corridor use by diverse taxa. *Ecology*, **84**, 609–615.
- Hadfield, J.D. (2010) MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: The MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software*, **33**, 1–22.
- Hägele, B.F. & Rowell-Rahier, M. (2000) Choice, performance and heritability of performance of specialist and generalist insect herbivores towards cacalol and seneciphylline, two allelochemicals of *Adenostyles alpina* (Asteraceae). *Journal of Evolutionary Biology*, **13**, 131–142.
- Hakkarainen, H., Ilmonen, P., Koivunen, V. & Korpimäki, E. (2001) Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia*, **126**, 355–359.

- Hamilton, W.D. (1964) The genetical Evolution of Social Behaviour. *Journal of theoretical biology*, **7**, 17–52.
- Hamilton, W.D. & May, R.M. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature*, **269**, 578–581.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41–49.
- Hanski, I. & Gilpin, M. (1991) Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 3–16.
- Hanski, I., Peltonen, A. & Kaski, L. (1991) Natal Dispersal and Social Dominance in the Common Shrew *Sorex araneus*. *Oikos*, **1**, 48–58.
- Hansson, L. (1991) Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 89–103.
- Hardouin, L.A., Legagneux, P., Hingrat, Y. & Robert, A. (2015) Sex-specific dispersal responses to inbreeding and kinship. *Animal Behaviour*, **105**, 1–10.
- Hargreaves, A.L. & Eckert, C.G. (2014) Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients: Implications for shifting ranges. *Functional Ecology*, **28**, 5–21.
- Harris, S., Ramnarine, I.W., Smith, H.G. & Pettersson, L.B. (2010) Picking personalities apart: Estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, **119**, 1711–1718.
- Harrison, R.G. (1980) Dispersal Polymorphisms in Insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 95–118.
- Hastings, A. (1992) Age Dependent Dispersal Density Is Not a Simple Process : Density Dependence, Stability and Chaos. *Theoretical Population Biology*, **388400**, 388–400.
- Heg, D., Bachar, Z., Brouwer, L. & Taborsky, M. (2004) Predation risk is an ecological constraint for helper dispersal in a cooperatively breeding cichlid. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **271**, 2367–2374.
- Heino, M. & Hanski, I. (2001) Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. *The American naturalist*, **157**, 495–511.
- Helbig, A., Berthold, P. & Wiltschko, W. (1994) Migratory orientation of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*): population-specific shifts of direction during autumn. *Ecology*, **82**, 307–315.
- Hestbeck, J., Nichols, J. & Malecki, R. (1991) Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada geese. *Ecology*, **72**, 523–533.
- Hijmans, R.J. & Graham, C.H. (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, **12**, 2272–2281.
- Hines, J. (1986) Survival and reproduction of dispersing blue grouse. *Condor*, **88**, 43–49.
- Hobson, K. a. (2005) Using stable isotopes to trace long-distance dispersal in birds and other taxa. *Diversity and Distributions*, **11**, 157–164.

- Hockey, P. a. R., Leseberg, A. & Loewenthal, D. (2003) Dispersal and migration of juvenile African Black Oystercatchers *Haematopus moquini*. *Ibis*, **145**, E114–E123.
- Hodges, J.S. (2010) Are exercises like this a good use of anybody's time? *Ecology*, **91**, 3496–3500.
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. & Spiegel, O. (2008) Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19060–19065.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. (1982) Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 201–228.
- Humphries, N.E., Queiroz, N., Dyer, J.R.M., Pade, N.G., Musyl, M.K., Schaefer, K.M., Fuller, D.W., Brunnschweiler, J.M., Doyle, T.K., Houghton, J.D.R., Hays, G.C., Jones, C.S., Noble, L.R., Wearmouth, V.J., Southall, E.J. & Sims, D.W. (2010) Environmental context explains Lévy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature*, **465**, 1066–1069.
- Hunt, S., Cuthill, I., Swaddle, J. & Bennett, A. (1997) Ultraviolet vision and band-colour preferences in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal behaviour*, **54**, 1383–92.
- Hüppop, O. & Hüppop, K. (2003) North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **270**, 233–40.
- Hurrell, J.W. (1995) Decadal trends in the north atlantic oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science*, **269**, 676–679.
- Hurrell, J., Kushnir, Y. & Visbeck, M. (2001) The north Atlantic oscillation. *Science*, **291**, 603–604.

I

- Ims, R.A. & Hjermann, D.O. (2001) Condition-dependent dispersal. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 203–216. Oxford, UK.
- Isbell, L. a. & Van Vuren, D. (1996) Differential Costs of Locational and Social Dispersal and Their Consequences for Female Group-Living Primates. *Behaviour*, **133**, 1–36.
- Itonaga, N., Köppen, U., Plath, M. & Wallschläger, D. (2010) Breeding dispersal directions in the white stork (*Ciconia ciconia*) are affected by spring migration routes. *Journal of Ethology*, **28**, 393–397.
- Itonaga, N., Köppen, U., Plath, M. & Wallschläger, D. (2011) Declines in breeding site fidelity in an increasing population of White Storks *Ciconia ciconia*. *Ibis*, **153**, 636–639.

J

- Jacobsen, D., Schultz, R. & Encalada, A. (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages : the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, **38**, 247–261.
- Jacquot, J.J. & Vessey, S.H. (1995) Influence of the natal environment on dispersal of white-footed mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **37**, 407–412.
- Jang, K.L., Livesley, W.J. & Vernon, P. a. (1996) Heritability of the big five personality dimensions and their facets: a twin study. *Journal of personality*, **64**, 577–591.
- Jansen, A.G., Mous, S.E., White, T., Posthuma, D. & Polderman, T.J.C. (2015) What Twin Studies Tell Us About the Heritability of Brain Development, Morphology, and Function: A Review. *Neuropsychology Review*, 27–46.
- Jennions, M.D. & Møller, a P. (2003) A survey of the statistical power of research in behavioral ecology and animal behavior. *Behavioral Ecology*, **14**, 438–445.
- Jiguet, F., Doxa, a. & Robert, a. (2008) The origin of out-of-range pelicans in Europe: Wild bird dispersal or zoo escapes? *Ibis*, **150**, 606–618.
- Johnson, C.N. (1986) Sex-biased philopatry and dispersal in mammals. *Oecologia*, **69**, 626–627.
- Johnson, M.L. & Gaines, M.S. (1990) Evolution of Dispersal: Theoretical Models and Empirical Tests Using Birds and Mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 449–480.
- Johnson, P.T.J., Hartson, R.B., Larson, D.J. & Sutherland, D.R. (2008) Diversity and disease: Community structure drives parasite transmission and host fitness. *Ecology Letters*, **11**, 1017–1026.
- 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, K. a & Godin, J.-G.J. (2010) Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 625–632.
- Jonsen, I.D., Mills-Flemming, J. & Myers, R. (2005) Robust State – Space Modeling of Animal Movement Data. *Ecology*, **86**, 2874–2880.

K

- Kac, M. (1947) Random Walk and the Theory of Brownian Motion. *The American Mathematical Monthly*, **54**, 369–391.

- 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**, 297–302.
- Kawecki, T.J. & Holt, R.D. (2002) Evolutionary Consequences of Asymmetric Dispersal Rates. *The American Naturalist*, **160**, 333–347.
- Keppie, D. & Towers, J. (1992) A test on social behavior as a cause of dispersal of spruce grouse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **30**, 343–346.
- Kim, S., Torres, R. & Drummond, H. (2009) Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology*, **90**, 230–239.
- Kindvall, O. & Petersson, A. (2000) Consequences of modelling interpatch migration as a function of patch geometry when predicting metapopulation extinction risk. *Ecological Modelling*, **129**, 101–109.
- Knell, R.J. (2009) Population density and the evolution of male aggression. *Journal of Zoology*, **278**, 83–90.
- Koenig, W.D., Van Vuren, D. & Hooge, P.N. (1996) Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 514–517.
- Komdeur, J. (1994) The Effect of Kinship on Helping in the Cooperative Breeding Seychelles Warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **256**, 47–52.
- Korsten, P., van Overveld, T., Adriaensen, F. & Matthysen, E. (2013) Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. *Nature communications*, **4**, 2362.
- Kruuk, L.E.B. (2004) Estimating genetic parameters in natural populations using the “animal model”. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **359**, 873–90.
- Kruuk, L.E.B., Sheldon, B.C. & Merilä, J. (2002) Severe inbreeding depression in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*). *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **269**, 1581–1589.
- Kuussaari, M., Nieminen, M. & Hanski, I. (1996) An experimental study of migration in the Glanville Fritillary butterfly, *Melitaea cinxia*. *Journal of Applied Ecology*, **65**, 791–801.

L

- Lambin, X. (1994) Natal Philopatry, Competition for Resources, and Inbreeding Avoidance in Townsend’s Voles (*Microtus Townsendii*). *Ecology*, **75**, 224–235.
- Lambin, X., Aars, J. & Piertney, S.B. (2001) Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 110–122. Oxford, UK.

- Langen, T.A. (2008) The mating system of the White-throated Magpie-jay *Calocitta formosa* and Greenwood's hypothesis for sex-biased dispersal. *Ibis*, **138**, 506–513.
- Lavers, J.L. & Jones, I.L. (2008) Assessing the type and frequency of band resighting errors for Razorbill *Alca torda* with implications for other wildlife studies. *Marine Ornithology*, **36**, 19–23.
- Lawrence, W.S. (1987) Dispersal: an alternative mating tactic conditional on sex ratio and body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **21**, 367–373.
- Lebreton, J., Burnham, K., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67–118.
- Lebreton, J.D. & Pradel, R. (2002) Multistate recapture models : Modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, **23**, 353–369.
- Lees, A.C. & Peres, C. a. (2008) Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation Biology*, **22**, 439–449.
- Lefkovich, L.P. & Fahrig, L. (1985) Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecological Modelling*, **30**, 297–308.
- Legrand, D., Trochet, A., Moulherat, S., Calvez, O., Stevens, V.M., Ducatez, S., Clobert, J. & Baguette, M. (2015) Ranking the ecological causes of dispersal in a butterfly. *Ecography*, **38**, 1–10.
- Lehmann, T. (1993) Ectoparasites: direct impact on host fitness. *Parasitology today (Personal ed.)*, **9**, 8–13.
- Lemel, J., Belichon, S., Clobert, J. & Hochberg, M. (1997) The evolution of dispersal in a two-patch system: some consequences of differences between migrants and residents. *Evolutionary Ecology*, **11**, 613–629.
- Léna, J.P., Clobert, J., Fraipont, M. De, Lecomte, J., Guyot, G. & de Fraipont, M. (1998) The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. *Behavioral Ecology*, **9**, 500–507.
- Lesley, B., Michael, B. & Pater, C. (1999) Animal Dispersal in Fragmented Habitat : Measuring Habitat Connectivity , Corridor Use , and Dispersal Mortality. *Ecology and Society*, **3**, 1–22.
- Leturque, H. & Rousset, F. (2002) Dispersal, Kin Competition, and the Ideal Free Distribution in a Spatially Heterogeneous Population. *Theoretical Population Biology*, **62**, 169–180.
- Levey, D.J. & Stiles, F.G. (1992) Evolutionary Precursors of Long-Distance Migration: Resource Availability and Movement Patterns in Neotropical Landbirds. *The American naturalist*, **140**, 447–476.
- Li, J. & Margolies, D.C. (1993) Effects of mite age, mite density, and host quality on aerial dispersal behavior in the twospotted spider mite. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **68**, 79–86.

- Liberg, O. & Von Schantz, T. (1985) Sex-biased Philopatry and Dispersal in Birds and Mammals: The Oedipus Hypothesis. *The American naturalist*, **126**, 129–135.
- Liebgold, E.B., Gerlach, N.M. & Ketterson, E.D. (2013) Similarity in temporal variation in sex-biased dispersal over short and long distances in the dark-eyed junco, *Junco hyemalis*. *Molecular Ecology*, **22**, 5548–5560.
- Liebhold, A.M., Johnson, D.M. & Bjørnstad, O.N. (2006) Geographic variation in density-dependent dynamics impacts the synchronizing effect of dispersal and regional stochasticity. *Population Ecology*, **48**, 131–138.
- Loison, A. & Sæther, B. (2002) Disentangling the sources of variation in the survival of the European dipper. *Journal of Applied Statistics*, **29**, 289–304.
- Lookingbill, T. & Urban, D. (2003) Spatial estimation of air temperature differences for landscape-scale studies in montane environments. *Agricultural and Forest Meteorology*, **114**, 141–151.
- Lotan, a., Fine, M. & Benhillel, R. (1994) Synchronization of the life cycle and dispersal pattern of the tropical invader *Scyphomedusa rhopilema nomadica* is temperature dependent. *Marine Ecology Progress Series*, **109**, 59–66.
- De Lucas, M., Janss, G.F.E. & Ferrer, M. (2004) The effects of a wind farm on birds in a migration point: The Strait of Gibraltar. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 395–407.
- Lundberg, P. (2013) On the evolutionary stability of partial migration. *Journal of theoretical biology*, **321**, 36–39.

M

- Mantel, N. (1967) The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research*, **27**, 209–220.
- Marks, J.S. & Redmond, R.L. (1987) Parent-offspring conflict and natal dispersal in birds and mammals: comments on the Oedipus hypothesis. *The American naturalist*, **129**, 158–164.
- Marsh, D. & Trenham, P. (2001) Metapopulation Dynamics and Amphibian Conservation Dynamics Metapopulation and Amphibian Conservation. *Conservation Biology*, **15**, 40–49.
- Martín, L. & Bucher, E. (1993) Natal dispersal and first breeding age in monk parakeets. *The Auk*, **110**, 930–933.
- Massemin, 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.
- Massot, M., Clobert, J. & Ferrière, R. (2008) Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*, **14**, 461–469.

- Matthysen, E. (2005) Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, **28**, 403–416.
- Matthysen, E., Adriaensen, F., Dhondt, A. a & Dhondt, A. a. (1995) Dispersal Distances of Nuthatches , *Sitta europaea* , in a Highly Fragmented Forest Habitat. *Oikos*, **72**, 375–381.
- McCauley, S.J. (2006) The effects of dispersal and recruitment limitation on community structure of odonates in artificial ponds. *Ecography*, **29**, 585–595.
- McGuire, B., Getz, L.L., Hofmann, J.E., Pizzuto, T. & Frase, B. (1993) Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season, and natal social environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **32**, 293–302.
- Mcintire, E.J.B., Schultz, C.B. & Crone, E.E. (2007) Designing a network for butterfly habitat restoration: Where individuals, populations and landscapes interact. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 725–736.
- Mcpeek, M. a. (1989) Differential dispersal tendencies among *Enallagma* damselflies (Odonata) inhabiting different habitats. *Oikos*, **56**, 187–195.
- Mcpeek, M. a & Holt, R.D. (1992) The Evolution of Dispersal in Spatially and Temporally Varying Environments. *The American naturalist*, **140**, 1010–1027.
- McRae, B., Dickson, B., Keitt, T. & Shah, V. (2008) Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, **89**, 2712–2724.
- Meade, J. & Hatchwell, B.J. (2010) No direct fitness benefits of helping in a cooperative breeder despite higher survival of helpers. *Behavioral Ecology*, **21**, 1186–1194.
- Meng, R.X., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2012) Limited Predator-Induced Dispersal in Whiteflies. *PLoS ONE*, **7**, 3–8.
- Merilä, J., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. (2001) Natural selection on the genetical component of variance in body condition in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 918–929.
- Metcalf, N.B. & Furness, R.W. (1986) Aggression in shorebirds in relation to flock density and composition. *Ibis*, **129**, 553–563.
- Meylan, S., Belliure, J., Clobert, J. & de Fraipont, M. (2002) Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and behavior*, **42**, 319–326.
- Milwright, R.D.P. (2006) Post-breeding dispersal, breeding site fidelity and migration/wintering areas of migratory populations of Song Thrush *Turdus philomelos* in the Western Palearctic. *Ringling & Migration*, **23**, 21–32.
- Minor, E.S. & Urban, D.L. (2008) A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, **22**, 297–307.
- Mitchell, C. & Trinder, M. (2008) On reading colour rings. *Ringling & Migration*, **24**, 11–14.

- Moilanen, A. & Hanski, I. (1998) Metapopulation Dynamics: Effects of Habitat Quality and Landscape Structure. *Ecology*, **79**, 2503–2515.
- Møller, A.P. (1987) Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, **35**, 819–832.
- Møller, a. P., Flensted-Jensen, E. & Mardal, W. (2006) Dispersal and climate change: a case study of the Arctic tern *Sterna paradisaea*. *Global Change Biology*, **12**, 2005–2013.
- Molteno, a. J. & Bennett, N.C. (1902) Rainfall, dispersal and reproductive inhibition in eusocial Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*). *Journal Of Zoology*, **256**, 445–448.
- Mondor, E.B. & Roitberg, B.D. (2004) Inclusive fitness benefits of scent-marking predators. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **271 Suppl**, S341–S343.
- Morton, M. (1997) Natal and breeding dispersal in the mountain white-crowned sparrow *Zonotrichia leucophrys oriantha*. *ARDEA*, **85**, 145–154.
- Moss, R. & Watson, A. (1982) Heritability of egg size, hatch weight, body weight, and viability in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *The Auk*, **99**, 683–686.
- Mouquet, N. & Loreau, M. (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American naturalist*, **162**, 544–557.
- Mouritsen, H. & Mouritsen, O. (2000) A Mathematical Expectation Model for Bird Navigation based on the Clock-and-Compass Strategy. *Journal of theoretical biology*, **207**, 283–291.
- Mumme, R.L. (1992) Do helpers increase reproductive success - an experimental-analysis in the Florida scrub jay. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 319–328.
- Muster, C., Maddison, W.P., Uhlmann, S., Berendonk, T.U. & Vogler, A.P. (2009) Arctic-alpine distributions--metapopulations on a continental scale? *The American naturalist*, **173**, 313–26.

N

- Nager, R.G., Johnson, A.R., Boy, V., Rendon-Martos, M., Calderon, J. & Cézilly, F. (1996) Temporal and spatial variation in dispersal in the greater flamingo (*Phoenicopterus ruber roseus*). *Oecologia*, **107**, 204–211.
- Nakagawa, S. & Cuthill, I.C. (2007) Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **82**, 591–605.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.
- Nathan, R. & Getz, W. (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19052–19059.

- Nathan, R. & Muller-Landau, H. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278.
- Negro, J., Hiraldo, F. & Donazar, J.A. (1997) Causes of natal dispersal in the lesser kestrel : inbreeding or resource avoidance competition ? *Journal of Animal Ecology*, **66**, 640–648.
- Nelder, J.A. (1994) The statistics of linear models: back to basics. *Statistics and Computing*, **4**, 221–234.
- Nevoux, M., Arlt, D., Nicoll, M., Jones, C. & Norris, K. (2013) The short- and long-term fitness consequences of natal dispersal in a wild bird population. *Ecology letters*, **16**, 438–45.
- Nevoux, M., Barbraud, J.-C. & Barbraud, C. (2008a) Breeding experience and demographic response to environmental variability in the white stork. *The Condor*, **110**, 55–62.
- Nevoux, M., Barbraud, J.-C. & Barbraud, C. (2008b) Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *The Journal of animal ecology*, **77**, 1143–52.
- Newman, M.E.J. (2004) Analysis of weighted networks. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, **70**.
- Newton, I. (2001) Causes and consequences of breeding dispersal in the sparrowhawk *Accipiter nisus*. *Ardea*, **89**, 143–154.
- Nilsson, J.-Å. & Smith, H.G. (1985) Early fledgling mortality and the timing of juvenile dispersal in the marsh tit *Parus palustris*. *Ornis Scandinavica*, **16**, 293–298.
- Noordwijk, A.J. Van, Balen, J.H. Van & Scharloo, W. (2009) Heritability of body size in a natural population of the Great Tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. *Genetical Research*, **51**, 149.

O

- O’Riain, M.J., Jarvis, J.U. & Faulkes, C.G. (1996) A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature*, **380**, 619–621.
- Øigarden, T., Borge, T. & Lifjeld, J.T. (2010) Extrapair paternity and genetic diversity: The white-throated dipper *Cinclus cinclus*. *Journal of Avian Biology*, **41**, 248–257.
- Olds, A.D., Connolly, R.M., Pitt, K. a. & Maxwell, P.S. (2012) Habitat connectivity improves reserve performance. *Conservation Letters*, **5**, 56–63.
- Ormerod, S.J., Boilstone, M.A. & Tyler, S.J. (1985) Factors influencing the abundance of breeding Dippers *Cinclus cinclus* in the catchment of the River Wye, mid-Wales. *Ibis*, **127**, 332–340.
- Ormerod, S.J., Tyler, S.J. & Lewis, J.M.S. (1986) Biometrics, growth and sex ratios amongst Welsh dippers *Cinclus cinclus*. *Ringing & Migration*, **7**, 61–70.
- Oro, D. & Furness, R.W. (2014) Influences of Food Availability and Predation on Survival of Kittiwakes. *Ecology*, **83**, 2516–2528.

Ortego, J., García-Navas, V., Ferrer, E.S. & Sanz, J.J. (2011) Genetic structure reflects natal dispersal movements at different spatial scales in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, **82**, 131–137.

Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P. & Stenseth, N. (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, **128**, 1–14.

P

Palumbi, S.R. (1994) Genetic Divergence, Reproductive Isolation, and Marine Speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 547–572.

Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. & Gregory, R.D. (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 518–536.

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37.

Parn, H., Ringsby, T.H., Jensen, H. & Saether, B.-E. (2012) Spatial heterogeneity in the effects of climate and density-dependence on dispersal in a house sparrow metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 144–152.

Pasinelli, G. & Walters, J. (2002) Social and environmental factors affect natal dispersal and philopatry of male red-cockaded woodpeckers. *Ecology*, **83**, 2229–2239.

Pasquaretta, C., Levé, M., Claidière, N., van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A.J.J., Pelé, M., Bergstrom, M.L., Borgeaud, C., Brosnan, S.F., Crofoot, M.C., Fedigan, L.M., Fichtel, C., Hopper, L.M., Mareno, M.C., Petit, O., Schnoell, A.V., di Sorrentino, E.P., Thierry, B., Tiddi, B. & Sueur, C. (2014) Social networks in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Scientific Reports*, **4**, 7600.

Patterson, T.A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O. & Matthiopoulos, J. (2008) State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 87–94.

Payne, R.B. (1990) Natal dispersal, area effects, and effective population size. *Journal of Field Ornithology*, **61**, 396–403.

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**, 361–371.

Pérez-Tris, J. & Bensch, S. (2005) Dispersal increases local transmission of avian malarial parasites. *Ecology Letters*, **8**, 838–845.

Perrin, N. & Goudet, J. (2001) Inbreeding, kinship and the evolution of natal dispersal. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 123–142. Oxford, UK.

Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science (New York, N.Y.)*, **308**, 1912–1915.

- Peterson, D. a, Hilborn, R. & Hauser, L. (2014) Local adaptation limits lifetime reproductive success of dispersers in a wild salmon metapopulation. *Nature communications*, **5**, 3696.
- Pfeifer, M.T., Koepke, P. & Reuder, J. (2006) Effects of altitude and aerosol on UV radiation. *Journal of Geophysical Research*, **111**, D01203.
- Philander, S.G.H. (1983) El Niño Southern Oscillation phenomena. *Nature*, **302**, 295–301.
- Pither, J. & Taylor, P. (1998) An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos*, **83**, 166–174.
- Plumb, G.E., White, P.J., Coughenour, M.B. & Wallen, R.L. (2009) Carrying capacity, migration, and dispersal in Yellowstone bison. *Biological Conservation*, **142**, 2377–2387.
- Postma, E. & Charmantier, A. (2007) What “animal models” can and cannot tell ornithologists about the genetics of wild populations. *Journal of Ornithology*, **148**, 633–642.
- Poulsen, P., Ohm Kyvik, K., Vaag, a. & Beck-Nielsen, H. (1999) Heritability of type II (non-insulin-dependent) diabetes mellitus and abnormal glucose tolerance - A population-based twin study. *Diabetologia*, **42**, 139–145.
- Powell, L. a & Frasch, L.L. (2000) Can nest predation and predator type explain variation in dispersal of adult birds during the breeding season? *Behavioral Ecology*, **11**, 437–443.
- Pradel, R. (2005a) Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442–7.
- Pradel, R. (2005b) Multievent: an extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442–7.
- Preuss, N.O. (2001) Hans Christian Cornelius Mortensen : aspects of his life and of the history of bird ringing. *Ardea*, **89**, 1–6.
- Price, F. & Bock, C. (1973) Polygyny in the dipper. *Condor*, **75**, 457–486.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E.L. & Phillips, P.C. (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, **20**, 345–53.
- Pulliam, H.R. (1988) Sources Sinks and Population Regulation. *American Naturalist*, **132**, 652–661.
- Pusey, A.E. (1987) Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in ecology & evolution*, **2**, 295–9.
- Pusey, A. & Wolf, M. (1996) Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 201–206.
- Pyle, P., Sydeman, W.J. & Hester, M. (2001) Effects of age, breeding experience, mate fidelity and site fidelity on breeding performance in a declining population of Cassin’s auklets. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 1088–1097.

Q

- Quinn, J.L., Cole, E.F., Bates, J., Payne, R.W. & Cresswell, W. (2012) Personality predicts individual responsiveness to the risks of starvation and predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 1919–1926.
- Quinn, J.L., Cole, E.F., Patrick, S.C. & Sheldon, B.C. (2011) Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 918–928.
- Quinn, J. & Cresswell, W. (2005) Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour*, **142**, 1377–1402.

R

- Ralls, K., Ballou, J.D. & Templeton, A. (1988) Estimates of Lethal Equivalents and the Cost of Inbreeding in Mammals. *Conservation Biology*, **2**, 185–193.
- Réale, D., Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N. & Wright, J. (2010) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **365**, 3937–3946.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, **82**, 291–318.
- Reddingius, J. & den Boer, P.J. (1970) Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk. *Oecologia*, **5**, 240–284.
- Reed, J.M. (1999) Review: The role of behavior in recent avian extinctions and endangerments. *Conservation Biology*, **13**, 232–241.
- Reynolds, A. (2008) How many animals really do the Levy Walk? Comment. *Ecology*, **89**, 2347–2351.
- Ribble, D.O. (1992) Dispersal in a monogamous rodent, *Peromyscus californicus*. *Ecology*, **73**, 859–866.
- Richardson, D.S., Burke, T. & Komdeur, J. (2003) Sex-specific associative learning cues and inclusive fitness benefits in the Seychelles warbler. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 854–861.
- Robertson, C.J.R. & Kinsky, F.C. (1972) The dispersal movements of the royal albatross (*Diomedea epomophora*). *Notornis*, **19**, 289–301.
- Roche, E. a., Gratto-Trevor, C.L., Goossen, J.P. & White, C.L. (2012) Flooding affects dispersal decisions in piping plovers (*Charadrius melodus*) in prairie Canada. *The Auk*, **129**, 296–306.

- Rockwell, R.F., Cooch, E.G., Thompson, C.B. & Cooke, F. (1993) Age and reproductive success in female lesser snow geese: experience, senescence and the cost of philopatry. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 323–333.
- Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. (2001) The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 191–202. Oxford, UK.
- Roland, J., Keyghobadi, N. & Fownes, S. (2000) Alpine *Parnassius* butterfly dispersal: effects of landscape and population size. *Ecology*, **81**, 1642–1653.
- Ronce, O. (2007) How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 231–253.
- Ronce, O., Olivieri, I., Clobert, J. & Danchin, E. (2001) Perspectives on the study of dispersal evolution. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 341–357. Oxford, UK.
- Ronce, O., Perret, F. & Olivieri, I. (2000) Landscape dynamics and evolution of colonizer syndromes: Interactions between reproductive effort and dispersal in a metapopulation. *Evolutionary Ecology*, **14**, 233–260.
- Ronning, B., Moe, B. & Bech, C. (2005) Long-term repeatability makes basal metabolic rate a likely heritable trait in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Experimental Biology*, **208**, 4663–4669.
- Root, T., Price, J., Hall, K. & Schneider, S. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.
- Ropelewski, C.F. & Halpert, M.S. (1987) Global and Regional Scale Precipitation Patterns Associated with the El Niño/Southern Oscillation. *Monthly Weather Review*, **115**, 1606–1626.
- Ropert-Coudert, Y. & Wilson, R.P. (2005) Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 437–444.
- Rosenzweig, C. & Parry, M.L. (1994) Potential impact of climate change on world food supply. *Nature*, **367**, 133–138.
- Ross, K.G. (2001) How to measure dispersal: the genetic approach. The example of the fire ants. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 29–42. Oxford, UK.
- Rouquette, J.R. & Thompson, D.J. (2007) Patterns of movement and dispersal in an endangered damselfly and the consequences for its management. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 692–701.
- Rousset, F. & Gandon, S. (2002) Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 515–523.

S

- Saastamoinen, M. (2008) Heritability of dispersal rate and other life history traits in the Glanville fritillary butterfly. *Heredity*, **100**, 39–46.
- Sæther, B. (1988) Pattern of covariation between life-history traits of European birds. *Nature*, **331**, 616–617.
- Sæther, B.-E., Grotan, 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.
- Saino, N., Bazzi, G., Gatti, E., Caprioli, M., Cecere, J.G., Possenti, C.D., Galimberti, A., Orioli, V., Bani, L., Rubolini, D., Gianfranceschi, L. & Spina, F. (2015) Polymorphism at the Clock gene predicts phenology of long-distance migration in birds. *Molecular Ecology*, **24**, 1758–1773.
- Sandvik, H., Erikstad, K.E., Barrett, R.T. & Yoccoz, N.G. (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 817–831.
- Sanz-Aguilar, A., Béchet, A., Germain, C., Johnson, A.R. & Pradel, R. (2012) To leave or not to leave: survival trade-offs between different migratory strategies in the greater flamingo. *The Journal of animal ecology*.
- Saraux, C., Le Bohec, C., Durant, J.M., Viblanc, V. a, Gauthier-Clerc, M., Beaune, D., Park, Y.-H., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C. & Le Maho, Y. (2011) Reliability of flipper-banded penguins as indicators of climate change. *Nature*, **469**, 203–206.
- Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B. & Pradel, R. (2004a) Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture-recapture framework. *Ecology*, **85**, 2107–2113.
- 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.
- Schaub, M., Pradel, R. & Lebreton, J.-D. (2004b) Is the reintroduced white stork (*Ciconia ciconia*) population in Switzerland self-sustainable? *Biological Conservation*, **119**, 105–114.
- Schemske, D.W. & Lande, R. (1985) The Evolution of Self-Fertilization and Inbreeding Depression in Plants. II. Empirical Observations. *Evolution*, **39**, 41–52.
- Schluter, D. (1988) Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution*, **42**, 849–861.
- Schtickzelle, N. & Baguette, M. (2003) Behavioural to habitat patch boundaries restrict responses and generate Emigration-patch area relationships dispersal in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 533–545.
- Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. & Hickling, G.J. (2005) Restitution of mass-size residuals: Validating body condition indices. *Ecology*, **86**, 155–163.
- Schultz, C.B. & Crone, E.E. (2001) Edge-mediated dispersal behavior in a prairie butterfly. *Ecology*, **82**, 1879–1892.

- Schüz, E. (1949) Die Spät-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in Westdeutschland 1933. *Vogelwarte*, **15**, 63–78.
- Schüz, E. (1950) Die Frühauflassung ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933-1936. *Bonner Zool. Beiträge*, **1**, 239–253.
- Schwartz, M.K., Copeland, J.P., Anderson, N.J., Squires, J.R., Inman, R.M., McKelvey, K.S., Pilgrim, K.L., Waits, L.P. & Cushman, S. a. (2009) Wolverine gene flow across a narrow climatic niche. *Ecology*, **90**, 3222–3232.
- Semlitsch, R.D. (2008) Differentiating Migration and Dispersal Processes for Pond-Breeding Amphibians. *Journal of Wildlife Management*, **72**, 260–267.
- Serrano, D. & Tella, J.L. (2012) Lifetime fitness correlates of natal dispersal distance in a colonial bird. *The Journal of animal ecology*, **81**, 97–107.
- Serrano, D., Tella, J.L., Forero, M.G. & Donazar, J. (2001) Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 568–578.
- Shackelford, C.E., Rozenburg, E.R., Hunter, W.C. & Lockwood, M.W. (2005) *Migration and the Migratory Birds of Texas: Who They Are and Where They Are Going*, Texas Park.
- Shaw, G. (1978) The Breeding Biology of the Dipper. *Bird Study*, **25**, 149–160.
- Sillero-Zubiri, C., Gottelli, D. & Macdonald, D.W. (1996) Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 331–340.
- Silverin, B. (1997) The stress response and autumn dispersal behaviour in willow tits. *Animal Behaviour*, **53**, 451–459.
- Silverin, B., Viebke, P.A. & Westin, J. (1989) Hormonal correlates of migration and territorial behavior in juvenile willow tits during autumn. *General and comparative endocrinology*, **75**, 148–156.
- Slagsvold, T. & Wiebe, K.L. (2011) Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **366**, 969–977.
- Smith, B.R. & Blumstein, D.T. (2008) Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, **19**, 448–455.
- Smouse, P.E., Focardi, S., Moorcroft, P.R., Kie, J.G., Forester, J.D. & Morales, J.M. (2010) Stochastic modelling of animal movement. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **365**, 2201–2211.
- Sol, D., Lefebvre, L. & Rodríguez-Teijeiro, J.D. (2005) Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palaearctic birds. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 1433–1441.
- Sol, D., Santos, D.M., Garcia, J. & Cuadrado, M. (1998) Competition for food in urban pigeons: The cost of being juvenile. *The Condor*, **100**, 298–304.

- Sol, D., Székely, T., Liker, A. & Lefebvre, L. (2007) Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 763–769.
- Solmsen, N., Johannesen, J. & Schradin, C. (2011) Highly asymmetric fine-scale genetic structure between sexes of African striped mice and indication for condition dependent alternative male dispersal tactics. *Molecular Ecology*, **20**, 1624–1634.
- Sommaruga, R. (2001) The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **62**, 35–42.
- Sousa, P.M., Trigo, R.M., Aizpurua, P., Nieto, R., Gimeno, L. & Garcia-Herrera, R. (2011) Trends and extremes of drought indices throughout the 20th century in the Mediterranean. *Natural Hazards and Earth System Science*, **11**, 33–51.
- Spiegelhalter, D.J., Best, N.G., Carlin, B.P. & van der Linde, A. (2002) Bayesian Measures of Model Complexity and Fit. *Journal of the Royal Statistical Society Series B (Statistical Methodology)*, **64**, 583–639.
- Spinks, A.C., Jarvis, J.U.M. & Bennett, N.C. (2000) Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations: Implications for the evolution of mole-rat sociality. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 224–234.
- Stamps, J. (2001) Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 230–242. Oxford, UK.
- Stamps, J. a., Buechner, M. & Krishnan, V. V. (1987) The Effects of Edge Permeability and Habitat Geometry on Emigration from Patches of Habitat. *The American Naturalist*, **129**, 533.
- Stauffer, G.E., Rotella, J.J. & Garrott, R. a. (2013) Variability in temporary emigration rates of individually marked female Weddell seals prior to first reproduction. *Oecologia*, **172**, 129–40.
- Stenseth, N.C. & Mysterud, A. (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 13379–81.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292–6.
- Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.-S., Yoccoz, N.G. & Adlandsvik, 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: Biological Sciences*, **270**, 2087–2096.
- Stephens, P. a. & Sutherland, W.J. (1999) Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 401–405.
- Stettmer, C. (1996) Colonisation and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. vigro*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams. *European Journal of Entomology*, **93**, 579–593.

- Støen, O.-G., Zedrosser, A., Saebø, S. & Swenson, J.E. (2006) Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. *Oecologia*, **148**, 356–364.
- Studds, C.E., Kyser, T.K. & Marra, P.P. (2008) Natal dispersal driven by environmental conditions interacting across the annual cycle of a migratory songbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 2929–2933.
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O. & King, A.J. (2011) How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, **73**, 703–719.
- Sueur, C. & Petit, O. (2008) Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. *International Journal of Primatology*, **29**, 1085–1098.
- Sutherland, G., Harestad, A., Price, K. & Lertzman, K. (2000) Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology*, **4**, 16.
- Sweaner, L.L., Logan, K. a. & Hornocker, M.G. (2000) Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. *Conservation Biology*, **14**, 798–808.
- Symonds, M.R.E. & Moussalli, A. (2011) A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 13–21.
- Szulkin, M. & Sheldon, B.C. (2008) Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 703–11.
- Szulkin, M., Stopher, K. V., Pemberton, J.M. & Reid, J.M. (2013) Inbreeding avoidance, tolerance, or preference in animals? *Trends in Ecology and Evolution*, **28**, 205–211.

T

- Tamm, S. (1980) Bird orientation: Single homing pigeons compared with small flocks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **7**, 319–322.
- Tasdan, F. & Yeniay, O. (2014) Power study of circular ANOVA test against nonparametric alternatives. *Hacettepe Journal of Mathematics and Statistics*, **43**, 97–115.
- Taylor, P.D. (1988) An inclusive fitness model for dispersal of offspring. *Journal of Theoretical Biology*, **130**, 363–378.
- Taylor, P.D. (1992) Altruism in viscous populations - an inclusive fitness model. *Evolutionary Ecology*, **6**, 352–356.
- Thomas, C.F.G., Brain, P. & Jepson, P.C. (2003) Aerial activity of linyphiid spiders: modelling dispersal distances from meteorology and behaviour. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 912–927.
- Thomas, C.D. & Kunin, W.E. (1999) The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology Anim Ecology*, **68**, 647–657.

- Thrall, P.H. & Burdon, J.J. (2006) Evolution of gene-for-gene systems in metapopulations : Edited by Foxit Reader. *Plant Pathology*, 169– 184.
- Tinbergen, J., Tinbergen, J. & Ubels, R. (2014) Is Fitness Affected by Ring Colour? *Ardea*, **101**, 153–163.
- Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, K., Bonte, D., Boulangeat, I., Hodgson, J. a., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, V.M. & Bullock, J.M. (2013) Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos*, **122**, 1532–1540.
- Travis, J.M.J., Murrell, D.J. & Dytham, C. (1999) The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**, 1837.
- Trinkel, M., Funston, P., Hofmeyr, M., Hofmeyr, D., Dell, S., Packer, C. & Slotow, R. (2010) Inbreeding and density-dependent population growth in a small, isolated lion population. *Animal Conservation*, **13**, 374–382.
- Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. *Sexual selection and the descent of man*, **12**, 136–179.
- Tryjanowski, P., Jerzak, L. & Radkiewicz, J. (2005) Effect of water level and livestock on the productivity and numbers of breeding white storks. *Waterbirds*, **28**, 378–382.
- Tryjanowski, P. & Kuzniak, S. (2002) Population size and productivity of the White Stork *Ciconia ciconia* in relation to common vole *Microtus arvalis* density. *Ardea*, **90**, 213–218.
- Tyler, S. (2010) *The Dippers*. A&C Black.
- Tyler, S.J. & Ormerod, S.J. (1985) Aspects of the breeding biology of Dippers *Cinclus cinclus* in the southern catchment of the River Wye, Wales. *Bird Study*, **32**, 164–169.
- Tyler, S.J., Ormerod, S.J. & Lewis, J.M.S. (1990) The post-natal and breeding dispersal of Welsh Dippers *Cinclus cinclus*. *Bird Study*, **37**, 18–22.

U

- Urban, D. & Keitt, T. (2001) Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, **82**, 1205–1218.
- Urban, D.L., Minor, E.S., Treml, E. a & Schick, R.S. (2009) Graph models of habitat mosaics. *Ecology letters*, **12**, 260–73.

V

- Valle, S., Li, W. & Qin, S.J. (1999) Selection of the Number of Principal Components. *Ind. Eng. Chem. Res.*, **38**, 4389–4401.
- Vergara, P., Aguirre, J.I., Fargallo, J.A. & Dávila, J.A. (2006) Nest-site fidelity and breeding success in White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*, **148**, 672–677.

- Verhulst, S. & van Eck, H.M. (1996) Gene flow and immigration rate in an island population of great tits. *Journal of Evolutionary Biology*, **9**, 771–782.
- Verhulst, S., Perrins, C. & Riddington, R. (1997) Natal dispersal of great tits in a patchy environment. *Ecology*, **78**, 864–872.
- Verhulst, S. & Salomons, H.M. (2004) Why fight? Socially dominant jackdaws, *Corvus monedula*, have low fitness. *Animal Behaviour*, **68**, 777–783.
- De Villemereuil, P., Gimenez, O. & Doligez, B. (2013) Comparing parent-offspring regression with frequentist and Bayesian animal models to estimate heritability in wild populations: a simulation study for Gaussian and binary traits (ed R Freckleton). *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 260–275.
- Visscher, P.M., Hill, W.G. & Wray, N.R. (2008) Heritability in the genomics era--concepts and misconceptions. *Nature reviews. Genetics*, **9**, 255–266.

W

- Wagenmakers, E.-J. & Farrell, S. (2004) AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic bulletin & review*, **11**, 192–196.
- Wagner, R.H. (1993) The pursuit of extra-pair copulations by female birds: A new hypothesis of colony formation. *Journal of Theoretical Biology*, **163**, 333–346.
- Wahlström, L.K. & Liberg, O. (1995) Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology*, **235**, 455–467.
- Waldmann, P. (2009) Easy and flexible Bayesian inference of quantitative genetic parameters. *Evolution*, **63**, 1640–1643.
- Wallraff, H.G. (1978) Social interrelations involved in migratory orientation of birds: Possible contribution of field studies. *Oikos*, **30**, 401–404.
- Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.
- Waser, P.M., Nichols, K.M. & Hadfield, J.D. (2013) Fitness consequences of dispersal: Is leaving home the best of a bad lot? *Ecology*, **94**, 1287–1295.
- Watts, P.C., Rousset, F., Saccheri, I.J., Leblois, R., Kemp, S.J. & Thompson, D.J. (2007) Compatible genetic and ecological estimates of dispersal rates in insect (*Coenagrion mercuriale*: Odonata: Zygoptera) populations: Analysis of “neighbourhood size” using a more precise estimator. *Molecular Ecology*, **16**, 737–751.
- Wauters, L. a, Matthysen, E., Adriaensen, F. & Tosi, G. (2004) Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 11–25.

- Weimerskirch, H., Åkesson, S. & Pinaud, D. (2006) Postnatal dispersal of wandering albatrosses *Diomedea exulans*: Implications for the conservation of the species. *Journal of Avian Biology*, **37**, 23–28.
- Weisser, W.W. (2001) The effects of predation on dispersal. *Dispersal*, Oxford Uni (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 180–188. Oxford, UK.
- Weston, E.D., Whitfield, D.P., Travis, J.M. & Lambin, X. (2013) When do young birds disperse? Tests from studies of golden eagles in Scotland. *BMC ecology*, **13**, 42.
- Whitehead, H. (2009) SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**, 765–778.
- Whitfield, D.P., Douse, A., Evans, R.J., Grant, J., Love, J., McLeod, D.R.A., Reid, R. & Wilson, J.D. (2009) Natal and breeding dispersal in a reintroduced population of White-tailed Eagles *Haliaeetus albicilla*. *Bird Study*, **56**, 177–186.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 639–644.
- Williams, T.D., Dawson, A., Nicholls, T.J. & Goldsmith, A.R. (1987) Reproductive endocrinology of free-living nestling and juvenile starlings, *Sturnus vulgaris*; an altricial species. *Journal of Zoology, London*, **212**, 619–628.
- Williams, D. a. & Rabenold, K.N. (2005) Male-biased dispersal, female philopatry, and routes to fitness in a social corvid. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 150–159.
- Wilson, A.J., Réale, D., Clements, M.N., Morrissey, M.M., Postma, E., Walling, C. a, Kruuk, L.E.B. & Nussey, D.H. (2010) An ecologist's guide to the animal model. *The Journal of animal ecology*, **79**, 13–26.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (1972) Magnetic compass of European robins. *Science*, **176**, 62–64.
- Winkler, D.W. (2005) How do migration and dispersal interact? *Birds of Two Worlds*, John Hopki (eds R. Greenberg & P.P. Marra), pp. 401–413. Baltimore, Maryland.
- Winkler, D.W., Wrege, P.H., Allen, P.E., Kast, T.L., Senesac, P., Wasson, M.F. & Sullivan, P.J. (2005) The natal dispersal of tree swallows in a continuous mainland environment. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 1080–1090.
- Wolff, J.O. (1992) Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. *Nature*, **359**, 409–410.
- Woolfenden, G.E. & Fitzpatrick, J.W. (1986) Sexual asymmetries in the life history of the Florida Scrub jay. *Ecological Aspects of Social Evolution*, Princeton (eds D.I. Rubenstein & R.W. Wrangham), pp. 87–107. Princeton.
- Wright, S. (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**, 97–159.
- Wu, H.I., Li, B.L., Springer, T. a. & Neill, W.H. (2000) Modelling animal movement as a persistent random walk in two dimensions: Expected magnitude of net displacement. *Ecological Modelling*, **132**, 115–124.

Y-Z

- Yoder, J.M., Marschall, E. a. & Swanson, D. a. (2004) The cost of dispersal: Predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology*, **15**, 469–476.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analyses*, Prentice H. New Jersey, USA.
- Zera, a J. & Denno, R.F. (1997) Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual review of entomology*, **42**, 207–230.
- Zuur, A., Ieno, E. & Elphick, C. (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 3–14.

Annexes

Annexe I

Reichert, S., Rojas, E.R., Zahn, S., Robin, J.-P., Criscuolo, F. & Massemin, S. (2015)
Maternal telomere length inheritance in the king penguin. *Heredity*, 114, 10–6.

ORIGINAL ARTICLE

Maternal telomere length inheritance in the king penguin

S Reichert^{1,2}, ER Rojas^{1,2}, S Zahn^{1,2}, J-P Robin^{1,2}, F Criscuolo^{1,2} and S Massemin^{1,2}

Telomeres are emerging as a biomarker for ageing and survival, and are likely important in shaping life-history trade-offs. In particular, telomere length with which one starts in life has been linked to lifelong survival, suggesting that early telomere dynamics are somehow related to life-history trajectories. This result highlights the importance of determining the extent to which telomere length is inherited, as a crucial factor determining early life telomere length. Given the scarcity of species for which telomere length inheritance has been studied, it is pressing to assess the generality of telomere length inheritance patterns. Further, information on how this pattern changes over the course of growth in individuals living under natural conditions should provide some insight on the extent to which environmental constraints also shape telomere dynamics. To fill this gap partly, we followed telomere inheritance in a population of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). We tested for paternal and maternal influence on chick initial telomere length (10 days old after hatching), and how these relationships changed with chick age (at 70, 200 and 300 days old). Based on a correlative approach, offspring telomere length was positively associated with maternal telomere length early in life (at 10 days old). However, this relationship was not significant at older ages. These data suggest that telomere length in birds is maternally inherited. Nonetheless, the influence of environmental conditions during growth remained an important factor shaping telomere length, as the maternal link disappeared with chicks' age.

Heredity advance online publication, 23 July 2014; doi:10.1038/hdy.2014.60

INTRODUCTION

Telomeres are highly conserved non-coding repetitive DNA sequences capping the ends of chromosomes and preventing them from being recognized as double-stranded breaks. Once telomeres reach a lower critical length, cell division arrest and/or cell senescence occurs (Blackburn, 2001). The rate at which telomeres shorten, therefore, defines cellular and organismal ageing, and depends on the balance between proeroding factors (such as oxidative stress or rate of cell division) and antieroding factors (such as the enzyme telomerase, mainly in germinal and stem cells, that actively rebuilds lost telomeres; Blackburn, 2001). Telomere length is also partly regulated by the telomere-associated shelterin protein complex (De Lange, 2005), and has consequently previously been defined as a polygenic trait (Andrew *et al.*, 2006; Gabbonton *et al.*, 2006).

Currently, emphasis is placed upon characterizing the extent to which variation in telomere loss might reflect life-history trade-offs and be involved in the evolution of life histories (Monaghan and Haussmann, 2006). For instance, telomere length at the end of growth has been found to predict accurately individual life expectancy both in captivity (Heidinger *et al.*, 2012) and in the wild (Bize *et al.*, 2009). Then, telomeres may be important life-history markers determining how much can be invested in maintenance efforts over the course of life (Eisenberg, 2011), 'powerfully quantifying life's insults' (Blackburn and Epel, 2012), and constituting a potential proxy of future individual fitness in a large variety of species from humans to birds (Cawthon *et al.*, 2003; Heidinger *et al.*, 2012). Therefore, telomere

dynamics might be potential indicators of individual quality and could provide an insight into ecology and evolutionary biology.

Only traits with interindividual variation are of importance in evolution and are shaped by natural selection. Therefore, transmission and heritability (i.e. genetic and environmental variability in inheritance, estimated as the genetically based variation of inheritance expressed by h^2) of morphologic (Voillemot *et al.*, 2012), physiologic and behavioural traits, as well as ultimate fitness, have been widely studied (Kruuk *et al.*, 2000). It remains then important to check inheritance of fitness-related traits, lifespan in our case and of the mechanisms susceptible to shape them. Telomere length is highly variable among age-matched individuals (a trait suggested to have an early-life origin; Hall *et al.*, 2004). Given significant heritability, telomere length variability is likely to provide a matrix for natural selection to act upon. Indeed, if telomere length is related to intrinsic trade-offs, phenotypes able to cope with (prevent) telomere erosion, thus repairing time and stress insults, may be at a selective advantage. The idea that ageing mechanisms may be partly inherited is supported by recent results in lizards, showing that ROS production (a proerosion factor for telomeres) is inherited from mothers to offspring (Olsson *et al.*, 2008).

At present however, knowledge on telomere length inheritance patterns, telomere length heritability and on the effects of parental age on telomere length in animals remains scarce. Those data are mainly restricted to humans (Nawrot *et al.*, 2004; Nordfjäll *et al.*, 2005, 2009; Unryn *et al.*, 2005; Njajou *et al.*, 2007), with results from studies on

¹Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Université de Strasbourg, Strasbourg, France and ²CNRS, UMR 7178, Strasbourg, France

Correspondence: Dr S Reichert, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Université de Strasbourg, 23 rue Bequerel, 67087 Strasbourg, France.

E-mail: reichert.sophie@gmail.com

Received 16 January 2014; revised 24 April 2014; accepted 7 May 2014

monozygotic and dizygotic twins (Slagboom *et al.*, 1994; Graakjaer *et al.*, 2004) (see Table 1 for a review). Most of these studies support paternal inheritance of telomere length (Nordfjäll *et al.*, 2005, 2009; Njajou *et al.*, 2007), further revealing that paternal age is a strong determinant of offspring telomere length (Unryn *et al.*, 2005; De Meyer *et al.*, 2007; Kimura *et al.*, 2008; Eisenberg, 2011). Interestingly, in non-human species contrasting results reveal either bi-parental inheritance patterns, for example, male inheritance in lizards (Olsson *et al.*, 2011) or maternal inheritance in birds (females being ZW; Horn *et al.*, 2011). These studies report highly variable heritability estimates ranging from 0.18 to > 1.

Determining telomere length inheritance pattern is an important step in understanding the putative role of telomeres in lifespan variability. Given the scarcity of species for which telomere length inheritance has been studied (see Table 1), it is pressing to assess the generality of inheritance patterns in a broad range of species, in particular in wild populations. Further, there is an urgent need to test to which extent telomere inheritance patterns are maintained over growth, which should provide some insight into how far environmental constraints blur our perception of telomere length inheritance.

Consequently, we provide a case study of telomere length inheritance patterns in wild king penguins (*A. patagonicus*), a species where breeding parents raise a single chick that can be sampled early in life

and followed over an 11-month-long growth period. We have previously shown that over this extended growth period, environmental challenges such as a prolonged winter fast, may have a tremendous impact on chick telomere loss (Geiger *et al.*, 2012). Here, we test for paternal and maternal influences on chick starting telomere length, and investigate how these relationships change over time as chicks age. Our protocol should allow distinguishing between genetic and environmental influences shaping telomere length in this long-lived seabird.

MATERIALS AND METHODS

Study site and animal model

This study was conducted on king penguins (*A. patagonicus*), in the colony of 'La Grande Manchotière' (20 000 breeding pairs) Possession island, Crozet archipelago (Terres Australes Antarctiques Françaises) located 46°25'S; 51°52'E. Data were collected during two consecutive field seasons (2009 and 2010).

The king penguin is a long-lived, pelagic seabird with a unique life cycle. The entire annual breeding cycle of adults lasts 14–16 months (including moult; Weimerskirch *et al.*, 1992) during which parents alternate between attending the chick on land and foraging at sea. In the middle of their growth period, chicks face 3 months of sub-Antarctic winter by their own, with a reduced food supply by the parents. Consequently, the entire growth period of chicks spreads over 11 months before they finally moult into subadult plumage and depart to sea (Weimerskirch *et al.*, 1992).

Table 1 Summary of the studies on telomere length inheritance patterns, telomere length heritability and link between parental age and telomere length

Species	Father–offspring correlation	Mother–offspring correlation	Heritability	Outcome	Study
<i>Telomere length inheritance pattern</i>					
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.78$	Telomere length is genetically determined	Slagboom <i>et al.</i> (1994)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	Not measured	Telomere length is genetically determined	Graakjaer <i>et al.</i> (2004)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Yes	Yes	Not measured	Telomere length inheritance linked to X chromosome	Nawrot <i>et al.</i> (2004)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Yes	No	Not measured	Paternal telomere inheritance	Nordfjäll <i>et al.</i> (2005)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Yes	Yes	$h^2=0.44$	Paternal telomere inheritance	Njajou <i>et al.</i> (2007)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Yes	No	Not measured	Paternal telomere inheritance	Nordfjäll <i>et al.</i> (2009)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Yes	Yes	$h^2=0.70$	Paternal and maternal inheritance, effect of paternal age	Broer <i>et al.</i> (2013)
Human (<i>Homo sapiens</i>) and Mouse (<i>Mus musculus</i>)	Not measured	Not measured	Not measured	Telomere length is inherited	Chiang <i>et al.</i> (2010)
Kakapo (<i>Strigops habroptila</i>)	No	Yes	Not measured	Maternal inheritance of telomere length in a bird	Horn <i>et al.</i> (2011)
<i>Telomere length heritability</i>					
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.82$		Jeanclous <i>et al.</i> (2000)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.34$		Bischoff <i>et al.</i> (2005)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.82$		Vasa-Nicotera <i>et al.</i> (2005)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.36$		Andrew <i>et al.</i> (2006)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.64$		Al-Attas <i>et al.</i> (2012)
Collared flycatcher (<i>Ficedula albicollis</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.18$	Weak but significant telomere length heritability	Voillemot <i>et al.</i> (2012)
<i>Parental age linked to telomere length</i>					
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	Not measured	Offspring telomere length linked to paternal age	Unryn <i>et al.</i> (2005)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	Not measured	Telomere length at birth linked to paternal age	De Meyer <i>et al.</i> (2007)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	Not measured	Paternal age effects on offspring's telomere length	Kimura <i>et al.</i> (2008)
Human (<i>Homo sapiens</i>)	Not measured	Not measured	Not measured	Offspring telomere length linked to paternal age	Eisenberg <i>et al.</i> (2012)
Sand lizard (<i>Lacerta agilis</i>)	Not measured	Not measured	$h^2=0.52$ / $h^2=1.23$	Paternal age correlated to offspring's telomere length	Olsson <i>et al.</i> (2011)

Table 4 Results of the homogeneity of slopes test using a GEE model on offspring telomere length with time period as a continuous repeated variable, chick identity as a random factor and parent sex, telomere length and the interaction between parent sex and telomere length as independent variables in the model

Variable	Wald χ^2	P-value
<i>Telomere length</i>		
Time period	29671	0.000
Parents' sex	0.232	0.630
Parents' telomere length	3661	0.056
Parents' sex \times parents' telomere length	0.428	0.513

Abbreviation: GEE, generalized estimating equation. The complete GEE model is presented.

mother–offspring correlations. Therefore, paternal heritability of telomere length in this species might not be totally excluded, as it may have been masked by the difference in the age of sampling between chicks and their parents. Indeed, results might have been different had we sampled the parents when they were chicks.

Nonetheless, our findings are in accordance with previous data collected on the kakapo (Horn *et al.*, 2011), showing maternal inheritance of telomere length in birds. The pattern of telomere length inheritance displayed in birds seems to mirror the one found in several human studies (Nordfjäll *et al.*, 2005, 2009; Njajou *et al.*, 2007) and suggests that the heterogametic sex might have a key role in offspring telomere length determination.

Gene imprinting may be one of the mechanisms explaining why telomere inheritance is done through heterogamy. Imprinting occurs when both maternal and paternal alleles are present and one allele is expressed while the other remains silent (Pfeifer, 2000). Usually, the imprint marks distinguishing the parental alleles are epigenetic and generally due to DNA methylation and histone modifications, which can alter transcription patterns, and restrict gene expression (Pfeifer, 2000). To date, very few studies have identified imprinting of telomere length-regulating genes. Recently, Gao *et al.* (2011) identified a paternal imprinting on sperm chromatin that is essential for the inheritance of telomere identity in *Drosophila melanogaster*. Other studies determined that nucleotide polymorphisms occur in a large number of loci that code for proteins regulating DNA and histone methylation are associated with telomere length variability in humans (Gathonton *et al.*, 2006; Blasco, 2007a). Therefore, a possibility would be that imprinting mechanisms might regulate expression of genes modulating telomere length (genes coding for telomerase and shelterin proteins), thus explaining the different patterns of telomere length inheritance observed. The regulation of telomere length by epigenetic factors (Blasco, 2007a) also supports the idea that imprinting mechanisms might be involved in telomere length inheritance. Indeed, histone modifications and DNA methylation seem to act as negative regulators of telomere length in humans/mice (García-Cao *et al.*, 2004; Gonzalo *et al.*, 2006). Epigenetic factors are known to impact directly telomere length, and also to regulate telomerase activity (Cong *et al.*, 2002). The *hTERT* gene promoter has been reported, as a rare exception, to be upregulated by methylation (Shin *et al.*, 2003; Nordfjäll *et al.*, 2005). Overall, it underlines that different pathways (from DNA and histone state to telomere maintenance protein expression) are likely to regulate telomere length inheritance (Blasco, 2007a).

Even though most studies conducted in humans suggest a paternal inheritance of telomere length (i.e. the mammalian heterogametic sex) (Nordfjäll *et al.*, 2005, 2009; Njajou *et al.*, 2007), some of them

suggest that maternal inheritance also occurs (Nawrot *et al.*, 2004; Broer *et al.*, 2013; Eisenberg, 2013). As recently pointed out by Eisenberg (2013), the fact that some studies point to stronger father–offspring correlations, whereas others to stronger mother–offspring correlations is unlikely to be ascribed only to statistical noise, and at present no conclusion may be drawn.

These contrasting results indicate that the implication of the heterogametic sex is less straightforward than initially hypothesized. Indeed, the heterogametic pattern of telomere length inheritance observed in most studies might also be the result of confounding factors such as parental effects. Alternatively, it might be due to the fact that the link with the non-heterogametic sex is too weak to be detected. Investigation of telomere length inheritance patterns in more species (in complement to mammals and birds) with different sex determination systems, such as haplodiploidy and environmental sex determination (i.e. temperature dependent), might help solve whether telomere length is determined by the heterogametic sex.

Besides telomere length inheritance, some studies cited in Table 1 consider with more depth telomere length heritability, attempting to disentangle additive, non-additive genetic and environmental variability in inheritance patterns. Studies in humans reported heritability estimates of telomere length between 0.44 and 0.78 (Slagboom *et al.*, 1994; Njajou *et al.*, 2007) and of 0.52–1.23 in other vertebrates such as the sand lizards (*Lacerta agilis*), with an interesting difference in sex-specific heritability (Olsson *et al.*, 2011; see Table 1). However, these estimations were carried out mainly using mid-parent–offspring regressions (or comparisons between relatives) that may yield high heritability values (Conner and Hartl, 2004). Data on humans have led to the conclusion that individual variation in telomere length mainly originates from differences in the zygote and that epigenetic/environmental influences are relatively weak (Graakjaer *et al.*, 2004).

Nonetheless, a powerful approach to untangle genetic vs environmental effects is to use animal models with known genealogies or necessitates a cross-fostering design (Voillemot *et al.*, 2012). Chick exchange between nests was recently used in a wild population of collared flycatchers (Voillemot *et al.*, 2012). Heritability of telomere length (the proportion of the phenotypic variance explained by additive genetic variance) was found to be 0.18 (and not 9% as reported previously; P Bize, personal communication), a value close to the one we found here in king penguins (maternal estimate of $h^2 = 0.2$; mid-parent estimate of $h^2 = 0.2$), and supports the idea that additive-genetic effect is low in these two species. There are alternative explanations of these low heritability values. The first is that environmental factors are important determinants of early-life telomere length (Monaghan and Haussmann, 2006). Indeed, we found that the link between offspring and maternal telomere length early in life (10 days) was not maintained at a significant level over the growth period. Even if this result must be taken with caution as based on correlations established from a decreasing sample size with age, it partly supports that environmental factors have a strong influence on telomere loss in king penguin chicks (see Voillemot *et al.*, 2012). Further, Geiger *et al.* (2012) showed that faster-growing king penguin chicks lose telomere at a higher rate, illustrating the potential importance of early growth conditions on telomere dynamics. Such effects may have masked the link between offspring and maternal telomere lengths as chicks aged. Second, because telomere length is related to individual fitness (Bauch *et al.*, 2013), it is possible that natural selection has tended to deplete genetic variation of the loci-regulating telomere length in early life, thereby depleting the additive-genetic effect (Mirabello *et al.*, 2012). Finally, telomeres have been defined as a polygenic trait (Andrew *et al.*, 2006; Gathonton *et al.*,

2006). As there are many more interactions possible between a greater number of loci (Lynch and Walsh, 1998), a third possibility could be that the non-additive genetic component of residual variance is large, thereby decreasing heritability but not because of additive-genetic variability depletion (Merilä and Sheldon, 1999). We could hypothesize that the pattern of telomere length heredity is dependent on the inheritance pattern of multiple telomere length restoration/maintenance factors (Blackburn, 2001; Blasco, 2007b). A resetting mechanism of early-life telomere length has been pointed out in mammals, in which both telomerase activity and parent telomere length are interacting to set-up the embryo starting telomere length (Chiang *et al.*, 2010). Focusing on these processes in the future might enable us to better understand how progressive telomere shortening over generations is avoided and how interspecific variability in telomere dynamics may have evolved.

Owing to the absence of siblings in our study, testing these alternatives was not possible. Still, a longitudinal following of the same breeders over years might enable us to estimate the additive and non-additive genetic components of transmitted telomere length (i.e. relative telomeres comparisons). Even more interesting is the fact that, due to the long development duration of their chick, king penguin alternatively breeds early or late in the season, depending on the fact that they were successful the preceding year (Weimerskirch *et al.*, 1992). Late breeders likely reproduce in a more stressful ecologic environment, because of a higher density of breeders later in the season (Viblanç *et al.*, 2011, 2014). Comparisons of the same pairs, during successive early and late breeding attempts, may enable us to estimate components of residual variance in telomere length such as ecological inheritance.

In conclusion, our study confirms that telomere length is maternally inherited in birds, supporting the hypothesis of inheritance from the heterogametic sex, and suggests strong environmental effects on telomere dynamics, as this link disappeared over time. However, in view of the present knowledge (Table 1), the results on telomere length inheritance and heritability patterns are still contrasted. For a better understanding of telomere length transmission, future works should focus on the whole balance (i.e. pro- and antiserion factors and their inheritance) that is going to shape the offspring telomere length, to understand accurately how telomeres are transmitted over generations. State may be as important as length in this case.

DATA ARCHIVING

Data available from the Dryad Digital Repository: doi:10.5061/dryad.4407g.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare no conflict of interest.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the French Polar Institut (IPEV) for providing financial support for this study, Yvon Le Maho and Céline Le Bohec for allowing collaboration between IPEV scientific programs (119–137) and all the field assistants that worked partially on this project (Marion Kauffmann, Marion Ripoche, Laetitia Kernaleguen, Benoit Gineste and all the others among which the logistic teams of the Alfred Faure base). We also thank Hélène Gachot for the sex determination analyses, Antoine Stier and Vincent Viblanç for helpful discussions and proofreading the manuscript. All procedures were approved by an independent ethics committee commissioned by the French Polar Institute. Working in the colony, handling chicks and sampling was allowed by Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). The experiments comply with the current laws of France.

Al-Attas OS, Al-Daghri NM, Alokali MS, Alkharfy KM, Alfadda AA, McTernan P *et al.* (2012). Circulating leukocyte telomere length is highly heritable among families of Arab descent. *BMC Medical Genetics* **13**: 38.

Andrew T, Aviv A, Falchi M, Surdulescu GL, Gardner JP, Lu X *et al.* (2006). Mapping genetic loci that determine leukocyte telomere length in a large sample of unselected female sibling pairs. *Am J Hum Genet* **78**: 480–486.

Bauch C, Becker PH, Verhulst S (2013). Telomere length reflects phenotypic quality and costs of reproduction in a long-lived seabird. *Proc Biol Sci R Soc* **280**: 20122540.

Bischoff C, Graakjaer J, Petersen HC, Hjelmborg JVB, Vaupel JW, Bohr V *et al.* (2005). The heritability of telomere length among the elderly and oldest-old. *Twin Res Hum Genet* **8**: 433–439.

Bize P, Criscuolo F, Metcalfe NB, Nasir L, Monaghan P (2009). Telomere dynamics rather than age predict life expectancy in the wild. *Proc R Soc Ser B* **276**: 1679–1683.

Blackburn EH (2001). Switching and signaling at the telomere. *Cell* **106**: 661–673.

Blackburn EH, Epel ES (2012). Telomeres and adversity: too toxic to ignore. *Nature* **490**: 169–171.

Blasco MA (2007a). The epigenetic regulation of mammalian telomeres. *Nat Rev Genet* **8**: 299–309.

Blasco MA (2007b). Telomere length, stem cells and aging. *Nat Chem Biol* **3**: 640–649.

Broer L, Codd V, Nyholt DR, Deelen J, Mangino M, Willemsen G *et al.* (2013). Meta-analysis of telomere length in 19 713 subjects reveals high heritability, stronger maternal inheritance and a paternal age effect. *Eur J Hum Genet* **21**: 1163–1168.

Cawthon RM (2002). Telomere measurement by quantitative PCR. *Nucleic Acids Res* **30**: e47.

Cawthon RM, Smith KR, O'Brien E, Sivatchenko A, Kerber RA (2003). Association between telomere length in blood and mortality in people aged 60 years or older. *Lancet* **361**: 393–395.

Chiang YJ, Calado RT, Hathcock KS, Lansdorp PM, Young NS, Hodes RJ (2010). Telomere length is inherited with resetting of the telomere set-point. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**: 10148–10153.

Cong YS, Wright WE, Shay JW (2002). Human telomerase and its regulation. *Microbiol Mol Biol Rev* **66**: 407–425.

Conner JK, Hartl DL (2004). *A Primer of Ecological Genetics*. Sinauer Associates Incorporated.

Criscuolo F, Bize P, Nasir L, Metcalfe NB, Foote CG, Griffiths K *et al.* (2009). Real-time quantitative PCR assay for measurement of avian telomeres. *J Avian Biol* **40**: 342–347.

De Lange T (2005). Shelterin: the protein complex that shapes and safeguards human telomeres. *Genes Dev* **19**: 2100–2110.

De Meyer T, Rietzschel ER, De Buyzere ML, De Bacquer D, Van Criekinge W, De Backer GG *et al.* (2007). Paternal age at birth is an important determinant of offspring telomere length. *Hum Mol Genet* **16**: 3097–3102.

Descamps S, Gauthier-Clerc M, Gendner J-P, Le Maho Y (2002). The annual breeding cycle of unbanded king penguins *Aptenodytes patagonicus* on Possession Island (Crozet). *Avian Sci* **2**: 87–98.

Eisenberg DT (2013). Inconsistent inheritance of telomere length (TL): is offspring TL more strongly correlated with maternal or paternal TL? *Eur J Hum Genet* **22**: 8–9.

Eisenberg DTA (2011). An evolutionary review of human telomere biology: the thrifty telomere hypothesis and notes on potential adaptive paternal effects. *Am J Hum Biol* **23**: 149–167.

Eisenberg DT, Hayes MG, Kuzawa CW (2012). Delayed paternal age of reproduction in humans is associated with longer telomeres across two generations of descendants. *Proc Natl Acad Sci* **109**: 10251–10256.

Gao G, Cheng Y, Wesolowska N, Rong YS (2011). Paternal imprint essential for the inheritance of telomere identity in *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci USA* **108**: 4932–4937.

García-Cao M, O'Sullivan R, Peters AHFM, Jenwein T, Blasco MA (2004). Epigenetic regulation of telomere length in mammalian cells by the Suv39h1 and Suv39h2 histone methyltransferases. *Nat Genet* **36**: 94–99.

Gatbonton T, Imbasi M, Nelson M, Akey JM, Ruderfer DM, Kruglyak L *et al.* (2006). Telomere length as a quantitative trait: genome-wide survey and genetic mapping of telomere length-control genes in yeast. *PLoS Genet* **2**: e35.

Geiger S, Le Vaillant M, Lebard T, Reichert S, Stier A, Le Maho Y *et al.* (2012). Catching-up but telomere loss: half-opening the black box of growth and ageing trade-off in wild king penguin chicks. *Mol Ecol* **21**: 1500–1510.

Gonzalo S, Jaco I, Fraga MF, Chen T, Li E, Esteller M *et al.* (2006). DNA methyltransferases control telomere length and telomere recombination in mammalian cells. *Nat Cell Biol* **8**: 416–424.

Graakjaer J, Pascoe L, Der-Sarkissian H, Thomas G, Kolvraa S, Christensen K *et al.* (2004). The relative lengths of individual telomeres are defined in the zygote and strictly maintained during life. *Aging Cell* **3**: 97–102.

Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJG (1998). A DNA test to sex most birds. *Mol Ecol* **7**: 1071–1075.

Hall ME, Nasir L, Daunt F, Gault EA, Crossall JP, Wanless S *et al.* (2004). Telomere loss in relation to age and early environment in long-lived birds. *Proc R Soc Ser B* **271**: 1571–1576.

Heidinger BJ, Blount JD, Boner W, Griffiths K, Metcalfe NB, Monaghan P (2012). Telomere length in early life predicts lifespan. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**: 1743–1748.

Horn T, Robertson BC, Will M, Eason DK, Elliott GP, Gemmill NJ (2011). Inheritance of telomere length in a bird. *PLoS ONE* **6**: e17199.

- Jeanclous E, Schork NJ, Kyvik KO, Kimura M, Skurnick JH, Aviv A (2000). Telomere length inversely correlates with pulse pressure and is highly familial. *Hypertension* **36**: 195–200.
- Kimura M, Cherkas LF, Kato BS, Demissie S., Hjelmborg JB, Brimacombe M *et al.* (2008). Offspring's leukocyte telomere length, paternal age, and telomere elongation in sperm. *PLoS Genet* **4**: e37.
- Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Slate J, Pemberton JM, Brotherstone S, Guinness FE (2000). Heritability of fitness in a wild mammal population. *Proc Natl Acad Sci USA* **97**: 698–703.
- Lynch M, Walsh B (1998). Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer, Sunderland, MA.
- Merilä J, Sheldon BC (1999). Genetic architecture of fitness and nonfitness traits: empirical patterns and development of ideas. *Heredity* **83**: 103–109.
- Mirabello L, Yeager M, Chowdhury S, Qi L, Deng X, Wang Z *et al.* (2012). Worldwide genetic structure in 37 genes important in telomere biology. *Heredity* **108**: 124–133.
- Monaghan P, Haussmann MF (2006). Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends Ecol Evol* **21**: 47–53.
- Nawrot TS, Staessen JA, Gardner JP, Aviv A (2004). Telomere length and possible link to X chromosome. *Lancet* **363**: 507–510.
- Njajou OT, Cawthon RM, Damcott CM, Wu SH, Ott S, Garant MJ *et al.* (2007). Telomere length is paternally inherited and is associated with parental lifespan. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**: 12135–12139.
- Nordfjäll K, Larefalk Å, Lindgren P, Holmberg D, Roos G (2005). Telomere length and heredity: Indications of paternal inheritance. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**: 16374–16378.
- Nordfjäll K, Svenson U, Norrback K-F, Adolfsson R, Roos G (2009). Large-scale parent-child comparison confirms a strong paternal influence on telomere length. *Eur J Hum Genet* **18**: 385–389.
- Olsson M, Pauliny A, Wapstra E, Uller T, Schwartz T, Blomqvist D (2011). Sex differences in sand lizard telomere inheritance: paternal epigenetic effects increases telomere heritability and offspring survival. *PLoS ONE* **6**: e17473.
- Olsson M, Wilson M, Uller T, Mott B, Isaksson C, Healey M *et al.* (2008). Free radicals run in lizard families. *Biol Lett* **4**: 186–188.
- Pfaffl MW (2001). A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Res* **29**: e45.
- Pfeifer K (2000). Mechanisms of genomic imprinting. *Am J Hum Genet* **67**: 777–787.
- Shin KH, Kang MK, Dicterow E, Park NH (2003). Hypermethylation of the hTERT promoter inhibits the expression of telomerase activity in normal oral fibroblasts and senescent normal oral keratinocytes. *Br J Cancer* **89**: 1473–1478.
- Slagboom PE, Droog S, Boomsma DI (1994). Genetic determination of telomere size in humans: a twin study of three age groups. *Am J Hum Genet* **55**: 876–882.
- Unryn BM, Cook LS, Riabowol KT (2005). Paternal age is positively linked to telomere length of children. *Aging Cell* **4**: 97–101.
- Vasa-Nicotera M, Brouillette S, Mangino M, Thompson JR, Braund P, Clemitson JR *et al.* (2005). Mapping of a major locus that determines telomere length in humans. *Am J Hum Genet* **76**: 147–151.
- Viblanç VA, Gineste B, Stier A, Robin J-P, Groscolas R (2014). Stress hormones in relation to breeding status and territory location in colonial king penguin: a role for social density? *Oecologia* **175**: 763–772.
- Viblanç VA, Mathien A, Saraux C, Viera VM., Groscolas R (2011). It costs to be clean and fit: energetics of comfort behavior in breeding-fasting penguins. *PLoS ONE* **6**: e21110.
- Voillemot M, Hine K, Zahn S, Criscuolo F, Gustafsson L, Doligez B *et al.* (2012). Effects of brood size manipulation and common origin on phenotype and telomere length in nestling collared flycatchers. *BMC Ecol* **12**: 17.
- Weimerskirch H, Stahl JC, Jouventin P (1992). The breeding biology and population dynamics of king penguins *Aptenodytes patagonica* on the Crozet Islands. *Ibis* **134**: 107–117.

Annexe II

Mod.	np	Survie	Stratégies de dispersion	Dev.	AIC	ΔAIC	w_i
1	102	Age*Stat*Pop	i	22568,20	22772,20	132,54	0,000
2	97	[Stat*Imm+Ad]*Pop	i	22585,06	22779,06	139,39	0,000
3	97	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	i	22586,36	22780,36	140,69	0,000
4	97	[Stat*Ad+Imm]*Pop	i	22591,00	22785,00	145,34	0,000
5	97	[Age*Stat(D)+Stat(ND)]*Pop	i	22607,66	22801,66	162,00	0,000
6	87	Age*Stat*Pop(NE/Autres)	i	22630,76	22804,76	165,09	0,000
7	92	Age*Pop	i	22622,13	22806,13	166,46	0,000
8	92	Stat*Pop	i	22626,87	22810,87	171,20	0,000
9	87	Pop	i	22669,25	22843,25	203,59	0,000
10	98	[Pop*Ad+Imm]*Stat	i	22675,53	22871,53	231,87	0,000
11	90	[Pop*Stat(ND)+Stat(D)]*Age	i	22697,65	22877,65	237,99	0,000
12	86	[Pop*Imm+Ad]*Stat	i	22713,58	22885,58	245,92	0,000
13	92	Age*Stat*Pop _(O/E)	i	22715,04	22899,04	259,38	0,000
14	87	Age*Stat*Pop _(O/E+S)	i	22728,34	22902,34	262,68	0,000
15	87	Age*Stat*Pop _(N/S)	i	22776,39	22950,39	310,73	0,000
16	90	[Pop*Stat(D)+Stat(ND)]*Age	i	22791,95	22971,95	332,29	0,000
17	82	Age*Stat	i	22972,93	23136,93	497,26	0,000
18	80	Age	i	22982,42	23142,42	502,76	0,000
19	80	Stat	i	22987,02	23147,02	507,35	0,000
20	120	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22438,86	22678,86	39,20	0,000
21	120	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(D)+Stat(ND)]*Pop	22450,72	22690,72	51,06	0,000
22	125	Age*Stat*Pop	Age*Stat*Pop	22441,62	22691,62	51,96	0,000
23	120	Age*Stat*Pop	[Stat*Ad+Imm]*Pop	22455,43	22695,43	56,76	0,000
24	105	Age*Stat*Pop	Age*Stat	22496,14	22706,14	66,48	0,000
25	115	Age*Stat*Pop	Stat*Pop	22481,68	22711,68	72,02	0,000
26	112	Age*Stat*Pop	[Pop*Imm+Ad]*Stat	22488,15	22712,15	72,49	0,000
27	108	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop _(N/S)	22499,14	22715,14	75,47	0,000
28	108	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop _(NE)	22500,89	22716,89	77,23	0,000
29	112	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop _(O/E/S)	22496,94	22720,94	81,28	0,000
30	103	Age*Stat*Pop	Stat	22519,89	22725,89	86,23	0,000

31	108	Age*Stat*Pop	[Pop*Ad+Imm]*Stat	22511,11	22727,11	87,44	0,000
32	108	Age*Stat*Pop	[Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop _(O/E+S)	22513,85	22729,85	90,19	0,000
33	120	Age*Stat*Pop	[Stat*Imm+Ad]*Pop	22489,85	22729,85	90,19	0,000
34	115	Age*Stat*Pop	Age*Pop	22502,11	22732,11	92,45	0,000
35	103	Age*Stat*Pop	Age	22531,02	22737,02	97,36	0,000
36	110	Age*Stat*Pop	Pop	22537,81	22757,81	118,15	0,000
37	125	[wNAO*Imm+Ad]*Stat*Pop		22401,30	22651,30	11,64	0,003
38	130		[wNAO*Age*Stat(D)+Stat(ND)]*Pop	22397,65	22657,65	17,98	0,000
39	130		[wNAO*Stat*Imm+Ad]*Pop	22398,99	22658,99	19,33	0,000
40	145	wNAO		22376,16	22666,16	26,49	0,000
41	130	[wNAO*Stat(D)+Stat(ND)]*Age*Pop		22415,86	22675,86	36,19	0,000
42	135		[wNAO*Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22418,28	22688,28	48,61	0,000
43	140	[wNAO*Ad+Imm]*Stat*Pop		22411,71	22691,71	52,04	0,000
44	130	[wNAO*Stat(ND)+Stat(D)]*Age*Pop		22433,22	22693,22	53,56	0,000
45	140		[wNAO*Stat*Ad+Imm]*Pop	22414,01	22694,01	54,35	0,000
46	145		wNAO	22411,55	22701,55	61,89	0,000
47	165	wNAO	wNAO	22384,66	22714,66	74,99	0,000
48	130	[aNAO*Imm+Ad]*Stat*Pop		22379,66	22639,66	0,00	0,943
49	145	aNAO		22356,77	22646,77	7,10	0,028
50	150	aNAO	aNAO	22347,32	22647,32	7,65	0,025
51	130	[aNAO*Stat(D)+Stat(ND)]*Age*Pop		22401,45	22661,45	21,79	0,000
52	130		[aNAO*Age*Stat(ND)+Stat(D)]*Pop	22405,34	22665,34	25,68	0,000
53	130	[aNAO*Stat(ND)+Stat(D)]*Age*Pop		22405,76	22665,76	26,10	0,000
54	140		aNAO	22387,20	22667,20	27,54	0,000
55	135		[aNAO*Stat*Ad+Imm]*Pop	22398,17	22668,17	28,50	0,000
56	125		[aNAO*Stat*Imm+Ad]*Pop	22427,78	22677,78	38,12	0,000
57	125		[aNAO*Age*Stat(D)+Stat(ND)]*Pop	22429,83	22679,83	40,16	0,000
58	130	[aNAO*Ad+Imm]*Stat*Pop		22430,81	22690,81	51,15	0,000

*Annexe II. Modèles des probabilités de survie et de dispersion de la Cigogne blanche via une approche capture-marquage-recapture multi-états. Le modèle complet (modèle 1 pour la survie et modèle 22 pour la dispersion) inclue tous les effets, Age (Juv : Juvéniles; Imm: Immatures; Ad: Adultes), population (« Pop ») et du statut de dispersion précédent (« Stat » : “ND”: Non-Dispersants; “D”: Dispersants).. Np : nombre de paramètres estimables ; AIC : Critère d'information d'Akaike ; ΔAIC : Différence entre la valeur d'AIC du modèle considéré et le modèle avec l'AIC la plus faible ; wi: poids d'Akaike ; + : effet additif entre les variables considérées ; * : effets principaux des variables considérées ainsi que toutes les interactions possibles entre elles. Les effets du climat*

(«wNAO » : NAO hivernale; « aNAO » : NAO annuelle) sont testés sur les différents facteurs du modèle sélectionné (modèle 20).

Annexe III

Modèles	np	Survie adulte	Stratégies Dispersion	Déviante	AIC	Δ AIC	w_i
1	8	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	i	756,034	772,034	35,613	0,000
2	7	Stat	i	758,521	772,521	36,099	0,000
3	8	Sexe+Stat	i	757,064	773,064	36,642	0,000
4	9	Sexe*Stat	i	755,863	773,863	37,442	0,000
5	8	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	i	758,509	774,509	38,088	0,000
6	8	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	i	759,807	775,807	39,3857	0,000
7	8	Stat*Sexe(M)+Sexe(F)	i	764,116	780,116	43,694	0,000
8	7	Sexe	i	768,034	782,034	45,612	0,000
9	18	Temps+Stat	i	752,497	788,497	52,075	0,000
10	18	Sexe+Temps	l	762,864	798,864	62,443	0,000
11	18	Temps	l	763,696	799,696	63,274	0,000
12	19	Temps*Stat	l	742,011	800,011	63,589	0,000
13	29	Temps*Sexe	l	751,791	809,791	73,369	0,000
14	53	Sexe*Temps*Stat	i	715,378	821,378	84,956	0,000
15	4	i	l	696,612	941,801	204,53	0,000
16	10	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Stat	716,422	736,422	0,000	0,464
17	11	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	715,311	737,311	0,889	0,297
18	11	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	716,394	738,394	1,973	0,173
19	13	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Stat*Sexe	714,602	740,602	4,181	0,057
20	9	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age	726,948	744,948	8,526	0,007
21	11	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Sexe	726,114	748,114	11,693	0,001
22	9	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Sexe	756,008	774,008	37,587	0,000
23	32	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Temps	702,892	766,892	30,471	0,000
24	20	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Temps	747,029	787,029	50,608	0,000
25	44	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Stat*Temps	685,153	773,153	36,732	0,000
26	44	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Stat*Temps	685,153	773,153	36,732	0,000
27	33	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Sexe*Temps	735,780	801,780	65,358	0,000
28	56	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Sexe*Temps	672,189	784,189	47,767	0,000
29	79	Sexe*Stat(ND)+Stat(D)	Age*Stat*Sexe*Temps	645,957	803,957	67,536	0,000
30	9	Alt		754,112	772,112	35,6905	0,000

31	9		Alt	763,6914	781,6914	45,2699	0,000
32	5	Alt	Alt	952,0536	962,0536	225,6321	0,000
33	9	Alt +Alt ²		754,112	772,112	35,6905	0,000
34	9	Alt +Alt ²	Alt +Alt ²	763,6914	781,6914	45,2699	0,000
35	6	Alt +Alt ²	Alt +Alt ²	769,1455	781,4649	45,0434	0,000
36	6	Alt +Alt ²	Alt	769,1455	781,4649	45,0434	0,000
37	6	Alt	Alt +Alt ²	769,1455	781,4649	45,0434	0,000
38	13	Stat	Age*Stat	731,357	757,357	20,936	0,000
39	15	Sexe+Stat	Age*Stat	723,073	753,073	16,651	0,000
40	14	Sexe*Stat	Age*Stat	730,560	758,560	22,138	0,000
41	13	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	Age*Stat	731,349	757,349	20,927	0,000
42	13	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	Age*Stat	739,441	765,441	29,019	0,000
43	10	Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	740,164	760,164	23,742	0,000
44	12	Sexe+Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	729,655	753,655	17,234	0,000
45	12	Sexe*Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	739,284	763,284	26,862	0,000
46	11	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	740,164	762,164	25,742	0,000
47	11	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	Juv+Ad*[Stat(ND)+Stat(D)*Sexe]	748,223	770,223	33,801	0,000
48	11	Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	742,472	762,472	26,050	0,000
49	12	Sexe+Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	731,561	755,561	19,139	0,000
50	12	Sexe*Stat	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	741,106	765,106	28,684	0,000
51	11	Sexe*Stat(D)+Stat(ND)	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	742,413	764,413	27,992	0,000
52	11	Stat*Sexe(F)+Sexe(M)	Juv+Ad*[Stat(ND)*Sexe+Stat(D)]	747,701	769,701	33,280	0,000

*Annexe III. Modèles des probabilités de survie et de dispersion du Cincle plongeur via une approche capture-marquage-recapture multi-événements. Les modèles de départ (modèle 14 pour la survie et modèle 29 pour la dispersion) incluent tous les effets, Sexe (F: Femelles; M: Mâles), temporel (« Temps »), âge (Juv : Juvéniles ; Ad : Adultes) et du statut de dispersion précédent (« Stat » : “ND” : Non-Dispersants; “D” : Dispersants. N_p : nombre de paramètres estimables ; AIC : Critère d’information d’Akaike ; ΔAIC : Différence entre la valeur d’AIC du modèle considéré et le modèle avec l’AIC la plus faible ; w_i : poids d’Akaike ; + : effet additif entre les variables considérées ; * : effets principaux des variables considérées ainsi que toutes les interactions possibles entre elles. En gras, le modèle sélectionné.*

Résumé de la thèse

La dispersion est définie comme le mouvement réalisé par les individus entre leurs lieux de naissance et le site de leurs premières tentatives de reproduction (pour la dispersion dites « Juvénile ») ou entre deux sites de reproduction de deux saisons de reproductions successives (pour la dispersion dites « de reproduction »). Ce comportement détermine la distribution géographique des espèces, et donc influence fortement de nombreux processus biologiques ou écologiques des espèces, comme la colonisation, le sex-ratio et même la spéciation. Ce comportement a été étudié au travers du prisme de l'écologie des mouvements, qui concentre les études sur la mise en évidence des causes intrinsèques et extrinsèques pouvant expliquer les patterns de dispersions (probabilités, distances et orientations des dispersions) observés chez les espèces sauvages.

De nombreuses études ont été effectuées sur le sujet, et ces dernières ont permis de cibler différentes familles de causes proximales permettant d'expliquer en partie ces mouvements. Tout d'abord, l'environnement des individus a été reconnu comme un des acteurs principaux pouvant influencer ce type de comportement. L'environnement social, avec la présence d'autres individus de la même espèce dans la proximité d'un individu donné, peut avoir des conséquences opposées en fonction des espèces. La présence de congénères peut soit induire un effet de compétition, ce qui augmente le taux de dispersion, ou au contraire des avantages en termes de reproduction ou d'apprentissage social par exemple.

L'environnement non-social représente un ensemble complexe de facteurs pouvant influencer la dispersion. Ce qui ressort de la littérature, c'est l'importance de l'effet des conditions climatiques (les individus cherchent généralement à fuir les mauvaises conditions s'ils le peuvent) et la qualité des habitats (abri, nourriture disponible, et notamment la présence ou non de prédateurs ou de parasites, pouvant largement augmenter la propension à disperser). A cela s'ajoute également un certain nombre de différences interindividuelles (condition corporelle, âge, sexe, etc.) qui influencent largement la dispersion. Au-delà des causes proximales, des causes plus ultimes, comme par exemple l'évitement de la consanguinité permet également d'expliquer le processus dispersif.

Les conséquences sont également importantes, de par les flux d'individus que ce phénomène engendre. L'effet de la dispersion sur la survie et le succès reproducteur ne possède pas de règle générale. Ainsi, ces deux traits d'histoires de vie peuvent en être augmentés ou diminués suivant l'espèce considérée. En tout état de cause, les flux génétiques,

ainsi que les mouvements très importants qu'elle induit, font de la dispersion, un des moteurs de la spéciation et de la connectivité inter-populationnelle au sein des métapopulations.

A l'heure actuelle, les études se concentrant sur les causes de la dispersion ne prennent pas en compte des échelles de temps et d'espaces suffisant au regard des mouvements possibles de l'espèce et de l'espérance de vie de cette dernière. De même, l'étude du contexte évolutif de ce trait n'en est qu'à son début, et les recherches, notamment sur son impact sur les traits d'histoires de vie (survie, succès reproducteur, etc.) et son héritabilité potentielle, deviennent nécessaires pour comprendre correctement ce comportement.

Ma thèse a pour objectif d'étudier les causes proximales et le contexte évolutif de la dispersion chez deux espèces d'oiseaux, le cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) et la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*), étudiés à de larges échelles spatio-temporelles grâce à une approche par baguage. La première partie de ma thèse présente mon travail sur les causes proximales chez la cigogne blanche. La seconde partie porte sur les conséquences de la dispersion en termes de structure et de dynamique métapopulationnelle chez la cigogne blanche. Enfin, la troisième partie s'intéresse à la caractérisation chez le cincle plongeur du contexte évolutif de la dispersion, en étudiant si ce comportement est soumis à la sélection naturelle, en prenant en compte ses effets sur la survie, le succès reproducteur et sa transmission d'une génération à une autre.

Causes proximales de la dispersion chez les oiseaux

J'ai mis en évidence chez la cigogne blanche que la densité de conspécifiques avait une influence directe sur la dispersion des individus (Art. 1). En effet, plus la densité est élevée dans la zone de naissance des individus, moins ces derniers disperseront loin de cette zone. Cela souligne l'importance du compromis compétition/effets bénéfiques consécutif à la présence de conspécifiques à proximité. Cet effet a été caractérisé de manière assez fine puisque nous avons pu déterminer qu'il dépendait largement de l'âge des individus. Ainsi, les individus juvéniles ont tendance à disperser plus souvent que les individus matures. J'ai montré aussi qu'il y avait un effet combiné de l'âge et de la densité sur la dispersion. Quand la densité en conspécifiques sur leur zone de naissance est élevée, les juvéniles dispersent mais à des distances peu importantes (<50 km) car la présence d'autres individus apporte tout de même des avantages en termes de reproductions futures par exemple. J'ai également démontré que cet effet de la densité dépendait de la population considérée, ce qui souligne l'importance de considérer plusieurs populations pour l'analyse des processus écologiques.

L'effet des conditions climatiques (par l'utilisation de l'Oscillation Atlantique Nord) a également été étudié, et j'ai pu mettre en évidence que de bonnes conditions climatiques augmentaient le nombre d'individus juvéniles qui dispersaient. Cela peut s'expliquer par une diminution du risque lié à ce comportement, au travers d'une augmentation de la disponibilité alimentaire par exemple. Les conditions climatiques influencent largement l'effet de la densité souligné précédemment sur la dispersion, en ce sens où de très mauvaises conditions climatiques annulent l'effet de la présence de conspécifiques. En revanche, j'ai mis en évidence que les individus matures présentaient un pattern de dispersion opposé à celui des juvéniles, à savoir que plus ils vieillissaient, moins de bonnes conditions augmentaient leurs dispersion. En effet, il est extrêmement avantageux pour un individu mature de ne plus disperser (familiarité vis-à-vis des ressources, etc.), la dispersion devenant à ce moment-là un comportement utilisé en cas d'extrême urgence, à savoir lorsque les conditions sont mauvaises et que les risques et les pertes associés à rester sur la zone supplantent les bénéfices.

J'ai également concentré une partie de mes études sur l'influence du comportement migratoire de la cigogne blanche sur la dispersion. En effet, la dispersion est réalisée au retour de la migration printanière au cours de laquelle les cigognes reviennent d'Afrique. Ainsi, j'ai pu souligner que chez cette espèce la dispersion s'effectue en suivant la direction de retour de migration, ce qui dépend largement des populations considérées, de leurs situations géographiques mais également des obstacles topographiques présents sur le territoire.

Implication en dynamique des populations

Grâce à l'utilisation d'une approche nouvelle pour l'étude de la connectivité des réseaux, c'est-à-dire la théorie des graphes, j'ai été à même de pouvoir montrer l'évolution temporelle sur 25 ans (1988-2012) de la structure de la métapopulation constituée de 5 grandes populations françaises chez la Cigogne blanche (Art. 2). Les échanges d'individus entre les populations, au travers des événements de dispersion, sont apparus comme non-aléatoire et non-réciproque, ce qui induit une dynamique temporelle et spatiale de ce comportement à l'échelle métapopulationnelle. Ainsi, deux sous-groupes de populations échangeant préférentiellement entre elles depuis 2000 ont été découverts (populations du Nord-Est et Centre, populations du Nord-Ouest et Ouest). De plus, l'asymétrie des échanges apparaît à partir de 2003 avec la population Nord-Est qui fournit un grand nombre d'individus qui dispersent dans la population Centre et celle du Nord-Ouest dont les individus rejoignent celle de l'Ouest. Ainsi j'ai montré que certaines populations étaient responsables des échanges dans

l'ensemble du réseau, stabilisant alors la métapopulation. Au final, la théorie des graphes apporte une vision nouvelle aux problématiques de métapopulation, en permettant l'utilisation d'indices nouveaux et intéressants pour la compréhension du fonctionnement de ce type particulier de réseau.

Contexte évolutif du comportement dispersif : Survie, succès reproducteur et héritabilité

Grâce à une approche par capture-marquage-recapture, j'ai été à même de déterminer l'influence des stratégies de dispersion sur la survie des individus chez deux espèces d'oiseaux. Selon l'espèce considérée, les conclusions ne sont pas similaires. Chez la Cigogne blanche, la survie est supérieure chez les individus non-dispersants, ce qui est concordant avec la littérature, en ce sens où la non-dispersion est perçue comme un avantage en bénéficiant de la familiarité avec les zones de nichées (Art. 4). En revanche, le Cincle plongeur présente le résultat inverse, à savoir une survie supérieure chez les dispersants. Ce résultat s'explique au travers du prisme des balances coûts/bénéfices de la reproduction (Art. 3). En effet, il s'avère que chez cette espèce, les femelles dispersantes se reproduisent moins bien que les femelles non-dispersantes. On peut donc interpréter la diminution de survie par le coût engendré par la reproduction. Par contre, une fois installées dans une zone, les femelles investissent dans leur reproduction. Ceci corrobore le fait que le comportement de non-dispersion est le comportement privilégié chez cette espèce, ce qui permet de lui allouer un avantage évolutif certain au travers de sa sélection.

A cela s'ajoute une estimation de l'héritabilité du comportement de dispersion (Art. 5). J'ai ainsi mis en évidence chez le Cincle plongeur que la distance de dispersion est plus héritable que la probabilité de disperser. Cette dernière est en effet expliquée de manière beaucoup plus importante par l'effet « années », ce qui induit que la variance de ce trait est largement influencée par le contexte environnemental dans lequel se situent les individus. Une approche bivariée a également prouvé qu'une pléiotropie est possible entre le comportement de dispersion (probabilité et distance) et la condition corporelle des individus, ce qui induirait que des gènes ou groupes de gènes expliquent parallèlement ces deux traits phénotypiques. Cette approche, récente et peu utilisée, permet d'entrevoir des recherches futures nécessaires dans le domaine.

Conclusions & Perspectives

Cette thèse permet tout d'abord de mettre en évidence les intérêts et limites de la base de données que j'ai utilisé qui est basée sur le baguage et la relecture des bagues. Elle permet certes d'obtenir des jeux de données conséquents et utiles pour la compréhension des processus écologiques des animaux, mais elle est dépendante des réseaux de bagueurs qui la soutient. Manquant parfois de précision, de par l'impossibilité latente de concilier suivis nationaux et exhaustivité des relevés, elle apparaît à mon sens comme un complément efficace à des suivis plus fins d'animaux, notamment via l'approche par bio-logging.

Un des résultats clé de ma thèse aura été de comprendre le poids important que pouvait avoir la population que l'on considère dans la mise en évidence d'effet, notamment environnementaux. L'effet de la densité et des conditions climatiques apparaissent comme dépendant de cette situation géographiques et de l'âge des individus, et permet de mieux comprendre les rapports qu'entretiennent ensuite les populations en termes d'échanges d'individus, à une échelle métapopulationnelle.

J'ai également soulevé un point encore mal défini dans les recherches actuelles sur l'écologie des oiseaux, à savoir l'influence de la migration sur la dispersion des individus. Il apparaît au travers de mes recherches que les deux processus sont intrinsèquement liés, ce qui influence fortement la dynamique des populations. Ces résultats montrent le recul qu'il faut prendre dans l'interprétation des résultats concernant la dispersion des espèces migratrices.

La mise en évidence d'une pléiotropie potentielle au travers de mes analyses sur l'héritabilité de la dispersion ouvre également en parti la voie à des recherches plus poussées sur la compréhension de la génétique des mouvements. Il devient dès lors nécessaire, pour une complète compréhension du phénomène, de distinguer les origines génétiques propres de la dispersion et des traits associés (comportement exploratoire, condition corporelle, etc.)

Finalement, le rôle important joué par les conditions climatiques sur ce processus, et l'évolution drastique de celles-ci au cours des dernières décennies, oblige à considérer la dispersion comme un mécanisme en pleine évolution, permettant partiellement aux individus de s'adapter à des modifications environnementales attendues dans un futur plus ou moins proche.

“There is no real ending. It’s just the place where you stop the story”

Frank HERBERT

Crédits photos : G. Gaillard, X. Meyer, C. Roth et J.-P. Maurer

Déterminants proximaux et contexte évolutif de la dispersion chez deux espèces d'oiseaux, la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) et le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)

Résumé

La dispersion est définie comme le mouvement fait par un individu entre son lieu de naissance et le site de sa première reproduction (dispersion natale) ou entre deux sites de reproduction successifs (dispersion de reproduction). Il possède de nombreuses causes (proximales et ultimes) et conséquences (fitness, etc.), peu étudiées à des échelles spatiotemporelles larges. Cette thèse souligne le rôle de la densité, du climat, et des populations considérées, avec une approche dynamique des échanges et un rôle de la migration, sur la dispersion de la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) en France. La dispersion influence la survie et la reproduction chez le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) et est héritable, ce qui souligne le processus évolutif sous-jacent à l'apparition de ce comportement. Ces travaux recontextualisent le rôle de l'environnement sur la dispersion à une échelle inter-populationnelle, en soulignant les liens avec la migration, ainsi que le contexte évolutif de ce trait.

Mots-clés: Dispersion, Climat, Densité, Population, Survie, CMR, Animal model, Théorie des graphes

Résumé en anglais

Dispersal is defined as the movement made by an individual between his birthplace and the site of his first breeding attempt (natal dispersal) or between successive breeding sites (breeding dispersal). It has many causes (proximate and ultimate) and consequences (fitness, etc.), rarely studied in large spatial and temporal scales. This thesis emphasizes the role of density, climate, and populations, with a dynamic approach and the role of migration, on the dispersal of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in France. Dispersal influences survival and reproduction in the White-throated Dipper (*Cinclus cinclus*) and is heritable, highlighting the underlying evolutionary process of this behavior. This work recontextualized the role of the environment on the dispersal in an inter-population level, as long as the links with migration and the evolutionary context of this trait.

Keywords: Dispersal, Climate, Density, Population, Survival, CMR, Animal model, Graph theory