



La sélection naturelle : contraintes méthodologiques et déterminants climatiques chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*)

Pascal Marrot

► To cite this version:

Pascal Marrot. La sélection naturelle : contraintes méthodologiques et déterminants climatiques chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*). Biologie animale. Université Montpellier; Université de Sherbrooke (Québec, Canada), 2016. Français. NNT : 2016MONTT149 . tel-01663696

HAL Id: tel-01663696

<https://theses.hal.science/tel-01663696>

Submitted on 14 Dec 2017

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.

LA SELECTION NATURELLE: CONTRAINTES MÉTHODOLOGIQUES ET
DETERMINANTS CLIMATIQUES CHEZ LA MESANGE BLEUE (*CYANISTES*
CAERULEUS)

par

Pascal Marrot

thèse présentée au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, Décembre, 2016

Le 30 novembre 2016

Membres du jury

Professeure Anne Charmantier
Co-directeur de recherche

Professeur Dany Garant
Directeur de recherche

Professeure Marta Szulkin
Rapporteur
Wild Urban Evolution & Ecology Lab

Professeur Alexis Chaine
Évaluateur externe
Station d'écologie expérimentale du CNRS UMR 5321

Professeure Fanie Pelletier
Président-rapporteur

SOMMAIRE

L'époque actuelle est caractérisée par des changements environnementaux sans précédent, dont les conséquences sur la biodiversité sont méconnues. Parmi eux, le changement climatique représente probablement l'un des plus médiatisés, dont les impacts sur les populations naturelles restent à évaluer. En effet, si de nombreuses études ont mis en évidence une réponse plastique des espèces au changement climatique, les observations de réponse évolutive restent extrêmement rares, ce qui va à l'encontre des modèles théoriques. L'objectif général de ma thèse était d'explorer les raisons à cette inadéquation entre modèles théoriques et observations. Alors que de nombreuses pistes ont été explorées dans la littérature, j'ai choisi de m'intéresser à l'évaluation et la quantification de la sélection naturelle associée au changement climatique, ainsi qu'à l'exploration de l'impact de la variation environnementale sur notre estimation de la sélection naturelle. Pour ce faire, j'ai utilisé un jeu de données phénotypiques à long terme sur la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) qui est suivie dans le sud de la France depuis 26 ans.

Dans un premier temps (chapitre 2), j'ai étudié l'impact du réchauffement climatique sur la sélection naturelle agissant sur la date de ponte, un trait relié à la valeur sélective chez les passereaux. Les analyses climatiques préliminaires ont montré une augmentation importante de la température depuis 1970 sur notre site d'étude, particulièrement marquée au printemps. Durant cette saison, la température maximale du mois d'avril a été identifiée comme renforçant la sélection naturelle sur la date de ponte. L'avantage à se reproduire tôt était d'autant plus important que la température maximale du mois d'avril était chaude, mettant en lumière l'impact sélectif du réchauffement climatique sur notre population. De plus, une analyse prédictive montrait un accroissement continu de la température du mois d'avril dans le futur, prédisant une augmentation de la force de sélection. Ces résultats ont donc permis de mettre en évidence l'impact potentiel du changement climatique sur le paysage adaptatif des espèces, suggérant une possible réponse évolutive à celui-ci.

Si le changement climatique se caractérise par une augmentation de la température, il s'accompagne aussi d'une augmentation de la fréquence d'événements climatiques extrêmes.

Leurs impacts sur les écosystèmes sont très peu connus, en particulier leurs influences sélectives. J'ai donc étudié l'impact de plusieurs événements climatiques extrêmes sur la sélection naturelle agissant sur les traits d'histoire de vie (chapitre 3). Les résultats suggèrent que (i) le succès d'envol par nichée était négativement influencé par la présence de très fortes précipitations ou de journées extrêmement chaudes durant le nourrissage; et (ii) ces dernières augmentaient la force de sélection agissant sur la date de ponte. Autrement dit, il était d'autant plus avantageux de pondre tôt lorsque de nombreuses nichées subissaient au moins une journée extrêmement chaude durant le nourrissage. Plus intéressant encore, cet effet était indépendant de celui des températures moyennes durant la même période, suggérant un impact sélectif des événements extrêmes en tant que tel. Cette analyse a donc permis de montrer que les événements climatiques extrêmes pourraient potentiellement altérer les trajectoires évolutives des populations au travers de leur impact sur la sélection naturelle.

Enfin, je me suis intéressé dans une dernière partie (chapitre 4) à l'influence de la variation spatiale environnementale sur notre estimation de la sélection naturelle. En effet, il est connu depuis plusieurs décennies que la variation environnementale peut altérer notre estimation de la sélection naturelle de par ses effets sur les performances des individus. En d'autres termes, l'hétérogénéité environnementale au sein d'une population peut potentiellement favoriser certains phénotypes alors qu'ils ne causent pas d'avantage adaptatif, biaisant de ce fait notre estimation de la sélection. Après avoir montré que la variation spatiale de l'environnement de notre site d'étude tendait à constamment gonfler la sélection naturelle mesurée, plusieurs modèles géostatistiques ont été comparés afin de contourner ce biais. Un type de modèle géostatistique (la PCNM) a été identifié comme la meilleure solution afin de contrôler pour la variation spatiale de l'environnement à toutes les échelles, permettant donc de nous approcher de la mesure non-biaisée de la sélection naturelle. Ce dernier chapitre a donc permis de (i) mettre en lumière un biais méthodologique et conceptuel, potentiellement inhérent à toute étude dont le but est d'estimer la sélection naturelle sur des données phénotypiques; et (ii) proposer une méthode statistique afin de contourner ce biais.

En résumé, les résultats de cette thèse montrent que le changement climatique peut être associé à une pression de sélection sur les populations. De plus, une méthodologie a été proposée afin de prendre en compte la variation environnementale au sein des populations,

réduisant un biais inhérent à toute estimation de la sélection naturelle *in natura*. Cette thèse permet donc d'accroître notre compréhension de la sélection naturelle et de sa relation avec l'environnement dans un contexte de changement climatique.

Mots clés : sélection naturelle, changements climatiques, réponse évolutive, mésange bleue, variation environnementale, autocorrélation spatiale.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier mes directeurs de thèse Anne Charmantier et Dany Garant qui m'ont encadré de la meilleure façon qui soit, tant sur un plan scientifique qu'humain. Ils m'ont accordé une totale liberté scientifique tout en étant constamment disponible, transformant ces 4 années de thèse en une formidable expérience. Merci aux membres de mon comité de conseiller Fanie Pelletier, Mark Vellend et Céline Téplitsky qui ont su entretenir une réflexion scientifique intéressante tout au long du projet.

Le suivi à long terme de la mésange bleue représente une aventure humaine, qui ne pourrait exister sans le travail de nombreux volontaires et de son fondateur Jacques Blondel. Je remercie toutes les personnes qui ont contribué à la récolte de données depuis 40 ans, me permettant aujourd'hui de conduire un projet de thèse aussi intéressant, en particulier Christophe de Franceschi, Philippe Perret et Gabrielle Dubuc-Messier. Je remercie les Corses pour leur accueil, et en particulier Achille, sans qui l'article des images satellites n'aurait pu voir le jour. Plusieurs personnes m'ont stimulé scientifiquement durant ces quatre années, permettant de contribuer directement ou indirectement à ce projet: je remercie à ce titre Marta Szulkin, Jacques Blondel, Philippe Perret, Luis Miguel-Chevin et Céline Teplitsky. Aussi, lorsque les relecteurs de *tous* mes articles signent leurs revues et contribuent significativement à la réflexion scientifique de tout le projet de thèse, il peut être pertinent de les remercier. Je remercie donc Michael Morrissey et Jarrod Hadfield. Cotutelle oblige, je remercie mes collègues et amis des deux côtés de l'océan qui montrent qu'un laboratoire est une aventure avant tout humaine: Je remercie Fred, Elsa, Fabien, Noémie, Boris, Charles, Guillaume, Louise, Marie, Sophie, Clémence, Ismaël, Paul et Léo pour le côté français; et Audrey (2!), Philippine, Etienne, Alex, Martin, Maika, Michael, Adrien, Antoine B, Antoine T, et Clarence pour le côté Québécois. Je remercie en particulier Audrey (1!) sans qui cette thèse aurait pu être rédigée avec une grosse dose de stress. Outre les défis administratifs, la cotutelle m'a permis de faire la connaissance de ce pays qu'est le Québec, rendant le doctorat une expérience bien plus que scientifique.

Enfin, je remercie tous mes amis (les cochins!) pour leur soutien. Je remercie Serge, Nicole, Simone et Natacha sans qui je n'aurais probablement pas été là.

J'ai été soutenu financièrement durant mon doctorat par une bourse doctorale du CRSNG et le GDRI Dynamique de la Biodiversité et Trait d'Histoire de Vie.

TABLE DES MATIERES

SOMMAIRE.....	I
REMERCIEMENTS	V
TABLE DES MATIERES.....	VII
LISTE DES FIGURES	XI
LISTE DES TABLEAUX	XVI
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Cadre théorique	1
<i>Les changements environnementaux</i>	1
<i>Le paysage adaptatif</i>	3
<i>Du paysage adaptatif à la sélection naturelle</i>	6
<i>Stases évolutives et changements climatiques: un manque d'observations</i>	8
<i>Le problème des covariances environnementales</i>	13
Objectifs	17
Méthodes	18
<i>Modèle biologique: La mésange bleue</i>	18
<i>Suivi à long terme dans le sud de la France</i>	18
<i>Caractéristiques environnementales</i>	19
CHAPITRE 2 RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE & SELECTION	23
Description de l'article et contribution	23
Current Spring Warming as a Driver of Selection on Reproductive Timing in a Wild Passerine.....	24
Abstract	24
Introduction.....	26
Materials and Methods.....	28
<i>Study area and field work</i>	28
<i>Environmental variables</i>	29
<i>Statistical analyses</i>	30
Results	32
<i>Patterns of temperature increase</i>	32
<i>Selection on laying date and its temporal variation</i>	34
<i>Climate warming and selection</i>	36
<i>Predicting global warming impact on future selection strength</i>	37
Discussion	40
Acknowledgements	44
References	44

CHAPITRE 3 EVENEMENTS CLIMATIQUES EXTREMES & SELECTION.....	52
Description de l'article et contribution	52
Multiple extreme climatic events strengthen selection for earlier breeding in a wild passerine.....	53
Abstract	53
Introduction.....	54
Materials and Methods.....	58
<i>Study area and field work</i>	58
<i>Climatic data</i>	58
<i>ECE variables</i>	58
<i>Statistical analyses</i>	59
<i>ECEs and number of fledglings</i>	59
<i>Mean climatic versus ECE variables</i>	61
Results.....	62
<i>Annual reproductive success and climate fluctuations</i>	62
<i>Natural selection variation with ECEs</i>	63
<i>Influence of mean versus extreme climate</i>	66
Discussion	67
<i>Effect of ECEs on the number of fledglings</i>	67
<i>Selective impact of ECEs</i>	69
<i>Mean vs. extreme climate selective impact</i>	69
Acknowledgments	70
References.....	70
CHAPITRE 4 COVARIANCES ENVIRONNEMENTALES & SELECTION	79
Description de l'article et contribution	79
Spatial autocorrelation in fitness affects the estimation of natural selection in the wild	80
Abstract	80
Introduction.....	82
Materials and methods	86
<i>Study site and field work</i>	86
<i>Detecting spatial autocorrelation</i>	87
<i>Spatial modelling in selection analyses</i>	87
<i>Generalized least square</i>	88
<i>Simultaneous autoregressive models: SAR-lag and SAR-err</i>	88
<i>Principal coordinate matrices of neighbour matrices</i>	89
<i>Selection analysis and geostatistics in a blue tit data set</i>	91
<i>Selection analysis and geostatistics on simulated data sets</i>	91
Results.....	92
Discussion	99
<i>On the origin of spatial autocorrelation in fitness</i>	99
<i>Controlling for spatial autocorrelation in fitness</i>	100
<i>Effects of spatial autocorrelation on selection estimation</i>	102
<i>Spatial autocorrelation is not just a nuisance</i>	103
Acknowledgements.....	105
References.....	105
CHAPITRE 5 DISCUSSION GENERALE & CONCLUSION.....	112

Discussion générale.....	112
<i>Résumé</i>	112
<i>Changement climatique & sélection</i>	114
<i>Les covariances environnementales spatiales</i>	121
<i>Digression sur la couleur du bruit de la sélection</i>	127
Conclusion	132
ANNEXES	133
Annexes chapitre 2.....	133
Annexes chapitre 3.....	140
Annexes chapitre 4.....	143
BIBLIOGRAPHIE	145

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1** Paysage adaptatif de Wright pour deux allèles. Les + représentent de hautes valeurs adaptatives, et les – représentent de faibles valeurs adaptatives. Figure tirée de Svensson et Calsbeek, 2012. 4
- Figure 1.2** Paysage phénotypique de Simpson pour deux traits phénotypiques. Les lignes relient les points pour lesquels la valeur adaptative est égale. L'optimum représente le point de valeur adaptative maximale. Tiré de <http://www.bio.tamu.edu/users/ajones/gmatrixonline/whatisg.html>. 5
- Figure 1.3** Sélection et covariance environnementale. (A) Représentation schématique de la covariance environnementale entre le phénotype et la valeur adaptative (W). Figure tirée de Kruuk *et al*, 2003. (B) Modèle graphique de la base génétique de la sélection. La covariance phénotypique entre la valeur adaptative (W) et le trait (1^{er} colonne) est décomposée en composante génétique (2^{ème} colonne) et environnementale (3^{ème} colonne). Les points rouges représentent les 10% d'individus qui ont le mérite génétique le plus fort, et les points bleus représentent les 10% d'individus qui ont le mérite génétique le plus faible. Figure tirée de Morrissey *et al*, 2010. 15
- Figure 1.5** Nombre de chênes blancs (à gauche) et chênes verts (à droite) dans un cercle de 50m de rayon autours de chaque nichoir à La Rouvière. Les nichoirs sont représentés par des points noirs. Les points colorés sont proportionnels au nombre de chênes. Figure tirée de Szulkin *et al*. (2015). 20
- Figure 1.6** Indice de végétation NDVI mesuré pour les nichoirs entourés seulement par des chênes blancs (n = 110, en noirs) ou des chênes verts (n = 10, en gris). Les moyennes et les écarts types sont respectivement représentées par des lignes épaisses et fines. Figure tirée de Szulkin *et al*. (2015). 21

Figure 1.7	Anomalies des températures mensuelles journalières moyennes durant la période 1970-1975. Les anomalies ont été calculées par rapport à la température durant la période 1970-2000. La ligne rouge représente un lissage du signal basé sur une moyenne mobile dans une fenêtre temporelle de 2 ans.	22
Figure 2.1	Temperature change (in °C decade ⁻¹) for daily minimum (in blue), mean (in black) and maximum (in red) monthly temperatures over the 1970-2014 period near the forest of La Rouvière, southern France.	34
Figure 2.2	Temporal fluctuation of standardized selection gradient on laying date across years. The red dashed line indicates the mean selection gradient over 24-years. *, ** and ***represent <i>P</i> -values < 0.05, < 0.01 and < 0.001 respectively.	36
Figure 2.3	Anomalies in daily maximum April temperatures over the 1970-2050 period compared to the 1970-2000 period. Predictions (blue line) for the 2015-2050 period were extracted from an autoregressive integrated moving average model including a temporal autocorrelation order = 4. The grey area shows the 95% confidence intervals.	39
Figure 2.4	Standardized selection gradients on laying date for anomalies in daily maximum April temperatures ranging between 0 and 3°C. Selection gradients were extracted from the best model of the model averaging approach (including an interaction between laying date and predation rate and maximum April temperature). The mean annual standard deviation of laying date was 7.6 days in our population.	40
Figure 3.1	Directional selection gradient for laying date (solid lines) estimated on a dataset containing only years that did (A) or did not (B) witness at least one extreme hot day during the nestling period. The datasets A and B included 14 (<i>n</i> = 843) and 11 (<i>n</i> = 543 broods) years respectively. Dashed lines represent 95% confidence intervals.	66

Figure 4.1	A five-step procedure to control for spatial autocorrelation in selection analyses using the principal coordinates of neighbour matrices method (PCNM , From more details on steps 1 to 3, see Borcard & Legendre 2002).	90
Figure 4.2	Moran's I correlogram for number of fledglings at La Rouvière from 2008 to 2013 (with associated standard deviations). Moran's index was calculated at eight distance classes, from 208 m to 1664 m, with a lag distance of 208 m. There is significant and positive spatial autocorrelation at 208 m, 416 m and 832 m (lags 1, 2 and 4) and a significantly negative autocorrelation at 1664 m (lag 8).	93
Figure 4.3	Comparison of selection differentials estimated from non-spatial and spatial selection models. Box, whiskers and dots refer to 25/75%, 10/90% and outliers of estimates across 200 simulated data sets. The horizontal dotted line indicates the true value of the selection coefficient (=0). For a presentation of the four spatial models, see legend of Table 4.1 and Methods section.	98
Figure 5.1	Nombre d'ECEs durant la saison de nourrissage des oisillons en fonction des années. Un ECE réfère ici à une journée extrêmement chaude. La saison de nourrissage allait de la date moyenne d'éclosion (29 avril) jusqu'à la date moyenne d'envol (25 mai).	116
Figure 5.2	Cumul des précipitations (en mm) durant le moi de mai (comprenant la saison de nourrissage des oisillons) en fonction des années.	116
Figure 5.3	Autocorrélation spatiale de la proportion des deux espèces de chênes (indexés de Moran associés avec leurs intervalles de confiance à 95%) mesurée dans les 50m autour de chaque nichoir pour 13 classes de distance (Pas) de 158m. Figure tirée de Szulkin <i>et al.</i> 2015.	122

Figure 5.4	Spectre de puissance pour (a) la température en Angleterre et (b) le niveau de la mer. Ces graphiques relient la puissance d'un événement à sa fréquence d'apparition dans le temps. Ces données ont été confirmées par d'autres auteurs (Vasseur et Yodzis, 2004), mettant en évidence la même tendance : Contrairement au milieu terrestre, le milieu marin est en très grande partie dominé par des événements de faible amplitude (on le dit « tampon »). Figure tirée de Steele, 1985.	127
Figure 2.S1	ARIMA procedure. The graph show temporal autocorrelation in April maximum temperature. Dotted blue lines represent significance thresholds. Temperatures were autocorrelated at time lags of 3, 4 and 5 years.	131
Figure 2.S2	Daily (A) mean, (B) minimum and (C) maximum monthly temperature anomalies over the 1970-2015 period compared to the 1970-2000 period. The red line displays a smooth trend based on a 2-year moving window.	134
Figure 2.S3	Distribution of relative fitness in La Rouviere.	135
Figure 2.S4	Fitness function of laying date, estimating as a regression of relative number of fledglings on standardized laying date within each year, and its quadratic form. The grey area represents the 95% confidences intervals.	136
Figure 4.S1	Distribution and coordinates (in decimal degrees) of nest boxes within the population of La Rouvière, southern France. Each dot represents a nest box.	141
Figure 4.S2	Moran's correlogram for residuals from univariate regressions of fitness on (a) clutch size, (b) laying date, (c) incubation duration and (d) the three traits together. Moran's index was calculated at 8 distance classes, from 208 m to 1664 m, with a lag distance of 208 m. There is significant and positive spatial autocorrelation at 208 m and 416 m in the residuals from the four selection models.	142

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	Summary results of the model averaging approach to assess climatic variables driving selection on laying date. T°C min, T°C mean and T°C max represent the daily minimum, mean and maximum monthly temperatures respectively. Relative importance represents the probability that the variable was included in the best model. In bold, the only variable with a relative importance above 70%. Population density represents the annual mean distance between an occupied nest box and its closest neighbour. Predation rate was estimated as a categorical variable taking two different modalities: low and high corresponding to a predation rate below or above 0.1 respectively. 38
Table 3.1	Studies assessing the impact of ECEs on the selection pressures acting on key adaptive traits. In all these studies, ECEs reinforced natural selection. ¹ Individual quality refers here to the acquisition and allocation of resources. .. 58
Table 3.2	Summary results of the model averaging approach exploring the effect of average climatic and ECE variables on the number of fledglings. The climatic measures concern three successive nestling stages: 0-7 days (HAT), 8-15 days (NES) and 17-21 days (FLE). The averaged slope corresponds to the averaging of predictor estimates among all selected models weighted by the Akaike weight of each model. See Material & Method section for abbreviations used here. Relative importance represents the probability that the variable was included in the best model. In bold, the variables with a relative importance above 80%. 63
Table 3.3	Effect size ($\pm$ SD) of ECEs occurring during the nestling (NES) and fledgling (FLE) stage on the selection gradients for laying date and clutch size. See Material & Method section for meaning of abbreviations. In bold, the interaction term between laying date and the percentage of broods experiencing at least one extremely hot day during the nestling stage within each year. 64

Table 3.4	Directional selection gradients (β) for laying date estimated on two datasets including either at least one ECE or no ECE. ECE here represents a brood experiencing an extremely hot day during the nestling stage (8-15 days old). <i>P</i> -values were obtained from a LRT. <i>n</i> : numbers of broods.	65
Table 4.1	Comparison of non-spatial versus spatial selection models. Selection differentials ($S \pm SD$) and selection gradients ($\beta \pm SD$) for clutch size (CS), laying date (LD) and incubation duration (ID) are estimated using univariate (differentials) and multivariate (gradients) regressions, respectively. Moran's I corresponds to a global Moran's I computed on the first two distance classes. logLik refers to the log-likelihood of each model.*** represent <i>P</i> -values <0.001, and ** <i>P</i> -values <0.01. All other <i>P</i> -values were >0.05. The non-spatial model is a Lande and Arnold regression. GLS model refers to generalized least squares-based model with exponential correlation structure. SAR-lag and SAR-err refer, respectively, to simultaneous autoregressive models where spatial autocorrelation is modelled in a lagged form of the fitness and in the error structure. PCNM model refers to the inclusion of selected eigenvectors (EgS) as covariates.	95
Table 4.2	Residual spatial autocorrelation (measured as the Moran's I on the first distance class) and selection differentials from the non-spatial and the four spatial models ($\pm SD$ across the 200 simulations). For a presentation of the four spatial models, see legend of Table 4.1 and Methods section.	97
Table 2.S1	Selection gradients estimated from the AIC-based best model (see main text) for 4 different anomalies in April maximum temperatures (max. April T°C).CI inf. and CI sup. represents 5% inferior and 95% superior confidence intervals respectively.	137
Table 3.S1	Partial correlations among each pair of climatic predictors used in the model averaging statistical analysis. In bold, correlations > 0.50. See Material and Methods section for details of abbreviations.	138

Table 3.S2	Results of LRTs conducted between each model pair.	139
Table 3.S3	Summary of model averaging approach exploring the effect of ECE and MEAN climatic variables occurring over the entire breeding season on the number of fledglings produced at the population level. See Material and Methods section for details of abbreviations.	140

Chapitre 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Cadre théorique

Les changements environnementaux

Les êtres vivants sont des entités hautement organisées, en perpétuelle interaction avec leur environnement biotique et abiotique (Monod, 1970). La survie d'une espèce dépend donc de la stabilité dans le temps et dans l'espace de son environnement. Un changement brutal d'environnement peut être accompagné par des effets importants sur la survie d'une espèce. Les couches paléontologiques attestent des effets dévastateurs qui peuvent accompagner un changement rapide de l'environnement (Gould & Eldredge 1977). On distingue cinq extinctions massives dans le passé, et certains auteurs n'hésitent pas à parler de 6^{ème} extinction de masse pour qualifier notre ère (Wake & Vredenburg 2008). Le taux d'extinction actuel des espèces est estimé par certains auteurs comme étant 1000 fois plus important que le taux moyen dans le passé (Purvis & Hector 2000; Barnosky *et al.* 2011). La majorité des espèces sont structurées en populations, lesquelles sont aussi concernées par un taux d'extinction important. En effet, Hughes et al (1997) ont calculé que 1800 populations (toutes espèces confondues) disparaissent chaque heure uniquement dans les forêts tropicales (Hughes, Daily & Ehrlich 1997). Une population représente un groupe d'individu de la même espèce localement adapté à son habitat (Mayr 1970). Face à un changement d'environnement, une population peut se maintenir grâce à trois types de réponses : la dispersion, la plasticité phénotypique ou l'adaptation génétique (Gienapp et al. 2008). Même si la dispersion a été identifiée comme une stratégie utilisée pour faire face à un changement environnemental (Perry *et al.* 2005; Chen *et al.* 2011), elle est efficace seulement si des habitats appropriés existent (Thomas et al. 2004). Seules la plasticité phénotypique et l'adaptation locale

permettent de maintenir localement la population. La plasticité phénotypique représente la capacité d'un génotype à exprimer plusieurs phénotypes dans plusieurs environnements différents (Stearns 1989). Celle-ci peut donc permettre une réponse rapide et ciblée des populations face à un changement environnemental. Cependant, la plasticité phénotypique présente des coûts et des limites (Auld, Agrawal & Relyea 2009). Par exemple, elle ne peut permettre une réponse adaptative à un changement environnemental si celui-ci est non-linéaire (Ghalambor *et al.* 2007). À long terme, seule l'adaptation génétique permet une réponse optimale des populations. Il est à noter cependant que la plasticité pourrait être un moteur de l'adaptation génétique, notamment grâce au phénomène d'assimilation génétique (Price, Qvarnstrom & Irwin 2003).

L'adaptation génétique représente l'évolution de traits génétiquement déterminés (morphologiques, comportementaux, etc) au cours des générations sous l'action de la sélection naturelle. L'adaptation locale a d'abord été vue comme un processus lent. Au vu des données paléontologiques, Darwin lui-même a été le premier à parler de phénomènes extrêmement lents pour caractériser l'évolution : « *We see nothing of these slow changes in progress, until the hand of time has marked the long lapse of ages* » (1859, p. 84). Il faudra attendre 1944, pour que Simpson soit le premier à suggérer que l'évolution pourrait être dans certains cas un processus rapide. Cette hypothèse fut par la suite appuyée par des données en populations naturelles. En effet, des exemples d'évolution rapide ont été mis en évidence chez plusieurs taxons (Hendry & Kinnison 1999) tel que les insectes (Gilchrist *et al.* 2004), les crustacés (Hargeby, Johansson & Ahnesjö 2004) ou les oiseaux (Grant & Grant 1995). Certains exemples particulièrement significatifs de divergences adaptatives ont mis en évidence les premières étapes de la spéciation. Par exemple, Hendry *et al.* (2000) ont montré un isolement reproducteur entre deux populations de saumons (*Oncorhynchus nerka*) en seulement 13 générations (Hendry *et al.* 2000). Chez le lézard des ruines (*Podarcis sicula*), une étude de Herrel *et al.* (2008) a montré une évolution morphologique rapide. En seulement 36 ans, la taille des lézards avait augmenté, leur régime alimentaire changé (passant d'insectivore à herbivore) et des valves cæcales étaient apparues (Herrel *et al.* 2008). Ces exemples ont permis de forger l'idée que l'évolution par sélection naturelle peut être un phénomène très

rapide. C'est pourquoi l'adaptation locale n'est plus vue comme un processus lent, mais bel et bien comme une réponse possible des populations face aux changements environnementaux (Davis, Shaw & Etterson 2005). Il est donc crucial de comprendre quels sont les mécanismes évolutifs en jeu lors de l'adaptation d'une population à un nouvel environnement. Cela permettrait par exemple de mieux cibler les mesures de conservation des espèces dans les habitats hétérogènes, impliquant des divergences adaptatives entre populations (Ashley *et al.* 2003; Stockwell, Hendry & Kinnison 2003). À terme, évaluer l'importance relative de ces mécanismes nous permettrait aussi de prédire la réponse adaptative des populations faces à la crise actuelle de la biodiversité (Lavergne et al. 2010). Comprendre l'adaptation locale demande nécessairement l'intégration de plusieurs paramètres dans les modèles théoriques, comme la sélection naturelle ou la variance génétique. En ce sens, le paysage adaptatif a représenté la première illustration conceptuelle de tels modèles théoriques.

Le paysage adaptatif

En 1932, Wright propose la première illustration intuitive des phénomènes micro-évolutifs. Au lieu d'expliquer la dynamique évolutive avec les mathématiques, Wright développe une analogie entre la valeur adaptative et l'altitude, et entre les combinaisons génétiques et les caractéristiques physiques du paysage (Svensson & Calsbeek 2012). Dans sa forme bivariée, le paysage adaptatif de Wright met en relation la valeur adaptative de la population et la fréquence génétique de deux allèles (voir Fig. 1.1).

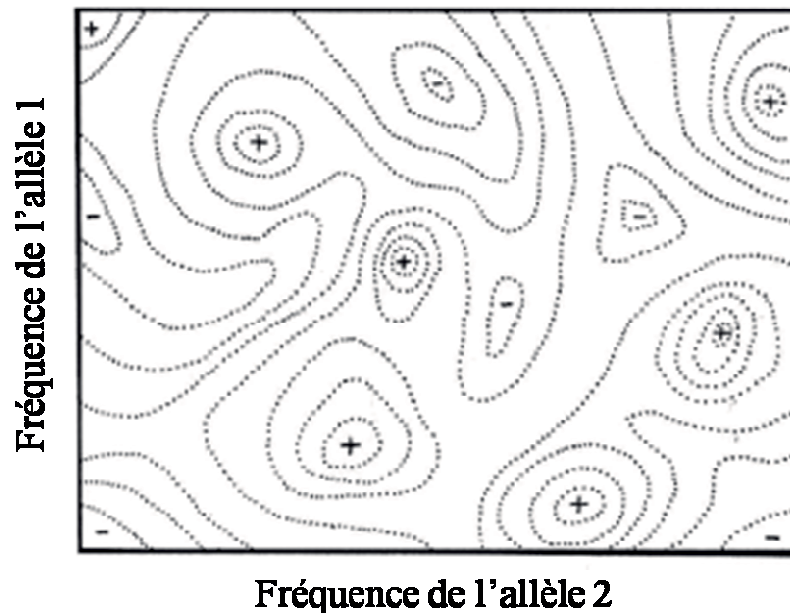


Figure 1.1 Paysage adaptatif de Wright pour deux allèles. Les + représentent de hautes valeurs adaptatives, et les – représentent de faibles valeurs adaptatives. Figure tirée de Svensson et Calsbeek, 2012.

Le paysage adaptatif permet de représenter la valeur adaptative de la population en fonction d'une combinaison de gènes. Il peut donc être vu comme la représentation graphique du théorème fondamental de la sélection naturelle de Fisher. Il permet de se représenter intuitivement les trajectoires évolutives : une population commence sur le paysage adaptatif, et en fonction de son architecture génétique, elle va se déplacer vers le pic le plus proche. Une fois arrivée en haut, elle a atteint un point d'équilibre. La forme du paysage adaptatif (rugueux ou lisse avec un sommet) est toujours une question centrale en biologie évolutive (mais voir Poelwijk *et al.* 2007 pour la première construction expérimentale d'un paysage adaptatif). Cette question a toujours été associée à la question de savoir comment les populations pourraient passer d'un pic à l'autre, ce qui est théoriquement impossible (mais voir Martin & Wainwright 2013 pour une confirmation en population naturelle).

Malgré son succès en génétique (Dobzhansky 1937), le paysage adaptatif ne permet pas de rendre compte de l'évolution des couches fossiles. C'est-à-dire des formes phénotypiques, plutôt que des fréquences alléliques. Ce pont entre la macro et la micro-évolution fut construit par Simpson (Simpson 1944) sous la forme de son paysage phénotypique. Dans son modèle bivarié, Simpson met en relation la valeur adaptative de la population avec deux traits phénotypiques (voir Fig. 1.2).

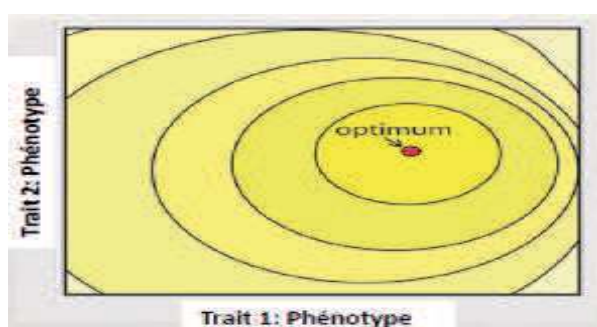


Figure 1.2 Paysage phénotypique de Simpson pour deux traits phénotypiques. Les lignes relient les points pour lesquels la valeur adaptative est égale. L'optimum représente le point de valeur adaptative maximale. Tiré de <http://www.bio.tamu.edu/users/ajones/gmatrixonline/whatisg.html>

Simpson utilisa ce modèle dans le but d'expliquer l'évolution des équidés. Tout comme le paysage adaptatif de Wright, le paysage phénotypique de Simpson permet d'illustrer les trajectoires évolutives des populations, mais à une échelle paléontologique. La population va se déplacer dans l'espace phénotypique dans la direction de l'optimum. On dit qu'elle est soumise à une force de sélection directionnelle. Une fois l'optimum atteint, la population est à l'équilibre. On dit ici qu'elle est soumise à une force de sélection stabilisante. Cet optimum représente en théorie le point le plus haut du paysage, c'est-à-dire la combinaison phénotypique conduisant à la valeur adaptative maximale. Il est important de remarquer que l'optimum est un point purement théorique. Cela amena d'ailleurs Richard Dawkins à le qualifier de « Mont Improbable » (Dawkins 1997). En effet, en population naturelle, le

paysage phénotypique au-delà de la variation observée est purement hypothétique. Ce constat a amené plusieurs auteurs à qualifier le paysage phénotypique comme étant une simple métaphore, n'ayant aucun lien avec la réalité (Eldredge & Cracraft 1980; Provine 1989). Malgré cela, dans les années 70, Russel Lande parvint à formaliser mathématiquement le paysage phénotypique de Simpson, permettant de faire un pont entre la théorie et l'observation (Lande 1979; Lande & Arnold 1983).

Du paysage adaptatif à la sélection naturelle

La topologie du paysage adaptatif phénotypique (ses creux et ses pics) est façonnée par la sélection naturelle. Par conséquent, la position d'un pic sur le paysage adaptatif représente la direction de la sélection naturelle (quel phénotype est favorisé), et sa pente représente la force de la sélection (à quel point un phénotype est favorisé). La pente du paysage adaptatif (formalisée par β) est donc la dérivée de la valeur adaptative moyenne sur le phénotype moyen:

$$\beta = \frac{\partial \ln \bar{W}}{\partial \bar{z}} \quad \text{eq. 1.1}$$

Ici, $\bar{W}$ représente la valeur adaptative moyenne de la population. De la même façon, il est possible de calculer la courbure (dérivée seconde) du paysage adaptatif, rendant compte d'un changement de variance par génération (sélection stabilisante ou disruptive) :

$$\frac{\partial^2 \ln \bar{W}}{\partial \bar{z}^2} \quad \text{eq. 1.2}$$

Grâce à ces deux paramètres du paysage adaptatif, il est possible théoriquement de calculer la trajectoire évolutive d'une population. Mais en pratique, ces deux paramètres ne peuvent être calculés seulement qu'au voisinage de la moyenne phénotypique d'une population. On ne peut pas avoir accès à ces paramètres loin de la moyenne de la population. D'après Arnold *et al.*

(2001), cette vision globale doit être abandonnée au profit d'une vision locale du paysage adaptatif, c'est-à-dire seulement au voisinage de la moyenne phénotypique. En effet, il est possible de calculer la pente et la courbure du paysage adaptatif local grâce à la « surface individuelle de sélection » (Arnold 2003). Contrairement au paysage adaptatif qui relie la moyenne phénotypique de la population à la valeur adaptative moyenne, la surface de sélection relie le phénotype des individus à leur valeur adaptative relative. Le paysage adaptatif est une propriété de la population, alors que la surface de sélection est une propriété des individus. Modéliser la forme de la surface de sélection permet d'estimer la pente (dérivée première) et la courbure (dérivée seconde) du paysage adaptatif local. Des courbures positives ou négatives dénotent respectivement une sélection disruptive ou stabilisante.

C'est dans les années 80 que Lande et Arnold proposent une méthode pour modéliser la fonction individuelle de sélection des populations naturelles, donc la pente et la courbure du paysage adaptatif. La méthode proposée dans leur article de 1983 (Lande & Arnold 1983) repose sur des régressions multiples entre le phénotype (z) et la valeur adaptative relative (w) :

$$w = a + \sum_j^n \beta_j z_j + \frac{1}{2} \sum_j^n \sum_k^n \gamma_{jk} (z_j - \bar{z}_j)(z_k - \bar{z}_k) + e \quad \text{eq. 1.3}$$

Dans cette équation, w représente la valeur adaptative relative, a représente l'ordonnée à l'origine, j et k sont les index pour deux traits, β représente le gradient de sélection directionnel, γ représente le gradient de sélection quadratique, et e représente les résidus.

L'objectif de cette méthode est d'estimer le gradient de sélection directionnelle (β) et le gradient de sélection quadratique (γ). Le facteur $\frac{1}{2}$ permet de rendre le coefficient γ équivalent à la dérivée seconde du paysage adaptatif (Stinchcombe *et al.* 2008). Le gradient de sélection directionnelle de la surface de sélection est équivalent à la pente du paysage adaptatif local. L'équivalence entre γ et la courbure du paysage adaptatif est moins directe, car celle-ci doit rendre compte du changement de variance dû à l'effet non linéaire, mais aussi linéaire (la courbure du paysage adaptatif est donc égale à $\gamma - \beta\beta^T$)

En général, la valeur adaptative est modélisée en fonction de deux traits (ou plus). Dans ce cas-là, le coefficient de sélection quadratique (γ) est une matrice contenant la courbure, mais aussi la sélection corrélacionnelle entre les traits. Cela permet de distinguer les effets entre la sélection directe et la sélection indirecte sur un trait (Brodie III, Moore & Janzen 1995).

La méthode de Lande et Arnold a été très fréquemment utilisée, particulièrement pour estimer des gradients de sélection en population naturelle (Kingsolver *et al.* 2001; Kingsolver & Pfennig 2007; Kingsolver & Diamond 2011; Kingsolver *et al.* 2012) et les comparer entre traits (Kingsolver *et al.* 2012), en fonction du temps (Siepielski, DiBattista & Carlson 2009; Morrissey & Hadfield 2012) et de l'espace (Siepielski *et al.* 2013). Estimer le gradient de sélection (directionnel et non linéaire) permet de l'utiliser directement dans un cadre de génétique quantitative, afin de prédire les changements micro-évolutifs. Malgré sa grande popularité, la méthode de Lande et Arnold comporte plusieurs biais. En effet, cette méthode ne permet pas une estimation valide de la courbure du paysage adaptatif (Mitchell-Olds & Shaw 1987; Schluter 1988; Schluter & Nychka 1994). D'autres méthodes ont été développées pour palier à ce problème (Schluter 1988; Blows & Brooks 2003; Geyer, Wagenius & Shaw 2007; Morrissey & Sakrejda 2013; Morrissey 2014) mais elles n'ont pas été popularisées comme la méthode de Lande et Arnold qui fait appel à des méthodes statistiques bien connues des écologistes.

Stases évolutives et changements climatiques: un manque d'observations

Estimer la direction et la force de la sélection naturelle en populations naturelles a représenté une avancée considérable dans la compréhension de la réponse évolutive *in natura*. En effet, associée à la quantification de la variance génétique, l'estimation de la sélection naturelle permet de prédire en théorie la trajectoire évolutive d'un trait dans une population en utilisant l'équation des reproducteurs (Breeder's equation, eq. 1.4, Lush 1937; Falconer & Mackay 1996):

$$\Delta \bar{z} = h^2 \cdot S \quad \text{eq. 1.4}$$

Avec $\Delta \bar{z}$ représentant le changement de la moyenne phénotypique pour un trait entre deux générations qui est égal au produit de l'héritabilité (h^2 , estimée comme étant le ratio de la variance génétique du trait par sa variance phénotypique) et du différentiel de sélection (S , qui est égal à la covariance entre le trait et la valeur adaptative, assimilable à la pente du paysage adaptatif, voir eq. 1.1). Cette équation a d'abord été utilisée dans le monde de l'élevage dans le but de prédire les conséquences d'une sélection appliquée sur un trait (taux d'accroissement d'une culture, rendement laitiers, etc ...) afin d'en augmenter la production (Cameron 1997). Si cette équation demeure efficace lorsque la sélection ne cible qu'un seul trait, elle devient beaucoup moins performante en population naturelle où la sélection s'applique à l'individu en entier. En effet, un individu est constitué d'un ensemble de traits génétiquement corrélés entre eux, nécessitant de les prendre en compte dans le but de prédire la trajectoire évolutive d'un seul trait. C'est pourquoi les biologistes évolutifs utilisèrent une forme multivariée de l'équation des reproducteurs, introduite par Lande en 1979:

$$\Delta \bar{\mathbf{z}} = \mathbf{G} \boldsymbol{\beta} \quad \text{eq. 1.5}$$

Avec $\mathbf{G}$ et $\boldsymbol{\beta}$ qui sont respectivement la matrice de variance-covariance génétique et le vecteur des gradients de sélection directionnelle. Cette équation, permet donc de prédire la trajectoire évolutive de plusieurs traits en prenant en compte leurs corrélations génétiques ($\mathbf{G}$) ainsi que leurs interactions avec la valeur adaptative (c'est-à-dire lorsqu'une combinaison de traits est sélectionnée au profit d'un seul trait, aussi appelé la sélection corrélationnelle). Par exemple, le changement intergénérationnel de deux traits 1 et 2 est égal à:

$$\begin{bmatrix} \Delta \bar{z}_1 \\ \Delta \bar{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_{11} & G_{12} \\ G_{12} & G_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix} \quad \text{eq. 1.6}$$

Avec G_{11} et G_{22} qui représentent respectivement la variance génétique du trait 1 et 2, G_{12} représente la corrélation génétique entre le trait 1 et 2, et β_1 et β_2 représentent respectivement le gradient de sélection agissant sur le trait 1 et 2.

D'après l'équation des reproducteurs, un trait phénotypique devrait évoluer au fil des générations s'il remplit deux conditions : il doit avoir une base génétique variable (c'est-à-dire que sa variance génétique est non-nulle), et covarier avec la valeur adaptative des individus (être sous sélection). La sélection naturelle est une force évolutive fréquente en nature (Endler 1986; Kinnison & Hendry 2001). Dans leur revue, Kingsolver et al (2001) ont référencé 2500 estimations de gradients de sélection linéaires et quadratiques chez 62 espèces différentes. Ils ont trouvé une force moyenne du gradient de sélection linéaire ($|\beta|$) de 0.16. Cette force de la sélection variait en fonction des groupes taxonomiques (la médiane de $|\beta|$ était respectivement de 0.12, 0.14 et 0.16 pour les vertébrés, les plantes et les invertébrés) et des types de traits (la médiane de $|\beta|$ était respectivement de 0.11, 0.14 et 0.26 pour les traits phénologiques, morphologiques et comportementaux) (Kingsolver & Diamond 2011). La sélection seule n'est pas suffisante pour observer un changement micro-évolutif. Il faut en plus que les traits soient génétiquement variables. Depuis le développement de la génétique quantitative, et notamment du modèle animal (Kruuk 2004), plusieurs études ont eu pour objectif d'estimer différents paramètres de génétique quantitative, et en particulier la variance génétique et l'héritabilité des traits dans un cadre d'écologie évolutive et non d'amélioration génétique animale ou végétale (Mousseau & Roff 1987; Visscher, Hill & Wray 2008). Beaucoup de traits semblent présenter une variance génétique significative, ce qui représente une condition nécessaire pour une réponse à la sélection (mais voir Kelly 1992; Kellermann *et al.* 2009 pour de faibles valeurs de variance génétique empêchant la réponse à la sélection). Postma (2014) mentionne une héritabilité moyenne pour les traits morphologiques et comportementaux de respectivement 0.56 et 0.52 dans les populations naturelles. De telles valeurs d'héritabilité associées au gradient de sélection moyen estimé par Kingsolver et al (2001) devraient conduire à un taux d'évolution moyen des populations de 0.05 haldanes (différence de la moyenne de la population entre générations en unité de déviation standard). Dans leur revue, Hendry et Kinnison (1999) font état d'un taux d'évolution bien plus faible dans la nature. Il semblerait

donc que de très nombreux traits varient génétiquement et sont soumis à une sélection directionnelle, et n'évoluent pas. Cette inadéquation entre modèles théoriques et observations est l'un des plus vieux problèmes de la biologie évolutive depuis l'avènement de la théorie néo-synthétique (Fisher 1930; Lewontin 1974). De nombreuses raisons à ce paradoxe ont été proposées et testées en nature (Merilä, Sheldon & Kruuk 2001), comme par exemple la présence de corrélations génétiques entre traits qui limitent leur évolution (Blows 2007), une fluctuation annuelle de la sélection biaisant notre interprétation du paysage adaptatif lorsqu'il est estimé sur une année (Siepielski, DiBattista & Carlson 2009), ou encore des problèmes analytiques lorsque la sélection est estimée en utilisant l'équation de Lande et Arnold (Mitchell-Olds & Shaw 1987; Schluter 1988; Schluter & Nychka 1994; Morrissey & Sakrejda 2013).

Si ce paradoxe est resté longtemps un problème théorique, il devient aujourd'hui un enjeu de conservation. En effet, de manière unique dans l'Histoire, nous sommes confrontés à des changements environnementaux sans précédents, tel que la destruction des habitats qui est souvent citée comme étant l'une des principales causes d'extinction d'espèces (Tilman *et al.* 1994; Barnosky *et al.* 2011). Parmi ces changements, le plus médiatisé reste probablement le réchauffement climatique, qui se manifeste par une augmentation rapide et continue de la température depuis la révolution industrielle sur toute la surface du globe (IPCC 2014), altérant la niche écologique de nombreux organismes. On estime que la température globale du globe a augmenté de 0.2°C par décennie les 30 dernières années, ce qui correspond d'après les modèles à une augmentation de 0.8°C depuis un siècle (Hansen *et al.* 2006). Plus encore, alors que les climatologues relevaient une diminution du réchauffement ces 15 dernières années (Kerr 2009; Guemas *et al.* 2013), une récente étude montre au contraire une accélération (Seneviratne *et al.* 2014). Notons qu'en plus d'une augmentation de la température, le changement climatique s'accompagne aussi d'une augmentation des événements climatiques extrêmes (Coumou & Rahmstorf 2012) tels que les sécheresses (Schar *et al.* 2004; Jones *et al.* 2007) ou les très fortes précipitations (Min *et al.* 2011; Trenberth 2011). En réponse, de nombreuses populations ont vu leur aire de répartition se transformer (Chen *et al.* 2011), impliquant notamment une montée de plusieurs espèces de l'hémisphère

nord vers de plus hautes latitudes (Loarie *et al.* 2009; Thomas 2010). Certaines espèces sont restées dans les mêmes milieux, mais ont changé leur phénologie par plasticité phénotypique (Parmesan 2006; Nicotra *et al.* 2010). Tant cette réponse plastique que la dispersion vers des zones refuges en réponse au changement climatique ont été observées chez de nombreux taxa tels que les mammifères (Moritz *et al.* 2008), les oiseaux (Crick 2004; Visser, Holleman & Gienapp 2006; Charmantier & Gienapp 2014), les insectes (Parmesan & Yohe 2003) ou encore les plantes (Svenning & Sandel 2013). Cependant, les observations d'une réponse évolutive au changement climatique restent extrêmement rares (mais voir Karell *et al.* 2011 pour un exemple de réponse micro-évolutive chez la chouette hulotte). Ce manque d'observation de réponse évolutive est d'autant plus intrigant que de nombreux traits d'histoire de vie varient génétiquement (Postma 2014). Dans son article de synthèse, Merilä (2012) émet plusieurs hypothèses qui pourraient expliquer cette absence de preuve de réponses évolutives au changement climatique: des limitations méthodologiques et techniques (tel qu'un manque de détectabilité), des explications biologiques (tel que des contraintes génétiques entre les traits) ou encore un biais de perception (en ne se focalisant seulement que sur les populations incapables de répondre au changement climatique).

Parmi les raisons invoquées afin d'expliquer le manque d'observation de réponse évolutive au changement climatique, peu d'études se sont intéressées aux pressions de sélection associées au changement climatique (mais voir McAdam & Boutin 2003; Réale *et al.* 2003; Maad & Alexandersson 2004; Karell *et al.* 2011; Anderson *et al.* 2012; Campbell & Powers 2015; Chevin, Visser & Tufto 2015; Visser *et al.* 2015). En effet, de par ses effets sur la dynamique des populations ou sur les traits d'histoire de vie, le changement climatique est souvent considéré comme une force de sélection sans que toutefois ce postulat soit vérifié. Ce constat est d'autant plus vrai lorsque l'on s'intéresse aux événements climatiques extrêmes qui ont suscité bien moins d'attention de la part des écologistes que le réchauffement (Moreno & Møller 2011; Bailey & van de Pol 2016). Par exemple, un changement environnemental qui affecterait négativement tous les individus d'une population de la même manière ne peut être considéré comme une force de sélection (car aucun phénotype n'est favorisé par rapport à un autre). De plus, même si le changement climatique discrimine le succès reproducteur des

individus d'une population, il ne peut toujours pas être considéré comme une force de sélection s'il ne les discrimine pas sur la base de leur phénotype. En ce sens, une réponse évolutive au changement climatique peut émerger seulement si celui-ci impacte la valeur adaptative des individus *parce qu'ils* ont des phénotypes différents. Dit autrement, même si les traits et la valeur adaptative covarient, cette covariance doit être causale pour induire une réponse évolutive.

Le problème des covariances environnementales

L'équation des reproducteurs (eq. 5) représente un outil puissant pour prédire la réponse micro-évolutive d'un trait, cependant, ses prédictions ne sont valables que si le pré-requis de la *causalité* est satisfait. Afin de comprendre ce pré-requis, il est intéressant de comparer l'équation des reproducteurs avec le deuxième théorème de la sélection naturelle: l'équation de Robertson-Price (Robertson 1966; Price 1970). Cette équation, dérivée du premier théorème de la sélection naturelle de Fisher (Fisher 1930), permet de prédire la trajectoire évolutive d'un trait. D'après ce théorème, le changement évolutif de la moyenne phénotypique d'un trait (Δz) est égal à la covariance génétique de celui-ci avec la valeur adaptative (w):

$$\Delta z = \sigma_a(w, z) \text{ eq. 1.7}$$

Si Δz est aussi calculé par l'équation des reproducteurs, alors :

$$h^2 S = \sigma_a(w, z) \text{ eq. 1.8}$$

Comme l'héritabilité est le quotient de la variance génétique par la variance phénotypique, et que le différentiel de sélection est équivalent à la covariance phénotypique entre le trait et la valeur adaptative, on a:

$$\frac{\sigma_a^2(z)}{\sigma_p^2(z)} \sigma_p(w, z) = \sigma_a(w, z) \quad \text{eq. 1.9}$$

$$\frac{\sigma_p(w, z)}{\sigma_p^2(z)} = \frac{\sigma_a(w, z)}{\sigma_a^2(z)} \quad \text{eq. 1.10}$$

Le quotient d'une covariance par une variance est égal à un coefficient de régression. Cette égalité signifie donc que si le second théorème de la sélection naturelle et l'équation des reproducteurs sont égaux, alors le gradient de sélection phénotypique (β) devrait être égal au gradient de sélection génétique (β_G). Dit autrement, la relation entre la valeur adaptative et les gènes codant pour le phénotype devrait être égale à la relation entre la valeur adaptative et le phénotype. Pour que le second théorème de la sélection naturelle soit égal à l'équation des reproducteurs, il faut donc que la seule source de covariance entre la valeur adaptative et le phénotype soit génétique. Plusieurs auteurs ont pointé du doigt ce pré-requis inhérent à l'équation des reproducteur (Rausher 1992; Mauricio & Mojonier 1997; Stinchcombe *et al.* 2002; Kruuk, Merila & Sheldon 2003; Morrissey, Kruuk & Wilson 2010, voir encadré 1). Afin d'illustrer ce biais par un exemple écologique, Rausher (1992) imagine une situation, dans laquelle le taux de production d'un alcaloïde dans la feuille d'une plante est génétiquement variable. Mais la présence d'alcaloïde est aussi influencée par la concentration en nitrate du sol, qui influence aussi indépendamment la production de fruit de la plante. Dans un tel système, le différentiel de sélection de la production d'alcaloïde n'est pas nul ($S = \text{Cov}(w, z) \neq 0$). De plus, la production d'alcaloïde est génétiquement variable dans la population ($h^2 \neq 0$). D'après l'équation des reproducteurs, la réponse à la sélection de la production d'alcaloïde n'est pas nulle, et le trait devrait évoluer. Néanmoins, ici la sélection n'agit pas sur la variance héritable du trait. Dit autrement, la covariance entre la valeur adaptative et le trait est essentiellement due à l'environnement (la concentration en nitrate). Cet exemple illustre l'échec de l'équation des reproducteur à prédire la réponse micro-évolutive, même en présence de sélection et de variance génétique. Cet échec provient essentiellement du fait que l'équation des reproducteurs fait le pré-requis que la covariance entre la valeur adaptative et le phénotype est seulement génétique.

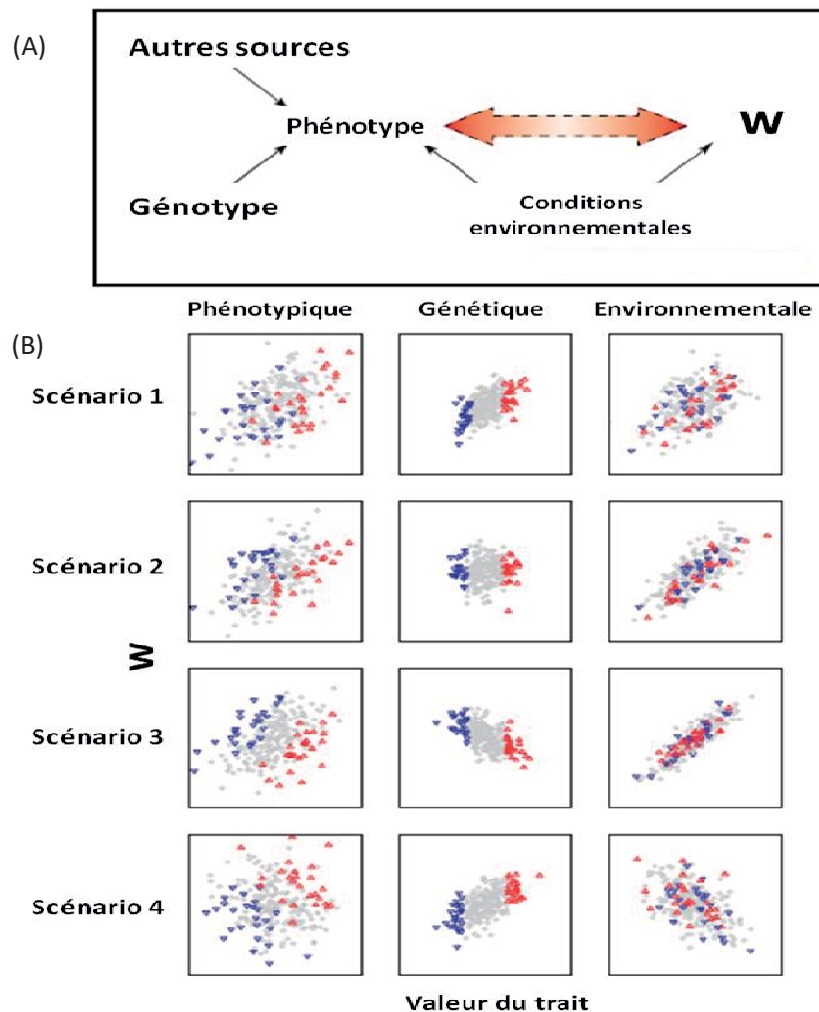


Figure 1.3 Sélection et covariance environnementale. (A) Représentation schématique de la covariance environnementale entre le phénotype et la valeur adaptative (W). Figure tirée de Kruuk *et al*, 2003. (B) Modèle graphique de la base génétique de la sélection. La covariance phénotypique entre la valeur adaptative (W) et le trait (1^{er} colonne) est décomposée en composante génétique (2^{ème} colonne) et environnementale (3^{ème} colonne). Les points rouges représentent les 10% d'individus qui ont le mérite génétique le plus fort, et les points bleus représentent les 10% d'individus qui ont le mérite génétique le plus faible. Figure tirée de Morrissey *et al*, 2010.

Encadré 1: Les problèmes des covariances environnementales au travers de quatre scénarii.

Ce biais environnemental peut dans certains cas conduire à des prédictions erronées, sinon inversées, de la micro-évolution, lorsqu'on combine une mesure phénotypique de la sélection avec une estimation de l'héritabilité. La figure 1.3 (B) présente 4 scénarii distincts illustrant ce biais. Dans ces quatre scénarii, seule une covariance dans la deuxième colonne est synonyme de changement évolutif, car elle représente la covariance génétique entre le trait et la valeur adaptative. La première colonne représente la sélection sur les phénotypes, estimée par l'expérimentateur sur le terrain. La troisième colonne représente l'influence de l'environnement sur la valeur adaptative et le phénotype. La troisième colonne représente donc la sélection qui n'agit pas sur la part héritable du phénotype. Seul le scénario 1 illustre une adéquation entre l'évolution prédite par l'équation des reproducteurs et l'évolution observée dans la nature car c'est le seul cas où la covariance environnementale et génétique entre la valeur adaptative et le trait sont égales. Dans le scénario 2, même si la sélection n'est pas nulle dans la population, elle n'agit pas sur la part héritable du phénotype. Une évolution est attendue par l'équation des reproducteurs, alors qu'aucune évolution ne sera observée. Ce scénario pourrait représenter une explication à la « stase évolutive » retrouvée chez plusieurs espèces, malgré la présence simultanée de sélection et de variance génétique (Merilä, Kruuk & Sheldon 2001). Dans le scénario 3, la covariance génétique et la covariance environnementale sont de signe inversé, mais la covariance environnementale est plus forte. Cela amène à une mesure de la sélection globale dans la population de signe inversé à la sélection agissant sur la part héritable du phénotypique. Dans un tel scénario, la prédiction de la micro-évolution par l'équation des reproducteurs serait inversée par rapport à la micro-évolution observée. Ce type de scénario pourrait expliquer certaines études ayant montré en population naturelle une évolution phénotypique inverse au signe de la sélection (Larsson et al. 1998). Enfin, dans le scénario 4, la covariance environnementale est égale, mais de signe opposé à la covariance génétique entre la valeur adaptative et le trait. Dans une telle situation, un expérimentateur mesurerait une sélection nulle au sein de la population. L'équation des reproducteurs ne prédirait donc aucune évolution, alors qu'une micro-évolution serait vraisemblablement observée (due à la covariance génétique significative).

Lorsque l'on n'estime que la sélection, le problème de la causalité nécessite donc que la covariance phénotypique entre la valeur adaptative et le trait doit être causale. Si une bonne connaissance de la biologie de l'espèce étudiée peut raisonnablement permettre d'éliminer des covariance environnementales, il est impossible d'estimer la relation causale entre la valeur adaptative et le trait à l'aide de l'équation de Lande et Arnold en population naturelle. En effet, l'environnement que les populations étudiées expérimentent est souvent variable dans le temps et l'espace. Il en résulte que des individus vivant dans des environnements différents pourraient différer tant sur leur valeur adaptative que sur leurs traits, induisant une covariance environnementale (donc non causale) entre les traits et la valeur adaptative. Dans un tel cas, si l'environnement n'est pas pris en compte dans l'analyse, le gradient de sélection calculé sera biaisé. La variance environnementale intra-populationnelle doit donc théoriquement être prise en compte lorsque l'équation de Lande et Arnold est utilisée en population naturelle.

Objectifs

L'objectif général de ma thèse est de caractériser la sélection naturelle associée au changement climatique, tant due à l'augmentation des températures qu'aux événements extrêmes. En plus de cet objectif, je m'intéresse également aux biais induits par les covariances environnementales sur l'estimation de la sélection lorsque qu'elles ne sont pas prise en compte. Pour répondre à ces questions, j'utilise une population de mésange bleues (*Cyanistes caeruleus*), suivie depuis 25 ans dans le sud de la France. Ma thèse est subdivisée en 3 chapitres dont les objectifs spécifiques sont:

1. Estimer et quantifier la sélection naturelle agissant sur des traits d'histoire de vie, associée à l'augmentation des températures.
2. Estimer et quantifier la sélection naturelle agissant sur des traits d'histoire de vie, associée à des événements climatiques extrêmes.

3. Montrer comment la variation spatiale de la valeur adaptative biaise notre estimation de la sélection, et développer une méthodologie afin de la prendre en compte.

Méthodes

Modèle biologique: La mésange bleue

La mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) est un petit passereau (entre 9 et 13 grammes) forestier sédentaire en France. Son habitat comprend toute la zone ouest du paléarctique, de la Scandinavie aux îles Canaries (Blondel et al. 2006). Elle niche dans les cavités naturelles ou artificielles et peut être manipulée sans risquer un abandon du nid, ce qui la rend idéale pour un suivi à long terme. Sa période de reproduction s'étend d'avril à juillet, période pendant laquelle la femelle pond entre 4 et 15 œufs. La couvaison dure environ 14 jours. Une fois les poussins éclos, les parents ramènent principalement des chenilles présentes sur les feuilles des chênes, seulement disponibles pendant 2 à 3 semaines (Banbura et al. 1994). Idéalement, les oisillons devraient avoir entre 9 et 11 jours (correspondant à leur plus forte demande énergétique; Blondel *et al.* 2006) lorsque la quantité de chenille disponible est maximale, une désynchronisation entre la phénologie des oiseaux et de leurs proies entraînant un coût énergétique pour les parents ainsi qu'une diminution du succès reproducteur (Thomas *et al.* 2001). Cette contrainte temporelle entraîne généralement une forte sélection agissant sur la date de ponte (Visser, Holleman & Gienapp 2006; Porlier *et al.* 2012; Charmantier *et al.* 2016) qui est un trait ajustable par les individus (Caro *et al.* 2009). Les poussins s'envolent entre le 20^{ème} et le 24^{ème} jour. Le sexe peut être identifié visuellement sur les adultes car le mâle arbore des couleurs plus vives que la femelle (dimorphisme sur la couleur bleue de la calotte) et que les femelles ont une plaque incubatrice durant la saison de reproduction.

Suivi à long terme dans le sud de la France

Depuis 1991, un suivi à long terme est mené dans le sud de la France (à 25km de Montpellier) dans la forêt de La Rouvière sur la mésange bleue. Au total, 227 nichoirs ont été installés.

Depuis le début du suivi, chaque semaine, les nichoirs sont surveillés (Blondel 1985) durant la période de reproduction. La date de ponte, le nombre d'œufs, la date d'éclosion et le nombre de poussins éclos sont relevés. Lorsque les poussins ont 9 jours, les parents sont capturés puis relâchés. Lors de la capture, les parents sont identifiés individuellement grâce à une bague métallique fourni par le Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, C.R.B.P.O, Paris (France). Plusieurs mesures morphologiques sont également effectuées (longueur du tarse, du culmen, du bec, de l'aile et prise du poids) ainsi qu'une prise de sang. En parallèle, les poussins sont eux aussi identifiés individuellement grâce à une bague métallique. Lorsque les poussins ont 15 jours, ils sont pesés et leur tarse est mesuré. Enfin, le nid est visité une dernière fois lorsque les poussins auront entre 20 et 26 jours pour contrôler qu'ils se sont bien envolés. Le nombre de recrues par année peut être estimé en comptant le nombre d'oiseaux identifiés en tant que reproducteur à l'année t et étant né au même endroit à l'année $t-1$ (le taux de recrutement moyen par nichée à La Rouvière est de $4.14\% \pm 7.72\%$). Lorsqu'un oiseau reproducteur non marqué est capturé, il est considéré comme un immigrant.

Caractéristiques environnementales

Le site d'étude de La Rouvière est une forêt de chênes d'approximativement 175ha. Cette forêt est composée de chênes blancs (*Quercus pubescens*) et de chênes verts (*Quercus ilex*) dont les densités respectives ont été estimées dans les 50m autour de chacun des 227 nichoirs. L'hétérogénéité spatiale de ces deux essences est importante à La Rouvière (voir Fig 1.5) avec des zones exclusivement composées de l'une des deux espèces. Cependant, les nichoirs sont en majorité entourés de chênes blancs avec une moyenne de 15.1 (erreur standard = 9.8) individus par nichoirs (autours de 50m) contre 1.5 (erreur standard = 2.4) pour les chênes verts (Szulkin *et al.* 2015). Cette disparité se traduit par deux caractéristiques majeures. Alors que le chêne blanc renouvelle tout son feuillage au printemps, le chêne vert ne renouvelle que 30% de son feuillage, affectant la quantité de chenilles qui se nourrissent des bourgeons et des jeunes feuilles. De plus, le débouillage des chênes blancs est plus rapide et brutal que celui des chênes verts (voir Fig 1.6; Szulkin *et al.* 2015). Cette temporalité dans la phénologie des

chênes pourrait donc avoir un impact sur les traits d'histoire de vie des mésanges tels que la date et la taille de ponte ou le succès d'envol.

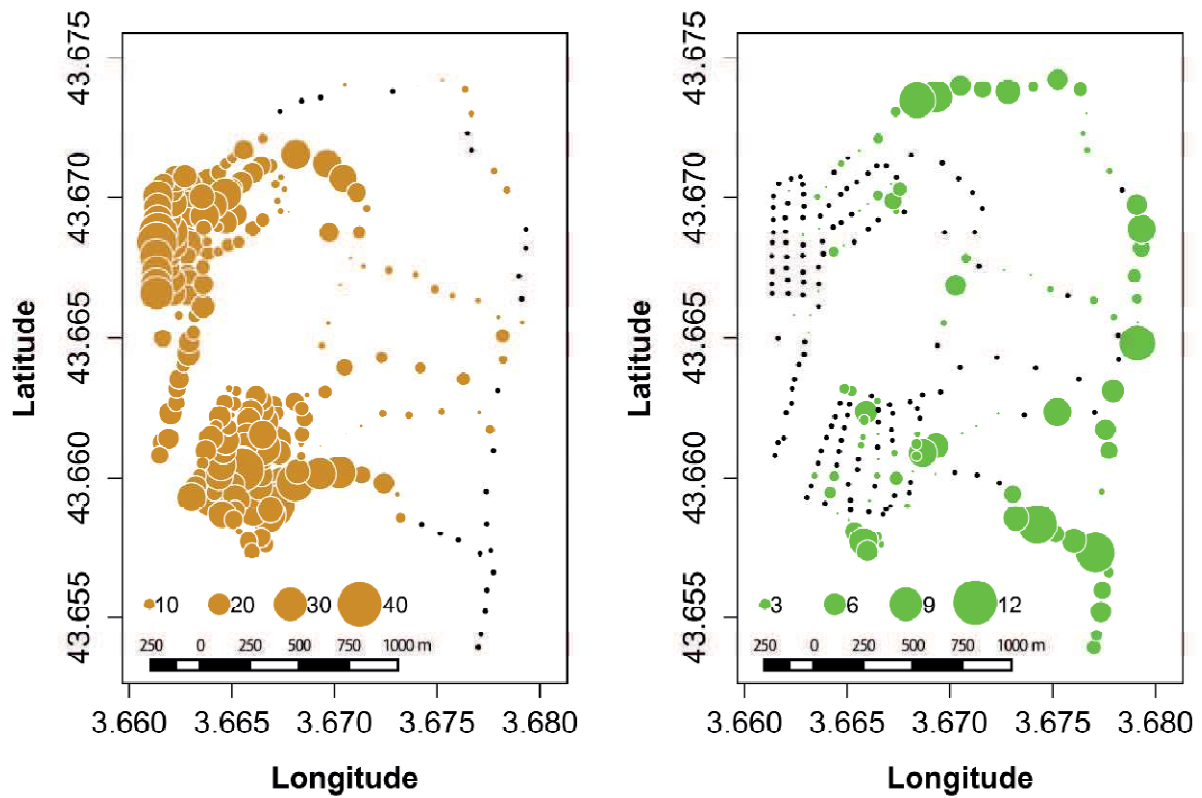


Figure 1.5 Nombre de chênes blancs (à gauche) et chênes verts (à droite) dans un cercle de 50m de rayon autour de chaque nid à La Rouvière. Les nids sont représentés par des points noirs. Les points colorés sont proportionnels au nombre de chênes. Figure tirée de Szulkin *et al.* (2015).

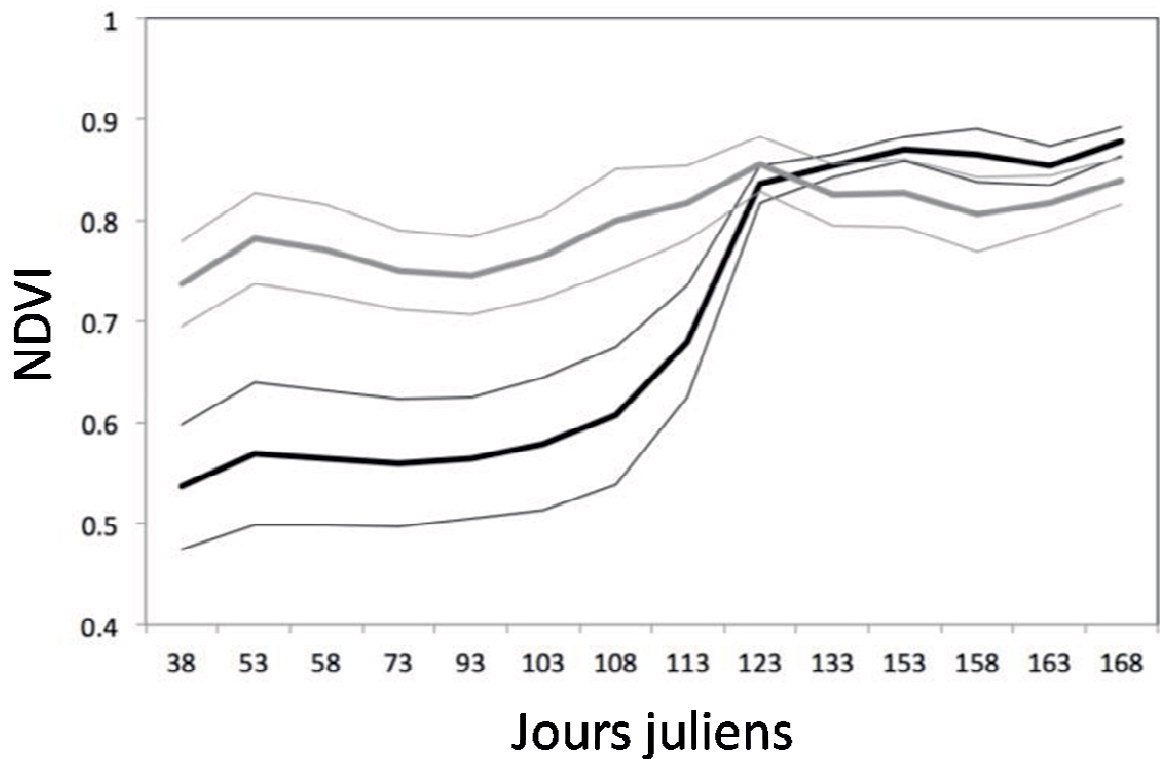


Figure 1.6 Indice de végétation NDVI mesuré pour les nichoirs entourés seulement par des chênes blancs (n = 110, en noirs) ou des chênes verts (n = 10, en gris). Les moyennes et les écarts types sont respectivement représentés par des lignes épaisses et fines. Figure tirée de Szulkin *et al.* (2015).

Ajouté à ces caractéristiques spatiales, le site de La Rouvière se situe dans le bassin méditerranéen, un "hot spot" du changement climatique (Giorgi 2006). Une étude précédente avait estimé un réchauffement du printemps (Mars - Juin) de 0.7°C par décennie autour de notre site d'étude (Chaouche *et al.* 2010). Une analyse des données météorologiques montre en effet un réchauffement conséquent depuis 1970 sur notre site d'étude (Fig 1.7).

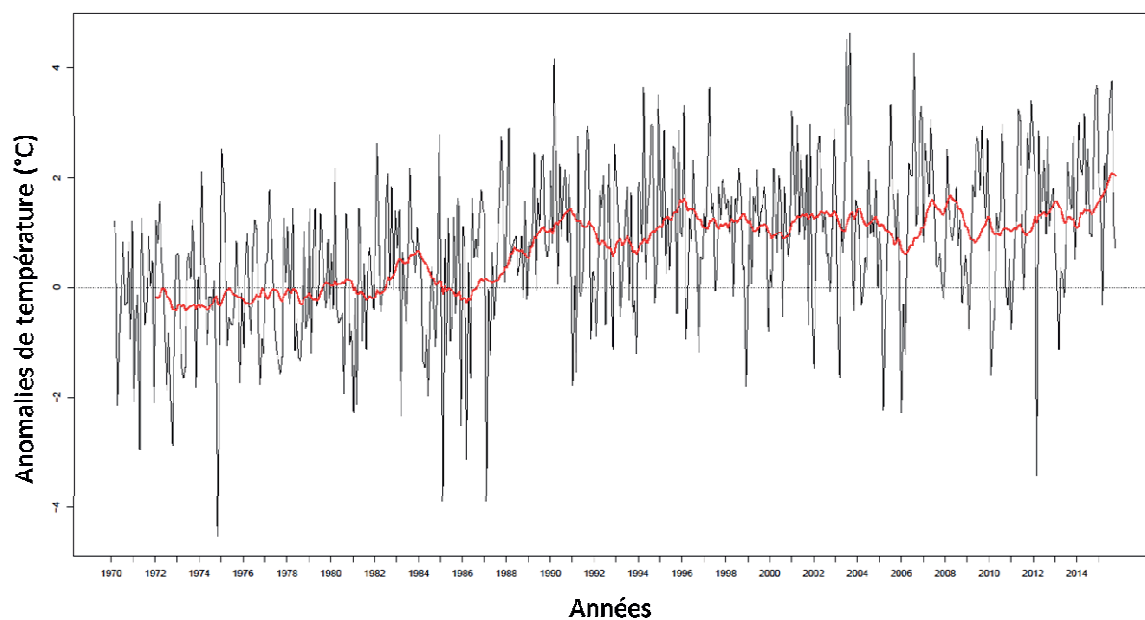


Figure 1.7 Anomalies des températures mensuelles journalières moyennes durant la période 1970-1975. Les anomalies ont été calculées par rapport à la température durant la période 1970-2000. La ligne rouge représente un lissage du signal basé sur une moyenne mobile dans une fenêtre temporelle de 2 ans.

Chapitre 2

RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE & SÉLECTION

Description de l'article et contribution

Bien que l'impact de la température printanière sur la sélection de la date de ponte ait été souvent étudié chez les passereaux, peu d'études ont démontré une influence sélective du réchauffement climatique. De plus, le réchauffement climatique diffère entre les saisons, dépendamment du type de température (moyennes, maximums, minimum) et pourrait avoir une influence sélective complexe sur la date de ponte. L'objectif de cet article était donc de (i) caractériser le réchauffement sur notre site d'étude pendant la période de reproduction en séparant l'analyse entre les mois et les types de températures; (ii) tester si la sélection agissant sur la date de ponte varie entre les années, ce qui représente la condition première lorsque l'on s'intéresse à l'influence sélective du réchauffement climatique; et (iii) comparer l'influence du réchauffement sur la sélection entre les mois de la saison de reproduction ainsi qu'entre les types de températures. Nos résultats suggèrent que la sélection agissant sur la date de ponte se renforce à mesure que les température journalière maximales du mois d'avril augmentent.

Pour cet article, j'ai élaboré les analyses à effectuer avec Anne Charmantier et Dany Garant. J'ai réalisé les analyses, et rédigé le texte principal avec l'aide de mes co-directeurs de thèse et de Jacques Blondel. De plus, j'ai participé à l'échantillonnage des données phénotypiques durant quatre années (de 2012 à 2015).

Current Spring Warming as a Driver of Selection on Reproductive Timing in a Wild Passerine

En révision à *Journal of Animal Ecology*

Pascal Marrot, Anne Charmantier, Jacques Blondel et Dany Garant

Abstract

1. Evolutionary adaptation as a response to climate change is expected for fitness-related traits affected by climate and exhibiting genetic variance. Because most traits vary genetically, the scarce evidence for evolutionary response to global warming reported so far in the wild remains puzzling. However, although the relationship between warmer spring temperature and earlier timing of reproduction is well documented, the quantification and prediction of the impact of global warming on natural selection in wild populations have yet to be clearly established. If global warming affects fitness in a similar way across individuals within a population, or if fitness consequences are independent of phenotypic variations in key-adaptive traits, then no evolutionary response is expected for these traits.

2. Here we focused on the selection pressures acting on laying date during a 24-year monitoring of blue tits in southern France. We explored the temporal fluctuation in annual selection gradients and we determined its temperature-related drivers.

3. We first investigated the month-specific warming since 1970 in our study site and tested its influence on selection pressures using a model averaging approach. Then, we predicted spring temperatures for the future (until 2050) and the potential selection strength associated with the predicted warming.

4. We found that natural selection acting on laying date significantly fluctuated both in magnitude and sign across years. After identifying a significant warming in spring and summer, we showed that warmer daily maximum temperatures in April were significantly

associated with stronger selection pressures for reproductive timing. Mean temperature increased by 2°C in our study area between 1970 and 2015, and is predicted to further rise by +3°C until 2050. This warming could be associated with a 139% increase in natural selection.

5. Our results suggest that recent climate change translate into strong selection favouring earlier breeders. This finding means that differences in fitness between individuals with different breeding phenology increases along with climate warming. This selection pressure is predicted to strengthen in the future, thereby favouring an adaptive response of breeding phenology since laying date is a heritable trait.

Keywords: Natural selection, *Cyanistes caeruleus*, Spring warming, Laying date, Blue tit, Model averaging

Introduction

Global change results in an increase in temperature mean and variability and generates new environmental conditions for wild populations (Coumou & Rahmstorf 2012). Rising temperatures are known to significantly alter the timing of development of vegetation (Fu *et al.* 2012), leading to shifts in phenology or range shifts of many taxa (Chen *et al.* 2011) such as plants (Svenning & Sandel 2013), birds (Crick 2004), insects (Parmesan & Yohe 2003) and mammals (Moritz *et al.* 2008). These responses to climate warming can be due to non-genetic changes (i.e. phenotypic plasticity) or to evolutionary adaptations (Gienapp *et al.* 2008). Whereas evidence of phenotypic plasticity were often reported in the literature (Merilä & Hendry 2014), studies showing an evolutionary response to climate change are still rare (Gienapp *et al.* 2008; Merilä 2012). This “missing evidence” (Merilä 2012) is worrying because phenotypic plasticity alone is unlikely to sustain population responses to climate change over the long term (Hoffmann & Sgro 2011).

Evolutionary adaptation under climate change is expected if climate-induced selective pressures and significant genetic variance for key adaptive traits are present (Hoffmann & Sgro 2011). While most life history traits affected by the recent climate warming were shown to possess some level of genetic variance in the wild (Postma 2014), strong selective pressures resulting from climate change have always been assumed but rarely quantified empirically (MacColl 2011). Global warming is often expected to generate strong selection pressures because numerous phenotypic mismatches between adaptive optima and phenotypic mean of populations following a warming trend have been documented (Gienapp *et al.* 2008). However, one of the basic assumptions for natural selection to occur is that fitness should vary among individuals and that this variance in fitness should be related to their phenotypes. Hence, for climate warming to induce a selective pressure on wild populations, it should cause differences in individual fitness depending on specific phenotypes. In other words, if a phenotypic mismatch affects all individuals similarly, climate warming will not result in a new selective pressure, and no evolutionary response is expected. So far, although many shifts in phenology have been showed in response to warming (Parmesan & Yohe 2003) across all

living taxa, only ten studies have attempted to assess changes in selection under climate change (Domínguez & Dirzo 1995; McAdam & Boutin 2003; Reale *et al.* 2003; Maad & Alexandersson 2004; Nussey *et al.* 2005; Karell *et al.* 2011; Anderson *et al.* 2012; Campbell & Powers 2015; Kingsolver & Buckley 2015; Visser *et al.* 2015). These studies showed no clear pattern of new selective regime resulting from global warming, with both increases (Domínguez & Dirzo 1995; Maad & Alexandersson 2004; Nussey *et al.* 2005; Anderson *et al.* 2012) and decreases (McAdam & Boutin 2003; Karell *et al.* 2011; Campbell & Powers 2015) in the strength of natural selection. Moreover, most studies compared selection pressures between only two years (e.g. Domínguez & Dirzo 1995; Maad & Alexandersson 2004) and/or failed to identify a significant climate warming over the study period (Maad & Alexandersson 2004; Anderson *et al.* 2012; Visser *et al.* 2015). Overall, these previous studies explored a potential influence of climate change qualitatively, instead of quantifying its influence. In order to predict the evolutionary response of populations, it is crucial to go beyond a simple qualitative assessment of the impact of climate warming on natural selection (i.e. does climate change induce stronger or weaker selection?), and to quantify and predict variation in the strength of selection beyond the current warming period.

Here we investigated temperature-related changes in selection pressures acting on the timing of reproduction in a wild population of blue tits (*Cyanistes caeruleus*). The Blue tit is an insectivorous passerine living in temperate forests of Europe and Western Asia, breeding from March to June in southern France (Blondel *et al.* 2006). The peak of food availability for offspring (mostly leaf-eating caterpillars) is dependent on the timing of budding of oaks (*Quercus sp.*), which is highly responsive to ambient temperature. Thus, like most passerines in temperate forests, blue tits must adjust their laying date to track the peak of spring food availability (Visser *et al.* 1998; Visser 2008). Fitness differences among birds breeding at different dates are strong with earlier breeders achieving higher reproductive success (Blondel *et al.* 2006; Porlier *et al.* 2012). Warmer spring temperatures are thus expected to drive patterns of selection for earlier laying date. The relative importance of climate warming on ecological processes may also depend on temperature seasonality. For example, budburst seems to be more sensitive to spring warming than to winter warming (Fu *et al.* 2012).

Moreover, the influence of climate warming might depend on the type of temperature because patterns of warming are different among mean, minimum and maximum temperatures (Rebetez & Reinhard 2008). In order to investigate in details these climatic drivers, we explored the increase in monthly minimum, mean and maximum temperatures across the calendar year, and assessed their role as potential determinants of selection acting on blue tit laying date. In addition to these climatic drivers, we also took into account the selective impact of two non-climatic variables on their timing of reproduction: annual chick predation rate and population density. While predation on nestlings by small carnivores (in particular the weasel *Mustela nivalis*) has strong but variable impacts on blue tit reproductive success in our study population, population density has previously been negatively related to the strength of selection acting on laying date (e.g. in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, Ahola *et al.* 2011). These variables were taken into account because they fluctuated across years, potentially shaping the climatic signal on selection acting on laying date. Finally, after assessing the relative impact of climatic and non-climatic drivers of selection on laying date, we provided predictions for the expected future strength of natural selection based on forecasts of temperatures over the next 35 years (ca 17 blue tit generations), until 2050.

Materials and Methods

Study area and field work

Our analyses were based on data from a long-term study of blue tits (*Cyanistes caeruleus*) in the forest of La Rouvière, near the city of Montpellier (43°40'N, 03°40'E), southern France. This forest is dominated by downy oaks (*Quercus humilis*) but also contains 10% of holm oaks (*Quercus ilex*) and it is equipped with 227 nest boxes over 175 ha. Since 1991, nest boxes are routinely monitored from the onset of nest construction until all nestlings have fledged (see Charmantier *et al.* 2016 for further details). For each brood, laying date (date of the first egg laid, March 1st = 1), clutch size (number of eggs laid) and number of fledglings (number of chicks leaving the nest) are recorded. Parents are captured in nest boxes when

chicks are c.9 days or older, and are uniquely marked with metal rings (provided by C.R.B.P.O). Nestlings are ringed when 9-15 days old. Only first clutches that were not manipulated were included in the analyses (second clutches represent less than 1% of total number of clutches). Bird capture, ringing and measurements were performed under individual ringing permits delivered by the Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, C.R.B.P.O, Paris (France). The monitoring protocol was approved by the Animal Care and Use Committee Languedoc-Roussillon (CEEA-LR-12066).

Environmental variables

Data on daily minimum (T_n), maximum (T_x) and mean (estimated as $(T_n + T_x)/2$) temperatures were obtained from a weather station (43°24'N, 03°57'E) located approximately 24km from the breeding site, provided by Météo France (<https://donneespubliques.meteofrance.fr/>). Anomalies in temperatures were estimated as the difference between monthly temperatures and temperatures averaged for the period 1970 to 2000. Annual predation rate was estimated as the ratio of the number of broods predated by the number of nest boxes occupied by blue tits within each year. Because annual predation rates were comprised between 0 and 0.4 and 80% of annual predation rates were below 0.1, its distribution was skewed. Hence, we considered this variable as a categorical variable taking two different modalities: low and high corresponding to a predation rate below or above 0.1 respectively. Note that the variation in predation rates does not result from the natural dynamics of predators, but rather from various anti-predator protocols that have evolved over the monitoring years in order to limit the impact of predators on the study population. Population density was estimated as the inverse of the mean distance (in km) between each nest box occupied by blue tits and its closest neighbour (including nest boxes occupied by great tits *Parus major*). Instead of using the ratio in occupied nest-boxes, we used this metric in order to estimate local density around the nest boxes since the number and the density in nest boxes within the population changed across years.

Statistical analyses

All statistical analyses were carried out using the software R (version 3.1.1) (R Core Team 2014).

Climatic analyses

Mean, minimum and maximum monthly temperatures were estimated as the daily temperatures averaged during each month. Smoothed monthly temperatures were obtained from a 2 years moving average window (supplementary material, Fig. 2.S2). Temperature changes for each month were estimated as the slope of anomalies in monthly temperatures regressed over time (years) across the period 1970-2015. Forecast of anomalies in temperatures potentially identified as a driver of selection were predicted using an autoregressive integrated moving average model (ARIMA) (Brockwell & Davis 2002) with the `auto.arima` function (from the package `forecast`; Hyndman & Khandakar 2008; see Fig. 2.S1 for further detail on this method). Based on this model, forecasts showed in Fig. 2.3 were obtained using the `forecast` function.

Selection analyses

Analyses were conducted on female individual data that were not subject to any experimental manipulation, with a dataset of 1024 breeding observations on 721 female blue tits breeding between 1991 and 2014. Selection acting on laying date was defined as the slope of the regression of relative fitness (i.e. number of fledglings) on laying date (Lande & Arnold 1983). We were primarily interested in assessing changes in directional selection on timing of reproduction, but we also controlled for non-linear selection potentially acting on this trait. Relative fitness corresponded to the individual fitness divided by the annual mean fitness of the population, and followed a Gaussian distribution (Fig. 2.S3). All selection analyses were conducted on laying dates standardized by year (zero mean and unit variance within each year) in order to control for an environmental covariance between fitness and the trait between

years. As this dataset includes repeated values for some individuals, their identities were included in the random part of the selection models to control for pseudoreplication. Temporal variation in selection gradients across years was assessed by including an interaction term between laying date and years (considered as a discrete variable) in the random part of the selection model. This method allows to account errors in the estimation of annual selection gradients when exploring their fluctuation (Morrissey & Hadfield 2012). Mixed models were fitted using the lmer function from the lme4 package (Bates *et al.* 2015) in R and the significance of all terms was tested by Likelihood Ratio Test (LRT). Because it was statistically significant over the whole monitoring period (see results), the quadratic form of laying date (stabilizing selection) was included in all selection models.

Model averaging approach

The model averaging analysis was conducted following methods provided by Grueber *et al.* (2011) and by Symonds and Moussalli (2011). Based on information theory, the aim of model averaging is to evaluate relative supports for a given hypothesis over others instead of null hypothesis testing (Burnham, Anderson & Huyvaert 2010). In a first step, we determined which variable to include in the models. Focusing on the four months covering the blue tit breeding season (March, April, May and June), we explored the influence of 14 potential drivers (daily minimum, mean and maximum monthly temperatures (for each of the four months), predation rate and population density) on annual selection by including in the selection models interaction terms between laying date and the drivers. In a second step, we generated a "model set" by adjusting all possible submodels from the set of predictors of interest. All submodels included laying date, the quadratic form of laying date (stabilizing/disruptive selection), and a combination of drivers (interaction terms between environmental variables and laying date). Since 14 environmental variables were investigated, 16384 models could potentially be fitted (2^{14}). Because collinearity among predictors can be a problem in model selection (Freckleton 2010), we constrained the number of possible submodels by avoiding models including temperatures from the same month (e.g. maximum March temperature did not appear in a model including mean or minimum temperatures in

March), leading to 1024 models generated. In a third step we employed the model averaging procedure on our set of models (based on their AIC) in order to obtain robust environmental driver estimates (associated with their standard errors) accounting for model selection uncertainty. This approach is particularly adapted when the Akaike weight of the best model is not considerably higher than the next best model (i.e. it has an Akaike weight of >0.9) (Symonds & Moussalli 2011), which was the case in our analysis since the Akaike weight of the best model was 0.66. Because employing model averaging procedure on the full set of models can be spurious (due to models with very poor Akaike weight), we selected the 95% confidence set of models (Symonds & Moussalli 2011). This procedure led to a set of 14 best models identified. Moreover, relative importance of each of the 14 environmental variables was estimated by summing the Akaike weights from each model in which the specific variable appeared. This relative importance can be interpreted as the probability that the variable is a component of the best model (Symonds & Moussalli 2011). Any given variable was considered as driving selection if its relative importance was above 70%. Note that this relative importance should not be interpreted as a p value.

Results

Patterns of temperature increase

The first aim of our analysis was to assess the recent warming in the forest of La Rouvière near Montpellier. Over the last 45 years (1970-2015), the mean annual warming trend in this habitat was 0.44°C / decade ($p < 0.001$) (see supplementary online material Fig. 2.S2). The warming trend was slightly stronger for minimum annual temperature (0.51°C / decade, $p < 0.001$) than for maximum annual temperature (0.33°C / decade, $p < 0.001$). While warming was negligible (between -0.20°C and $+0.20^{\circ}\text{C}$ per decade) during winter months (Dec.- Feb.), the increase in temperatures in spring (March-May) and summer (June-August) ranged between 0.30°C and 0.80°C per decade (Fig. 2.1). Warming during autumn (Sept.-Nov.) was also high with trends ranging between 0.20°C and 0.90°C per decade. Minimum monthly temperatures increased all year long except in winter, maximum monthly temperatures

increased more importantly in spring-early summer with more than 0.5°C per decade in March, April, May and June (Fig. 2.1). Our results thus show a strong seasonality in the warming trend experienced by birds at our study site, along with differences between warming in minimum and maximum monthly temperatures.

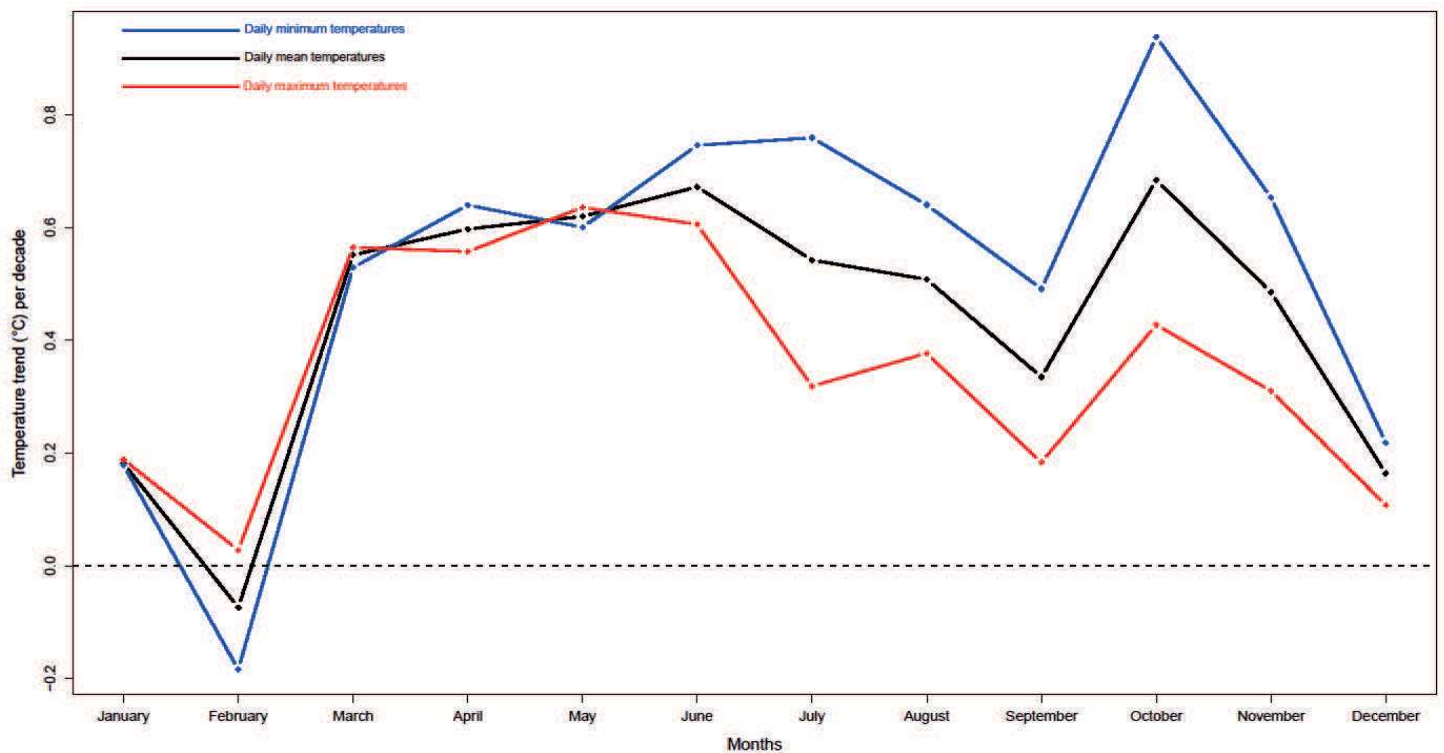


Figure 2.1 Temperature change (in °C decade⁻¹) for daily minimum (in blue), mean (in black) and maximum (in red) monthly temperatures over the 1970-2014 period near the forest of La Rouvière, southern France.

Selection on laying date and its temporal variation

Selection on laying date was significantly negative over the 24 years of monitoring ($\beta = -0.050 \pm 0.009$, $p < 0.001$). Investigation on whether selection is non-linear showed a weak but significant pattern of stabilizing selection, with a slightly stronger selection later in the season (quadratic selection gradient = -0.004 ± 0.002 , $p = 0.004$, Fig. 2.S4).

Our analyses of annual variation in selection gradients for laying date revealed highly significant fluctuations ($p < 0.001$) in sign and magnitude, across the 24-years of monitoring (Fig. 2.2). For example, while earlier breeders were strongly favoured in 2014 ($\beta = -0.229$, $p < 0.001$), selection for later breeders was estimated in 2009 (albeit not significant, $\beta = 0.102$, $p = 0.21$) (Fig. 2.2).

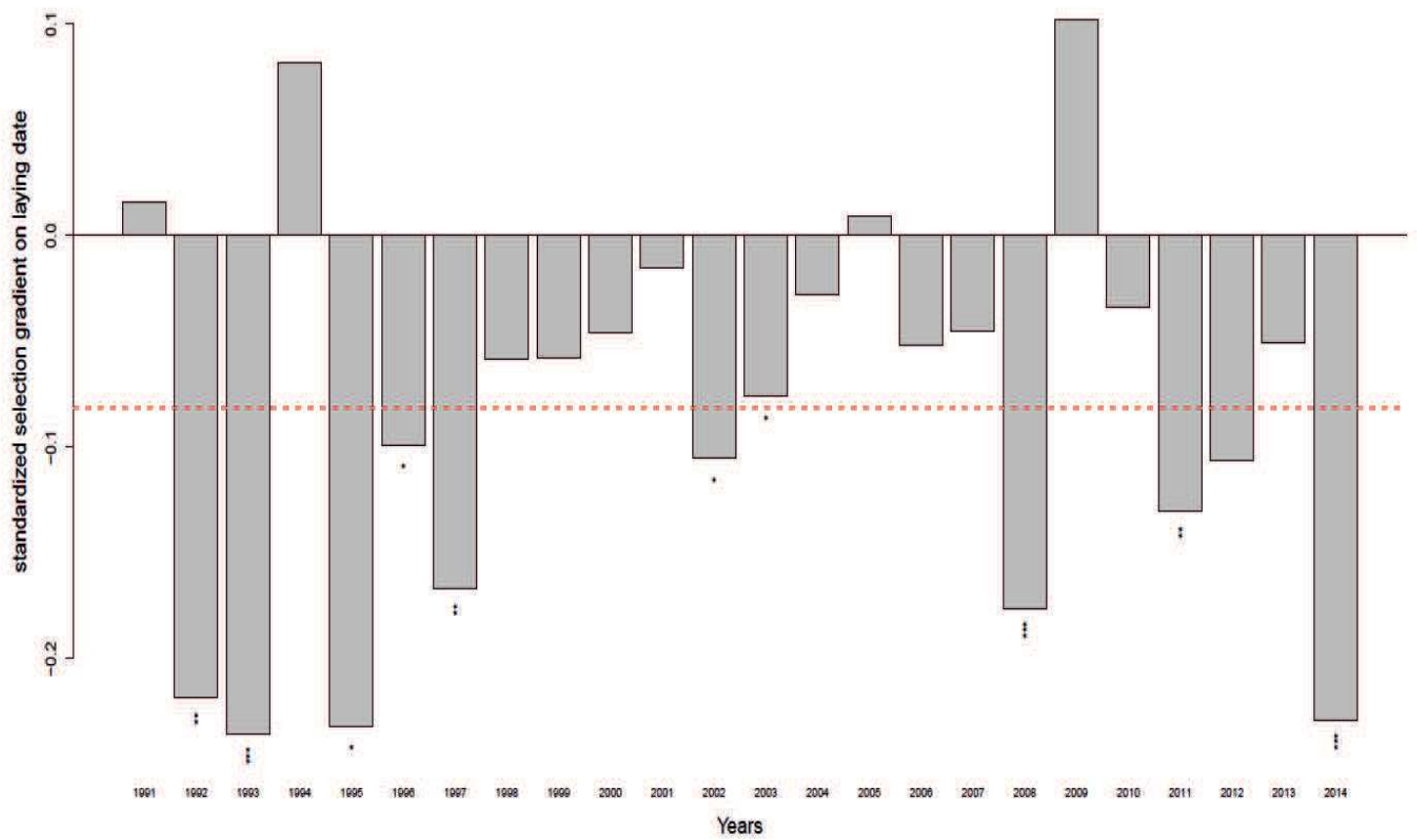


Figure 2.2 Temporal fluctuation of standardized selection gradient on laying date across years. The red dashed line indicates the mean selection gradient over 24-years. *, ** and *** represent P -values < 0.05 , < 0.01 and < 0.001 respectively.

Climate warming and selection

Among the 14 possible drivers tested, the model averaging analysis showed that only daily maximum April temperature and, to a lesser extent predation rate, influenced selection on laying date, with a probability to be a component of the best model (relative importance) of respectively 82% and 31% (Table 2.1). Warm maximum April temperatures and low predation rates increased the strength of selection on laying date (since selection acting on laying date is negative overall – earlier breeders are favoured). Note that maximum April temperatures also significantly increased the strength of selection when tested using a null hypothesis statistical framework and a Likelihood Ratio Test ($\chi^2 = 14.56$, $P < 0.001$, $df. = 1$). All other potential drivers had probabilities $\leq 12\%$ of influencing selection patterns.

Table 2.1 Summary results of the model averaging approach to assess climatic variables driving selection on laying date. T°C min, T°C mean and T°C max represent the daily minimum, mean and maximum monthly temperatures respectively. Relative importance represents the probability that the variable was included in the best model. In bold, the only variable with a relative importance above 70%. Population density represents the annual mean distance between an occupied nest box and its closest neighbour. Predation rate was estimated as a categorical variable taking two different modalities: low and high corresponding to a predation rate below or above 0.1 respectively.

Variable in interaction with laying date	Averaged estimates	Relative importance
T°C min – March	0.00001 (± 0.00044)	<1%
T°C mean - March	-0.00005 (± 0.00086)	1%
T°C max - March	-0.00022 (± 0.00178)	2%
T°C min – April	-0.00004 (± 0.00108)	<1%
T°C mean - April	-0.00386 (± 0.01102)	12%
T°C max – April	-0.02393 (± 0.01323)	82%
T°C min – May	0.00001 (± 0.00094)	1%
T°C mean – May	0.00037 (± 0.00309)	2%
T°C max – May	0.00151 (± 0.00633)	7%
T°C min – June	0.00011 (± 0.00143)	1%
T°C mean – June	0.00049 (± 0.00319)	3%
T°C max - June	0.00066 (± 0.00355)	4%
Population density	0.00012 (± 0.00156)	1%
Predation rate (Low)	-0.02989 (± 0.04663)	31%

Predicting global warming impact on future selection strength

Focusing on daily maximum April temperatures as the main climatic variable driving selection on laying date we predicted the impact of its warming on future selection. Our autoregressive integrated moving average model (ARIMA) predicted an anomaly in maximum April temperatures reaching +3°C in 2050 compared to the 1970-2000 period (Fig. 2.3). We then used the best model outlined in our model averaging approach (which included the interaction

of laying date and maximum April temperature) to predict selection on laying date in 2050 (Table 2.S1). Our model showed that while selection is expected to increase by 46% (95% confidence intervals (CI): 30%-63%) and 91% (95% CI: 72%-112%) for +1°C and +2°C anomalies, a +3°C anomaly would cause an increase in selection by 139% (95% CI: 107%-169%) (Fig. 2.4). Considering confidence intervals of 2050 maximum April temperature forecast (95% confidence intervals: -0.5°C – 6.6°C), this change in selection strength would be between -25% and 325%.

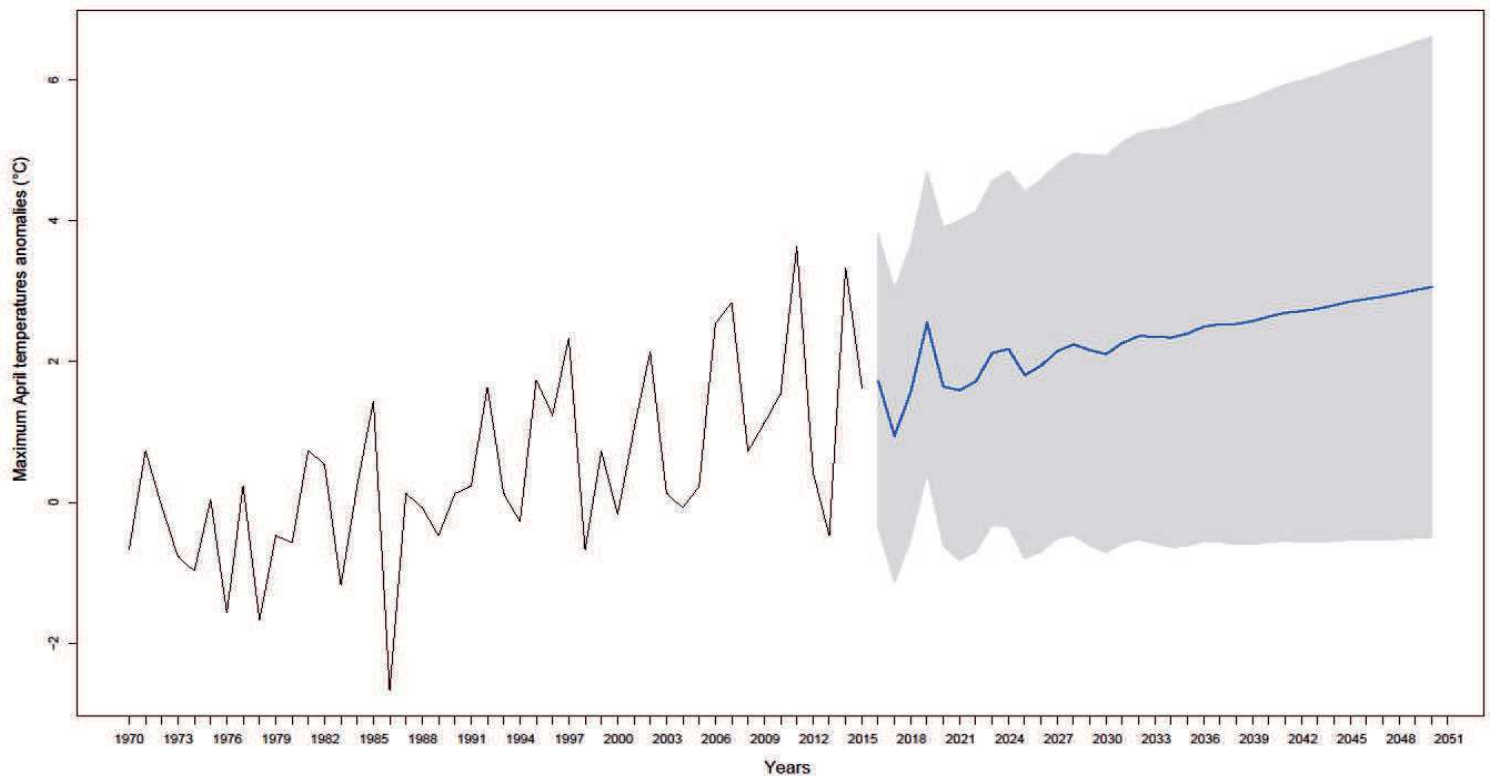


Figure 2.3 Anomalies in daily maximum April temperatures over the 1970-2050 period compared to the 1970-2000 period. Predictions (blue line) for the 2015-2050 period were extracted from an autoregressive integrated moving average model including a temporal autocorrelation order = 4. The grey area shows the 95% confidence intervals.

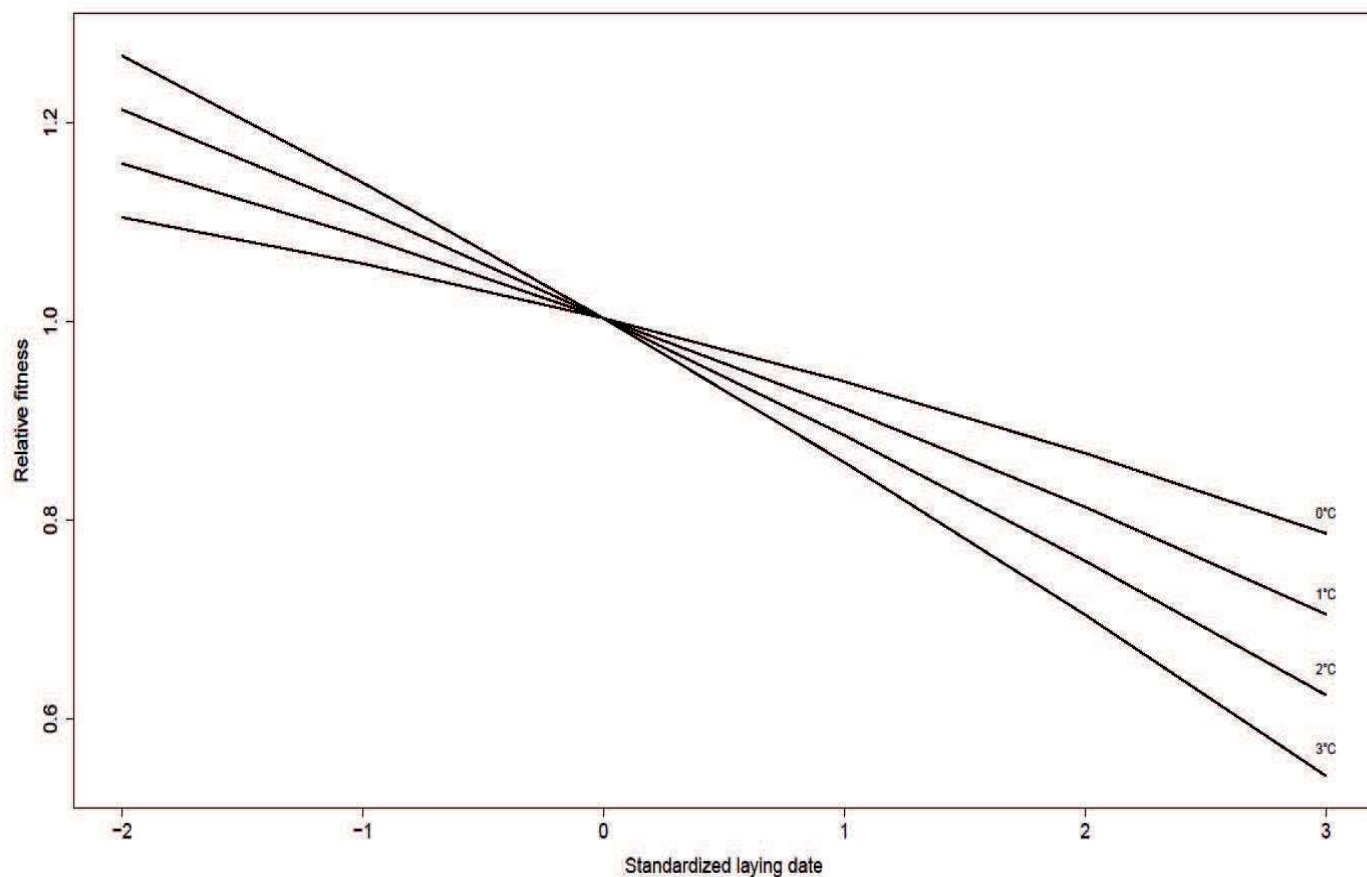


Figure 2.4 Standardized selection gradients on laying date for anomalies in daily maximum April temperatures ranging between 0 and 3°C. Selection gradients were extracted from the best model of the model averaging approach (including an interaction between laying date and predation rate and maximum April temperature). The mean annual standard deviation of laying date was 7.6 days in our population.

Discussion

Our analyses confirmed that selection favors earlier breeding overall yet they also revealed that natural selection showed important fluctuations both in sign and magnitude over the past 25 years. Importantly, we showed that daily maximum April temperature was the main climatic variable correlated with the strength of selection on laying date. Our forecast of the potential effect of forthcoming maximum April temperature suggests an increase in the future strength of natural selection, notwithstanding a possible evolutionary response of timing of reproduction.

In temperate forests, spring temperatures are tightly linked to the annual laying date adjustment of insectivorous passerines (Visser, Holleman & Caro 2009) in the challenge of matching maximum caterpillar availability to nestling food demand. As a result, avian ecologists have long assumed that warmer spring temperatures should contribute to strengthening selection for earlier laying date (Crick 2004). This assumption is misleading because natural selection is caused by variance in fitness and phenotypic performances of individuals, which has been rarely demonstrated to be driven by climate warming. In other words, a mismatch between trophic levels induced by warming temperatures does not represent necessarily a selection pressure, in particular if all individuals are similarly affected by the mismatch. Hence, our results represent a rare demonstration of an increase in natural selection strength following a strong spring warming. This warming experienced by blue tits was linked to an increase in the variation in their fitness, depending on their timing of reproduction. In this regard, our results are concordant with those of Visser *et al.* (2015), where annual variation in selection on laying date in pied flycatchers was correlated with spring temperatures up to two years after breeding, when the number of recruits was used as a proxy for fitness. However, an interesting contrast between our study and that of Visser and colleagues is that our study site was under greater (and significant) warming than in their study area over the last 40 years. This could possibly explain the more substantial and immediate effect of temperature on selection observed during the breeding season in our population than in the Dutch population of pied flycatchers. It is also important to note that

even within species, life history responses to temperature variation can differ (Husby *et al.* 2010). Therefore, since the Mediterranean area is considered a hotspot of climate disruption (Giorgi & Lionello 2008), similar studies on the force of natural selection across the blue tit distribution range would provide crucial comparative insights. Up to now, the selective influence of climatic warming has rarely been demonstrated in the wild, with some previous studies showing an increase in the strength of natural selection in plants with climatic warming (e.g. Domínguez & Dirzo 1995; Maad & Alexandersson 2004; Anderson *et al.* 2012), while others showed a decrease, mainly in animals (McAdam & Boutin 2003; Karell *et al.* 2011; Campbell & Powers 2015). If the estimation of natural selection acting on a trait is relatively straightforward (Lande & Arnold 1983), estimating the drivers of selection remains challenging because of several interactions and covariances between potential drivers and traits shaping the causal paths to selection. Our current approach based on multi-model inference (Grueber *et al.* 2011) proved to be powerful to disentangle the different influences of different abiotic- and population-related variables.

Rather than analyzing a general relationship between selective forces and temperature, we explored temporal changes in a variety of temperature modes and seasonality which could affect spring phenology in several ways. By showing a warming close to zero in winter, our study confirms results obtained in previous studies in Switzerland (Rebetez & Reinhard 2008), UK (Prior & Perry 2014) and the South of France (Chaouche *et al.* 2010). Trends in temperatures during the blue tit breeding season (around 0.6°C per decade from March to June) were similar to the trends found previously for the same region during the same period (+0.7°C per decade) (Chaouche *et al.* 2010). This temperature warming in spring and summer provides scope for potentially important mismatches across tropic levels (Harrington, Woiwod & Sparks 1999). For example, Dewar and Watt (1992) found a decreased synchrony between winter moth (*Operophetra brumata*) eggs and Sitka spruce (*Picea sitchensis*) bud burst as a result of a 2°C increase in mean temperature (Visser & Holleman 2001).

April maximum temperatures was the main variable correlated with the strength of selection on laying date, which is in line with our knowledge on temperature-related mechanisms

involved in the bud burst of trees. Indeed, bud burst is known to be determined by winter and spring temperatures, which respectively influence the release from dormancy in winter (vernalization) and the bud development following the release from dormancy (Clark *et al.* 2014). For instance, bud burst of the European white birch (*Betula pendula*) can be accurately predicted by the date when a threshold value of temperature sum in spring is reached (Rousi & Heinonen 2007). The effect of maximum temperature on selection on laying date we documented here could thus be acting through the bud emergence, since temperature sum in spring is mainly driven by the daily maximum temperatures. A possible limitation to this interpretation comes from the fact that we have not investigated winter chilling period as a driver of selection, although it is an important factor involved in breaking bud dormancy (Clark *et al.* 2014). This choice was made because bud burst is more sensitive to spring warming than to winter warming (Fu *et al.* 2012) and because we were interested in selection induced by spring climatic warming since winter warming is close to zero in our study habitat. Future maximum April temperatures were forecasted until 2050 using an ARIMA. If the warming mechanism involved until now remains stable over time, maximum April temperature anomalies, compared to the 1970-2000 period, were predicted to reach +3°C. Because this model is very sensitive to the length of the time series used (only 45 years), 95% confidence intervals were very large and temperature anomalies predicted in 2050 ranged between -0.5°C and +6.6°C (Fig. 2.3). However, forecasts from this model are arguably more likely to be underestimated than overestimated because “a decrease of warming would require substantial and sustained reductions in greenhouse gases emissions” (IPCC 2014), which is not predicted by the 5th Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC 2014). Based on this temperature forecast, the strength of natural selection acting on laying date was thus predicted to increase by 139% (a multiplication by almost 2.5) between 2015 and 2050 (Fig. 2.4, Table S1), meaning that differences in fitness between blue tits will keep increasing depending on their laying dates. However, it should be emphasized that this prediction does not account for a possible evolutionary response of laying date (a heritable trait in this population, $h^2 = 0.12$, Delahaie *et al.* submitted), which could in turn possibly reduce the predicted selection on this trait. A more complex modelling approach taking into account

quantitative genetic parameters could assess how much such evolutionary response would reduce the increase in selection pressure.

The complexity of the ARIMA model used in this study on a restricted sample size prevented us from including all climatic processes that may influence the strength of selection on the timing of reproduction of blue tits in the future. For example, although climate warming is characterized by an increase in mean temperatures, increase in climate variability among years is also observed and predicted in the future (Coumou & Rahmstorf 2012). Hence, an increase in the variability of selection regimes among years could occur in the future, and could shape the adaptive response to warming. For instance, Kingsolver and Buckley (2015) found that the predicted evolutionary response to mean climate warming is small in an alpine butterfly (*Colias meadii*) studied since 1980, mainly because of the variability in selection. While climatic variability is increasing along with warming, the impact of this variability on evolutionary response will be difficult to predict, especially in term of extremes climatic events (Bailey & van de Pol 2016). In addition, besides global warming, climate change is also characterized by changes in precipitation regimes. Indeed, heavy rainfalls are expected to be more frequent (Giorgi & Lionello 2008), which could impact the amount of caterpillar available for tits during the breeding season. We did not explore the influence of monthly precipitations on selection because no changes in precipitation regime were detected in our study site since 1975 (unpubl. data). Another possible limitation of our study is the fact that selection was investigated using the number of fledglings as a fitness proxy. Although laying date mainly affects the number of fledglings (Perrins 1970), climate warming could also influence the selection acting on nestling survival until recruitment or adult survival (Grosbois *et al.* 2006).

To conclude, our analysis showed that climate warming represents an increase in selection pressure during reproduction for a blue tit population in the Mediterranean region. This finding implies that recent climate change indirectly induces strong selection favouring specific phenotypes (e.g. earlier laying dates). This means that over and above the common phenological plasticity observed (Charmantier & Gienapp 2014), natural selection could allow

Bailey, L.D. & van de Pol, M. (2016) Tackling extremes: challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 85-96.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1-51.

Bell, G. (2013) Evolutionary rescue and the limits of adaptation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **368**.

Blondel, J., Donald, W., Thomas., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P. & Lambrechts, M.M. (2006) A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, **56**, 661-673.

Brockwell, P.J. & Davis, R.A. (2002) Introduction to Time Series and Forecasting. Springer New York, New York, NY.

Burnham, K.P., Anderson, D.R. & Huyvaert, K.P. (2010) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 23-35.

Campbell, D.R. & Powers, J.M. (2015) Natural selection on floral morphology can be influenced by climate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**.

Chaouche, K., Neppel, L., Dieulin, C., Pujol, N., Ladouche, B., Martin, E., Salas, D. & Caballero, Y. (2010) Analyses of precipitation, temperature and evapotranspiration in a French Mediterranean region in the context of climate change. *Comptes Rendus Geoscience*, **342**, 234-243.

- Charmantier, A., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevieille, A. & Szulkin, M. (2016) Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evolutionary Applications*, **9**, 135-152.
- Charmantier, A. & Gienapp, P. (2014) Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications*, **7**, 15-28.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, **333**, 1024-1026.
- Clark, J.S., Salk, C., Melillo, J. & Mohan, J. (2014) Tree phenology responses to winter chilling, spring warming, at north and south range limits. *Functional Ecology*, **28**, 1344-1355.
- Coumou, D. & Rahmstorf, S. (2012) A decade of weather extremes. *Nature Climate Change*, **2**, 491-496.
- Crick, H.Q.P. (2004) The impact of climate change on birds. *Ibis*, **146**, 48-56.
- Dewar, R.C. & Watt, A.D. (1992) Predicted changes in the synchrony of larval emergence and budburst under climatic warming. *Oecologia*, **89**, 557-559.
- Domínguez, C. & Dirzo, R. (1995) Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: Variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, **9**, 204-216.
- Freckleton, R.P. (2010) Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 91-101.

Fu, Y.H., Campioli, M., Deckmyn, G. & Janssens, I.A. (2012) The Impact of Winter and Spring Temperatures on Temperate Tree Budburst Dates: Results from an Experimental Climate Manipulation. *PLoS ONE*, **7**, e47324.

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A. & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, **17**, 167-178.

Giorgi, F. & Lionello, P. (2008) Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, **63**, 90-104.

Grosbois, V., Henry, P.-Y., Blondel, J., Perret, P., Lebreton, J.-D., Thomas, D.W. & Lambrechts, M.M. (2006) Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology*, **12**, 2235-2249.

Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 699-711.

Harrington, R., Woiwod, I. & Sparks, T. (1999) Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 146-150.

Hendry, A.P. & Gonzalez, A. (2008) Whither adaptation? *Biology & Philosophy*, **23**, 673-699.

Hoffmann, A.A. & Sgro, C.M. (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, **470**, 479-485.

Husby, A., Nussey, D.H., Visser, M.E., Wilson, A.J., Sheldon, B.C. & Kruuk, L.E.B. (2010) Contrasting Patterns of Phenotypic Plasticity in Reproductive Traits in Two Great Tit (*Parus Major*) Populations. *Evolution*, **64**, 2221-2237.

Hyndman, R.J. & Khandakar, Y. (2008) Automatic Time Series Forecasting: The forecast Package for R. 2008, 27, 22.

IPCC (2014) Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Valkama, J. & Brommer, J.E. (2011) Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nature Communication*, **2**, 208.

Kingsolver, J.G. & Buckley, L.B. (2015) Climate variability slows evolutionary responses of *Colias* butterflies to recent climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**.

Lande, R. & Arnold, S.J. (1983) The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution*, **37**, 1210-1226.

Maad, J. & Alexandersson, R. (2004) Variable selection in *Platanthera bifolia* (Orchidaceae): phenotypic selection differed between sex functions in a drought year. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 642-650.

MacColl, A.D.C. (2011) The ecological causes of evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 514-522.

McAdam, A.G. & Boutin, S. (2003) Variation in viability selection among cohorts of juvenile red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Evolution*, **57**, 1689-1697.

Merilä, J. (2012) Evolution in response to climate change: In pursuit of the missing evidence. *BioEssays*, **34**, 811-818.

Merilä, J. & Hendry, A.P. (2014) Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, **7**, 1-14.

Moritz, C., Patton, J.L., Conroy, C.J., Parra, J.L., White, G.C. & Beissinger, S.R. (2008) Impact of a Century of Climate Change on Small-Mammal Communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, **322**, 261-264.

Morrissey, M.B. & Hadfield, J.D. (2012) Directional Selection in Temporally Replicated Studies Is Remarkably Consistent. *Evolution*, **66**, 435-442.

Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P. & Visser, M.E. (2005) Selection on Heritable Phenotypic Plasticity in a Wild Bird Population. *Science*, **310**, 304-306.

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.

Perrins, C. (1970) The timing of bird' breeding seasons. *Ibis*, **112**, 242-255.

Porlier, M., Charmantier, A., Bourgault, P., Perret, P., Blondel, J. & Garant, D. (2012) Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time: between- and within-population comparisons. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 1041-1051.

Postma, E. (2014) Four decades of estimating heritabilities in wild vertebrate populations: Improved methods, more data, better estimates. Quantitative genetics in the wild (eds A. Charmantier, D. Garant & L.E.B. Kruuk), pp. 16-33. Oxford University Press, Oxford.

Prior, M.J. & Perry, M.C. (2014) Analyses of trends in air temperature in the United Kingdom using gridded data series from 1910 to 2011. *International Journal of Climatology*, **34**, 3766-3779.

R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Reale, D., McAdam, A.G., Boutin, S. & Berteaux, D. (2003) Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **270**, 591-596.

Rebetez, M. & Reinhard, M. (2008) Monthly air temperature trends in Switzerland 1901–2000 and 1975–2004. *Theoretical and Applied Climatology*, **91**, 27-34.

Rousi, M. & Heinonen, J. (2007) Temperature sum accumulation effects on within-population variation and long-term trends in date of bud burst of European white birch (*Betula pendula*). *Tree Physiology*, **27**, 1019-1025.

Svenning, J.-C. & Sandel, B. (2013) Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, **100**, 1266-1286.

Symonds, M.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.

Visser, M.E. (2008) Keeping up with a Warming World; Assessing the Rate of Adaptation to Climate Change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **275**, 649-659.

Visser, M.E., Gienapp, P., Husby, A., Morrissey, M., de la Hera, I., Pulido, F. & Both, C. (2015) Effects of Spring Temperatures on the Strength of Selection on Timing of Reproduction in a Long-Distance Migratory Bird. *PLoS Biology*, **13**, e1002120.

Visser, M.E. & Holleman, L.J.M. (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **268**, 289-294.

Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Caro, S.P. (2009) Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **276**, 2323-2331.

Visser, M.E., Noordwijk, A.J.v., Tinbergen, J.M. & Lessells, C.M. (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **265**, 1867-1870.

Chapitre 3

EVÉNEMENTS CLIMATIQUES EXTRÊMES & SÉLECTION

Description de l'article et contribution

Si le changement climatique est caractérisé par un réchauffement continu, il s'accompagne aussi d'une augmentation de la fréquence d'événements climatiques extrêmes (ECE). A l'inverse de l'augmentation des températures, l'impact des ECEs sur la sélection naturelle a été très peu étudié, en particulier en population naturelle. De plus, compte tenu de la rareté de ces événements, les études se focalisent généralement sur l'impact sélectif d'un seul ECE, interdisant la quantification de l'effet à long terme. L'objectif de cet article est de (i) tester et quantifier l'impact d'ECEs journaliers tels que les fortes chaleurs et les précipitations extrêmes sur le succès reproducteur à l'échelle de la nichée; (ii) quantifier l'influence de ces ECEs sur la sélection agissant sur la date et la taille de ponte; et de (iii) comparer cet effet à celui de l'augmentation continue des températures. Cette étude suggère que non seulement le succès d'envol par nichée est diminué lorsque celle-ci a subi au moins une journée extrêmement chaude durant la phase de nourrissage, mais qu'en plus cela renforce la sélection agissant sur la date de ponte. De plus, cet effet était indépendant des températures moyennes, mettant en lumière l'impact sélectif des ECEs en tant que tel.

Pour cet article, j'ai élaboré les analyses à réaliser avec Anne Charmantier et Dany Garant. J'ai effectué les analyses, et rédigé le texte principal avec l'aide de mes co-directeurs de thèse. De plus, j'ai participé à l'échantillonnage des données phénotypique durant quatre années (de 2012 à 2015).

Multiple extreme climatic events strengthen selection for earlier breeding in a wild passerine

En révision à *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B: Biological Sciences*

Pascal Marrot, Dany Garant, et Anne Charmantier

Abstract

Global climate warming results in an increase in mean temperatures and in the frequency of extreme climatic events (ECEs), which could both strongly impact ecosystems and populations. Most studies assessing the impact of global warming on ecosystems have focused on warming trends while neglecting ECEs. In particular, the effects of multiple ECEs on fitness, and their consequences for selection, are still missing. Here we explored the effects of daily extreme rainfalls, as well as the occurrence of extreme hot and cold days on clutch size and laying date in a wild blue tit population monitored over 25 years. During the nestling phase (8-15 days old), the number of fledglings in a brood was negatively correlated with extreme hot days. The presence of extreme hot days between day 8 and 15 was also associated with an increase in the strength of selection acting on laying date, independently of mean temperature trends during the same period: when 10% of broods in the population experienced this type of ECE, selection for earlier breeding increased by 39%. Our results represent a unique quantification of the impact of multiple ECEs on the fitness landscape and emphasize their role as climatic drivers of selection.

Keywords: Natural selection, *Cyanistes caeruleus*, Extreme Climatic Events, Laying date, Long term dataset, Blue tit

Introduction

Global climate change results in an increase in mean temperatures over global land and sea areas and generates new environmental conditions for wild populations (1). The influence of this warming trend on many taxa, such as plants (2), birds (3), insects (4) and mammals (5), is now a primary research area. Along with a rise in mean temperatures, climate change is also characterized by an increase in the frequency of extreme climatic events (ECEs) such as floods, hurricanes and droughts (6, 7). However, most studies interested in ecosystem responses to changes in climate in an evolutionary ecology context have focused on mean climatic trends, generally ignoring the potential effects of ECEs (8-10). Recently, studies exploring the impact of ECEs on wild populations, have shown striking effects on animals (11) and plants (12, 13). For instance, droughts significantly affect aboveground biomass (14) and phenology (15) of several plant species in Europe. In animals, ECEs were shown to impact the reproductive success and survival of many species (11, 16). In particular, partial or complete reproductive failure was observed in bird populations after ECEs such as the 1982-1983 El Nino Southern Oscillation event (17), a significant cooling in 1991 in the Arctic (18) or flooding events (19). Although less explored, ECEs occurring in the non-breeding season such as harsh winters, have been shown to reduce adult survival in birds (20) and mammals (21).

Beyond such quantitative assessment of the impact of ECEs on organisms' survival and reproductive output, there is now a necessity to understand how wild populations will adapt to this new threat. Theory predicts that populations could adapt to perturbations such as rapid climate change via phenotypic plasticity or evolutionary change. Evidence for plastic changes in response to climate warming in wild populations have been often reported in taxa such as plants (22), birds (23) and mammals (5). While evidence for evolutionary responses to rapid warming remains rare (24), less than 20 studies have shown genetic changes in adaptive traits such as morphology, phenology or dispersal (see 25 for a review). However, evidence for plastic or genetic responses to ECEs is still missing (11, 16), largely because of lack of investigation. To our knowledge, the evolutionary response of beak size in Darwin finches

Geospiza. sp after a severe El Nino event (26) remains the only example of an adaptive response to an ECE.

An evolutionary response to an ECE will occur only if the event causes a selective impact on the population. A selective impact refers to a fitness differential (e.g reproductive success, survival) caused by a difference in phenotypes. In other words, an ECE should discriminate phenotypes based on their fitness consequences in order to affect the fitness landscape and thereby result in selection. For this reason, an ECE killing all individuals, or equally affecting the reproductive success of all individuals within a population, has no consequence on the fitness landscape. Moreover, an ECE causing a fitness differential among individuals independently of their phenotypes is not considered a selective agent. Hence, selective pressures associated with ECEs need to be explored within a population using individual-centred selection models ran on individual phenotypes (27). Few studies have shown a selective impact of ECEs in wild populations (see Table 3.3.1). For example, Brown & Brown (28) showed that cold weather during late spring in 1996 reduced a population of cliff swallows *Petrochelidon pyrrhonota* by about 53%, while resulting in a stronger selection for individuals with large body size. Previous studies exploring the selective pressure imposed by a single ECE could however seldom quantify the selective impact of the number and / or the frequency of ECEs experienced by populations (Table 3.3.1), nor disentangle them from the effect of mean weather conditions (but see 19). In order to clearly identify the selective impact of ECEs, studies exploring multiple ECEs, and comparing them with mean-climatic variables are presently needed (16).

Here we investigated the impact of ECEs in a wild population of blue tits (*Cyanistes caeruleus*). More specifically, we assessed the effects of extreme daily temperatures and rainfall during the breeding season on fitness and selective pressures acting on two fundamental life history traits: laying date and clutch size. The Blue tit is an insectivorous passerine living in temperate forests of Europe and Western Asia, breeding from March to June in southern France (29). Both laying date and clutch size are typically under directional linear selection in blue tits, where early breeding birds laying large clutches are favoured (30,

31). Parental care for young in the nest lasts about 21 days and is crucial for the fledgling success of the brood, which is strongly determined by nestlings' body mass. During the rearing period, nestlings are almost exclusively fed with leaf-eating caterpillars, which are available for only two to three weeks (32). Ideally, nestlings should be 9 to 11 days old at the peak of caterpillar abundance, with a mistiming between food demand and abundance resulting in high energetic costs and low reproductive success (33). Since recent climate warming has resulted in a shift towards earlier caterpillar phenology (9, 34), tit species, which rely on caterpillars to feed their nestlings, have been extensively studied in their responses to climate change (35, 36). Weather conditions such as temperature and rainfall have been shown to cause complex effects on the growth of blue tits nestlings (37), independently of caterpillar phenology. For example, warm temperatures during spring were shown to both increase (38) and decrease (37) the growth rate of blue tit nestlings. Similarly, heavy rainfalls were positively related to growth rate in blue tit nestlings (37); yet in great tits (*Parus major*), parents significantly reduced their feeding rate during rainfalls (39), causing a 10 to 20% reduction in nestling growth rate (40). An important limit of these studies is that the impact of ambient weather conditions during the nestling period has only been explored within the average range of climatic values, without considering ECEs.

The objective of this study was two-fold. First, we explored the impact of extreme daily rainfalls, of extreme cold and extreme warm temperatures across nestling growth stages. Second, we identified the ECEs and the nestling stages influencing fledgling success, and we tested the consequences of ECEs on the linear selection acting on laying date and clutch size. In doing so, we also included daily mean temperatures and rainfalls for each nestling stage within these analyses, in order to compare their impacts to ECEs.

Table 3.1 Studies assessing the impact of ECEs on the selection pressures acting on key adaptive traits. In all these studies, ECEs reinforced natural selection. ¹ Individual quality refers here to the acquisition and allocation of resources.

Species	Traits	Extreme event	References
<i>Fulmarus glacialisoides</i>	Individual quality ¹	Extreme sea ice conditions	Jenouvrier, Péron & Weimerskirch 2015
<i>Geospiza fortis</i>	Beak size	El Niño event	Grant & Grant 1993
<i>Haematopus ostralegus</i>	Nest elevation	Flooding	Van De Pol <i>et al.</i> 2010
<i>Hirundo rustica</i>	Arrival date	Extremely cold spring	Møller 1994
<i>Passer domesticus</i>	Body size	Extreme storm	Johston, Niles & Rohwer 1972
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Body size	Cold weather	Brown & Brown 1998
<i>Riparia riparia</i>	Body size	Severe drought	Jones 1986

Materials and Methods

Study area and field work

Our analyses were based on data from a long-term study of blue tits (*Cyanistes caeruleus*) in the forest of La Rouvière, near the city of Montpellier (43°40'N, 03°40'E), southern France. Since 1991, nest boxes are routinely monitored from the onset of nest construction until all nestlings have fledged (see 29 for further details), that is when chicks are 19-21 days old (45). For each brood, laying date (date of the first egg laid, March 1st = 1) and clutch size (number of eggs laid) are recorded. Parents are captured in nest boxes when chicks are 9 days or older, and are uniquely marked with metal rings (provided by C.R.B.P.O, France). Nestlings are ringed when 9-15 days old.

Climatic data

Daily temperatures and rainfalls were obtained from a weather station (43°44'30"N, 3°35'40"E) located approximately 9km from the breeding site. Daily mean temperatures were estimated as (daily minimum temperatures + daily maximum temperatures) / 2. Anomalies in temperature were estimated as the difference between daily temperatures and monthly temperatures over the 1991-2015 period.

ECE variables

We defined an ECE as a 5% or less probability of event occurrence across the study period (1991-2015). We used this "statistical" (16) instead of "biological" definition (i.e. when ECEs are defined based on their effect on populations) because we were specifically interested in testing selective effects of ECEs and also to avoid tautology.

We explored the presence / absence of 3 types of ECEs: (i) an extremely cold day (corresponding to a daily anomaly in mean temperature of -5.31°C or less, abbreviated COLD $T^{\circ}\text{C}$), (ii) an extremely hot day (corresponding to a daily anomaly in mean temperature of 4.98°C or more, abbreviated HOT $T^{\circ}\text{C}$) and (iii) a daily extreme rainfall (corresponding to a rainfall exceeding 15mm, abbreviated Ext RAIN). The presence / absence of these 3 ECEs was explored across 3 nestlings periods: (i) from the hatching date to the point when chicks are 7 days old (abbreviated HAT for hatchlings), chicks becoming self-thermoregulated at 7 days (45). (ii) From day 8 to day 15 after hatching (abbreviated NES for nestlings), corresponding to the peak of food requirement for nestlings (46). (iii) From day 16 to day 21, corresponding to the pre-fledgling period (abbreviated FLE for fledglings). Broods are not visited after day 15 but nestling survival until fledging is estimated based on observations of nest content at day 22 or later. Overall, we thus explored the impact of the presence / absence in 9 different ECE types (3 daily ECEs in 3 chick periods), all coded as binomial variables. Because we wanted to compare ECE effect with mean-weather effect, we also used two mean climatic-variables within each nestling stage. We estimated the mean temperature (abbreviated MEAN $T^{\circ}\text{C}$) and rainfall (abbreviated MEAN RAIN) during each chick stage, hence a total of 6 mean-climatic variables explored. The statistical analyses (below) accommodate for collinearity between some of the climatic variables.

Statistical analyses

All statistical analyses were carried out using the software R (version 3.1.1) (47). Analyses were conducted on female individuals that were not subject to any experimental manipulation, with a dataset of 1389 breeding observations on 762 female blue tits breeding between 1991 and 2015. Out of 1869 first broods over the course of the study (including experimental broods), only 29 (1.6%) were followed by a second brood, which is why we considered first broods only in our analyses.

ECEs and number of fledglings

Our aim was here to assess the impact of our 15 climatic variables (9 ECEs + 6 mean-climatic variables) on the number of fledglings per brood, hence our best annual estimation of reproductive success. We used a linear mixed model relating the number of fledglings to the 15 climatic predictors, including female identity and year as random effects. Because we have no a priori hypothesis regarding which variable should affect the number of fledglings, we used a model averaging approach (48, 49). This approach allows to test multiple hypotheses in the same analysis using the AIC (Akaike Information Criterion, 50). The method is based on 3 steps which are (i) the generation of all possible submodels from the set of predictors of interest (our 15 climatic variables, leading to 32768 models generated); (ii) the selection of the best models given their AIC (here we selected the 95% confidence set of models, leading to 1912 models selected); and (iii) the averaging of estimates of predictors among all selected models weighted by the Akaike weight of each model (see 48 for further details on this approach). Subsequently, we calculated the relative importance of each predictor by summing the Akaike weights from each model in which the specific variable appeared. This relative importance can be interpreted as the probability that the variable of interest is a component of the best model (49). We considered that a variable significantly affected the number of fledglings if its relative importance was above 80%. The model averaging analysis and mixed models were conducted using the MuMIn (51) and the lme4 (52) packages respectively in R.

ECE and the force of natural selection

After identifying climatic variables affecting the number of fledglings, we explored their impact on the selection gradient estimated for laying date and clutch size (simultaneously). The linear selection gradients for laying date and clutch size were defined as the slope of the regression of relative fitness (i.e. number of fledglings) on the traits (27). Relative fitness corresponded to individual fitness divided by the annual mean fitness of the population. We did not further explore non-linear selection acting on laying date and clutch size because quadratic and correlational selection estimates were not significant for both traits (results not shown). Female identity was included as a random effect. Year was not added in the model since relative fitness is estimated within each year. The effect of previously selected ECEs was estimated by including interaction terms between reproductive traits and ECEs in the fixed part of the selection models. The significance of these interaction terms was estimated using a

Likelihood Ratio Test (LRT). Note that ECE variables used in selection models were not coded as presence / absence of brood-centered variables, as used in the model averaging analyses. Indeed, because we were interested in the fluctuations in selective pressures (acting at the population-level), we constructed population-centered ECEs variables. These variables were related to the number of broods experiencing at least one ECE during each chick period within each year. Since the number of available nest-boxes changed across years, we divided these ECEs variables by the number of broods within each year. Hence, for a given nestling stage, an annual ECE variable referred to the percentage of broods experiencing at least one ECE among all broods during one year.

Mean climatic versus ECE variables

After identifying ECE variables correlated with selection gradients, we aimed to estimate their effects independently from mean weather. For this purpose, we constructed 4 models of selection:

$$M1: w = LD + CS$$

$$M2: w = LD + CS + LD/CS * MEAN$$

$$M3: w = LD + CS + LD/CS * ECE$$

$$M4: w = LD + CS + LD/CS * ECE + LD/CS * MEAN$$

where w is the relative fitness, LD and CS are the laying date and clutch size, and MEAN and ECE are respectively the mean- and the ECE-climatic variables. MEAN variable referred to the mean weather experienced by broods during a specific nestling period, averaged across all broods. LD/CS referred to the laying date or the clutch size, depending on which trait climate effect is tested. The four models were compared two by two using a LRT, allowing us to test specific assumption: i) a comparison of models M1 vs. M2 and M1 vs. M3 allowed us to test if selection acting on traits is related to mean weather and ECE respectively; ii) a comparison of models M2 vs. M4 indicated if selection acting on traits is related to ECE independently from mean weather.

Results

Annual reproductive success and climate fluctuations

Our first aim was to identify any ECE and / or mean-climatic variable related to reproductive success (i.e. number of fledglings), depending on the nestling stage at which they occur. Among our 15 potential predictors explored, two were significantly related to the number of fledglings (relative importance > 80%, Table 3.3.2): 1) NES HOT T°C was negatively correlated to the number of fledglings (-0.841 ± 0.254); 2) FLE HOT T°C was positively correlated with the number of fledglings (0.705 ± 0.348). These ECEs were also significantly related to the number of fledglings when tested in a "null-hypothesis" framework (using a LRT; all $p < 0.01$). The number of fledglings was also negatively correlated with the presence of heavy rainfalls (Ext RAIN) during the NES (-0.505 ± 0.387) and the FLE (-0.429 ± 0.320) stages, yet this effect was only marginally significant since their relative importance were 75% and 77% respectively. However, these effects of rainfall during the NES and FLE stage were significant when tested in "null-hypothesis" frameworks (using LRTs; both $p < 0.01$). All climatic variables occurring during the hatchling period (0-7 days) were uncorrelated with the subsequent number of fledglings (relative importance did not exceed 29% for this nestling stage, Table 3.3.2). Interestingly, the number of fledglings was not correlated to any mean climatic variable (relative importance did not exceed 50%, Table 3.3.2). Note that our 15 predictors were uncorrelated (Table 3.S1).

Table 3.2 Summary results of the model averaging approach exploring the effect of average climatic and ECE variables on the number of fledglings. The climatic measures concern three successive nestling stages: 0-7 days (HAT), 8-15 days (NES) and 17-21 days (FLE). The averaged slope corresponds to the averaging of predictor estimates among all selected models weighted by the Akaike weight of each model. See Material & Method section for abbreviations used here. Relative importance represents the probability that the variable was

included in the best model. In bold, the variables with a relative importance above 80%.

ECE and MEAN climate by stage	Averaged slope	Relative importance
Intercept	7.988 $\pm$ 0.304	-
HAT MEAN T°C	-0.012 $\pm$ 0.038	14%
HAT MEAN RAIN	-0.001 $\pm$ 0.007	3%
HAT HOT T°C	-0.067 $\pm$ 0.182	27%
HAT COLD T°C	0.078 $\pm$ 0.194	29%
HAT Ext RAIN	-0.038 $\pm$ 0.124	21%
NES MEAN T°C	0.007 $\pm$ 0.029	9%
NES MEAN RAIN	-0.038 $\pm$ 0.061	33%
NES HOT T°C	-0.841 $\pm$ 0.254	99%
NES COLD T°C	0.018 $\pm$ 0.171	23%
NES Ext RAIN	-0.505 $\pm$ 0.387	75%
FLE MEAN T°C	-0.075 $\pm$ 0.087	50%
FLE MEAN RAIN	0.001 $\pm$ 0.014	5%
FLE HOT T°C	0.705 $\pm$ 0.348	93%
FLE COLD T°C	0.414 $\pm$ 0.476	60%
FLE Ext RAIN	-0.429 $\pm$ 0.320	77%

Natural selection variation with ECEs

We focussed on NES HOT T°C and FLE HOT T°C, the two ECEs significantly correlated with the number of fledglings (Table 3.3.2), to explore their impact on selection acting on clutch size and laying date. Between these two ECEs, only the proportion of broods experiencing at least one extreme hot day during the nestling stage (NES HOT T°C) was significantly and negatively correlated with the directional selection on laying date (Table 3.3). This means that the proportion of broods in the population experiencing at least one extreme hot day between day 8 and 15 increased the strength of selection for earlier laying date (since laying date is under negative directional selection -0.036 ± 0.011). Given both the value of the interaction term (-0.130 ± 0.037 , Table 3.3) and the selection gradient for laying

date, it suggests that the magnitude of directional selection gradient is increasing by approximately 39% for every 10% of broods experiencing an extreme hot day during the nestling stage (day 8 - day 15). None of the interactions between ECEs and clutch size (which itself was under positive directional selection: $\beta = 0.125 \pm 0.010$) were significant (Table 3.3).

Table 3.3 Effect size ($\pm$ SD) of ECEs occurring during the nestling (NES) and fledgling (FLE) stage on the selection gradients for laying date and clutch size. See Material & Method section for meaning of abbreviations. In bold, the interaction term between laying date and the percentage of broods experiencing at least one extremely hot day during the nestling stage within each year.

ECE in interaction with the trait	Laying date	<i>P</i> -value	Clutch size	<i>P</i> -value
NES HOT T°C	-0.130 $\pm$ 0.037	< 0.001	0.060 $\pm$ 0.038	0.113
FLE HOT T°C	-0.070 $\pm$ 0.044	0.117	0.026 $\pm$ 0.044	0.556

In order to further understand the effect of NES HOT T°C on the selection acting on laying date, we conducted a selection model on two sub-datasets: A sub-dataset containing only years ($n = 14$) with at least one extremely hot day experienced by some broods during the nestling stage (NES HOT T°C > 0), and one containing years ($n = 11$) without any extremely hot day experienced by broods (NES HOT T°C = 0). The directional selection acting on laying date was significant only in the sub-dataset of years with at least one extremely hot day during the nestling stage (Table 3.4). Moreover, selection was 2.5 times stronger in the dataset with NES HOT T°C > 0 (Fig. 3.1).

Table 3.4 Directional selection gradients (β) for laying date estimated on two datasets including either at least one ECE or no ECE. ECE here represents a brood experiencing an extremely hot day during the nestling stage (8-15 days old). *P*-values were obtained from a LRT. *n* : numbers of broods.

Dataset used	β	<i>P</i> -value	Number of years	<i>n</i>
At least one ECE detected	-0.073 ± 0.012	< 0.001	14	843
No ECE detected	-0.028 ± 0.015	0.060	11	543

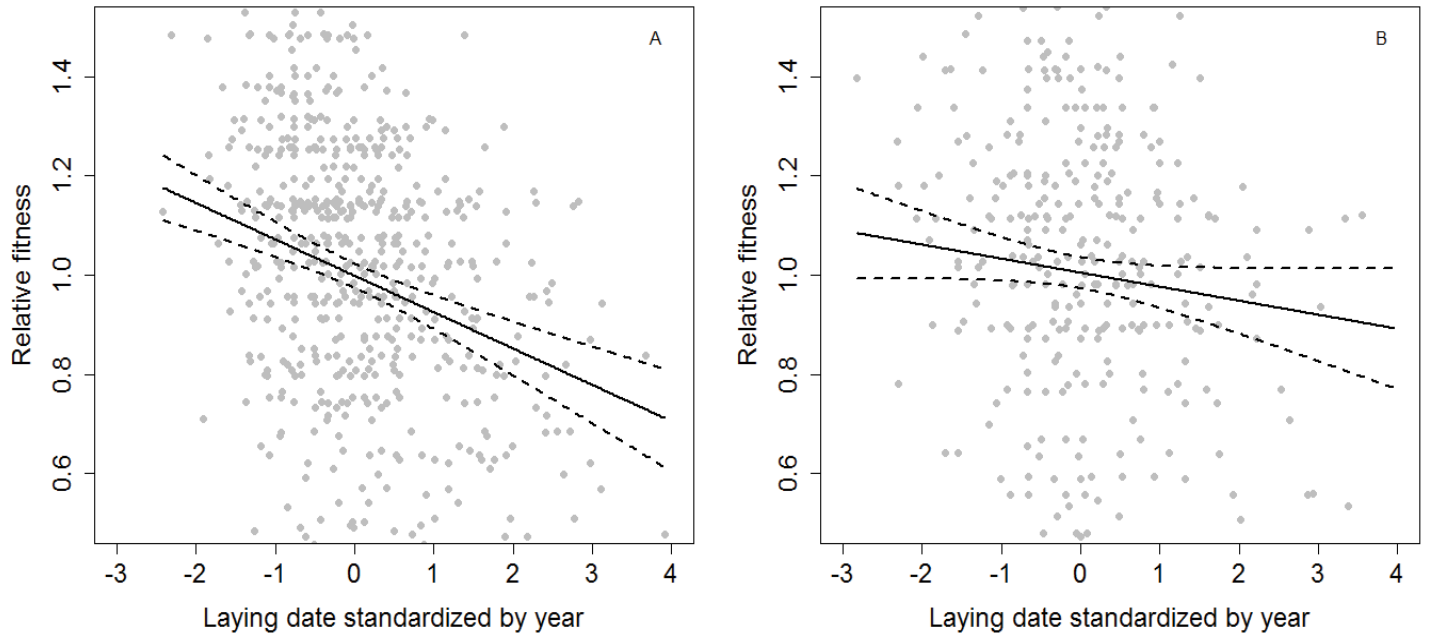


Figure 3.1 Directional selection gradient for laying date (solid lines) estimated on a dataset containing only years that did (A) or did not (B) witness at least one extreme hot day during the nestling period. The datasets A and B included 14 ($n= 843$) and 11 ($n= 543$ broods) years respectively. Dashed lines represent 95% confidence intervals.

Influence of mean versus extreme climate

We focused here only on NES HOT T°C, *i.e.* the ECE identified as related to selection for earlier laying date. We constructed the 4 models presented in the Material & Method section, exploring the effects of MEAN- and ECE-climatic variables on selection acting on laying date (Table 3.S2). Results of LRT conducted between each model pair showed that: (i) The average mean temperature during the nestling period within each year was not significantly related to the strength of selection on laying date (M1 vs. M2 LRT, $P = 0.45$); (ii) the proportion of

broods experiencing at least one extreme hot day during the nestling period was significantly related to the selection on laying date (M1 vs. M3 LRT, $P < 0.001$); and (iii) the proportion of broods experiencing this ECE was related to the strength of selection on laying date independently from the mean temperature during the same chick stage (M2 vs. M4 LRT, $P < 0.001$).

Discussion

Extreme climatic events explored in this study affect both absolute fitness of individual blue tits as well as the force of natural selection acting on their timing of reproduction. The presence of an extreme hot day was negatively and positively correlated with the number of fledglings when occurring either during the NES or the FLE stage respectively. Also, the number of fledglings tended to be negatively affected by the presence of a daily rainfall exceeding 15mm during both the NES and FLE period, but this influence was only marginal. Importantly, the presence of an extreme hot day during the NES period strengthened the selection gradient acting on laying date, independently from effects of mean temperature on selection. We demonstrate here that punctual events of extreme heat can result in stronger selection for precocious phenology in breeding, in a more important way than high average spring temperatures.

Effect of ECEs on the number of fledglings

Our model averaging approach showed that the number of fledglings per brood was negatively affected by the presence of an extreme hot day (HOT T°C) during the nestling (8-15 days old, NES) fast growth stage. This finding is consistent with a recent study in blue tit nestlings, which showed that growth rate in several morphological traits were lower when ambient temperatures were high (37). Also, negative impacts of temperature on nestlings growth rate have been shown in Eastern Kingbirds *Tyrannus tyrannu* (53) and white-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys* (54). However, our results partly contradict previous studies that showed a positive effect of high ambient temperatures on nestling growth rate in other

passerines (e.g. 55, 56). Here, we only detect a positive effect of extreme hot days during the fledging (16-21 days) late growth stage. It should also be noted however that all these previous studies investigated temperature effects until chicks reach the adult size (day 15), and within the average range of climatic values, excluding ECEs. Instead, our results suggest that temperature effects on chicks mainly arise from extreme temperature values rather than mean values. The differential effect of temperature across nestling stages (negative and positive for the NES and FLE stages respectively) could be mediated by parental feeding behaviour. Indeed, previous studies showed a decline in parental feeding rate after 14-16 days (57, 58). Hence if extreme hot days have a detrimental effect on caterpillar abundance, or on the ability of parents to forage, then the extreme heat will be particularly harmful during the fast growth stage, that is 8-15 days. The underlying causes of the positive effect of hot weather we detected after 15 days, however, remain to be further clarified.

Although only marginally non-significant, the presence of extreme rainfall after the 7th day (NES and FLE stage) is negatively correlated with the number of fledglings. Previous studies exploring the effect of rainfall on nestlings highlighted complex effects. Indeed, while rainfalls were already shown to cause a 10 to 20% reduction in nestling growth rate in great tits *Parus major* (40), resulting in a reduction of fledgling weight (39); other investigations demonstrated a null correlation (56) or a positive correlation between nestling growth rate and rainfall (37). As for temperatures, these previous studies only explored the impact of "heavy" rainfalls (i.e. when rainfalls > 1mm, 39, 40), and could not disentangle it from extreme rainfalls. Yet, our results demonstrate that mean rainfall during each nestling stage do not influence the number of fledglings, thus highlighting the impact of rain through ECEs solely (i.e. when rainfalls > 15mm).

Our analytical approach allows the decomposition of ECEs effects within each nestling growth stage, which provide a fine resolution of process acting at each stage and for each brood. Contrastingly, an analysis conducted on ECE over the entire breeding season did not identify any ECE affecting the number of fledglings in our population (See Table 3.S3). An obvious limitation of our correlative approach, however, is that the causal path of each effect is

unknown. For instance, the negative effect of extreme hot days during the NES stage could come either from a decrease in feeding rate (through an effect on parents; 39) or from a direct impact on nestling physiology(40), or both.

Selective impact of ECEs

Although ECEs have been previously shown to strongly impact the reproductive success of wild bird populations (e.g. 59, 60, 61), their impact on the selective landscape remains poorly assessed (but see Table 3.3.1). Our analyses reveal an increase in natural selection acting on laying date due to extreme hot days during the NES stage: selection is more negative (i.e. favouring earlier laying birds) during these events. The underlying cause of this selective effect could be related to an increase in ECE occurrence / probability as the breeding season advances, which could result in partial reproductive failure for later breeders. Indeed, in our population, the probability that an extreme hot day occurs during the NES stage increases by a factor of 1.41 (95% confidence intervals: 1.24-1.63 extracted from a binomial regression) for one standard deviation in laying date (SD = 7.6 days). The proportion of broods experiencing a partial reproductive failure increases significantly from 33% to 66% ($\chi^2 = 19.010$, $P < 0.001$) for broods affected by an extreme hot day during the NES stage. These results emphasize the selective impact of ECEs on laying date, which seems maximized during the NES stage. Finally although a strong directional positive selection acting on clutch size is detected, no ECE is identified as a selective agent, meaning that the negative impact of ECEs on fitness is independent from the number of eggs laid.

Mean vs. extreme climate selective impact

Our results suggest that the ECE effects on selection pressures are independent from the mean weather conditions. In fact, our analysis reveals no effect of the average temperature on selective pressure acting on laying date, when including ECEs in the analysis. This result emphasizes the importance of considering ECEs when analysing selective pressures in the context of climate change and suggests a predominant role of ECEs in shaping the fitness

landscape and its temporal fluctuations (62). Several previous studies explored the impact of mean temperature on laying date (63, 64) and natural selection acting on laying date (65, 66), without considering ECEs. More studies are thus needed in order to disentangle the effect of ECEs vs. mean climate on natural selection acting on adaptive traits. This is particularly important since ECEs are by definition rare and unpredictable, hence potentially preventing adaptive plastic response in populations (67).

This study represents the first investigation of the influence of ECE on natural selection comparatively to the average weather. Increase in mean temperatures has been actively investigated in the literature, yet its impact on natural selection acting on laying is null in our study site. Moreover, because the frequency and the intensity in ECEs are increasing (6), they could potentially become one of the major threat for populations in the future. For this reason, more studies exploring multiple ECEs are needed in order to disentangle mean vs. extreme climatic impact on wild populations.

Acknowledgments

We thank the Forecast team at the CEFE for providing climatic data. We thank all people who helped to maintain the study site and conduct the blue tit monitoring since 1991, in particular Jacques Blondel, Philippe Perret, Marcel Lambrechts, Arnaud Grégoire and Claire Doutrelant. This project was funded by the Agence Nationale de la Recherche (BioAdapt grant ANR-12-ADAP-0006-02-PEPS to A.C.), the European Research Council (Starting grant ERC-2013-StG-337365-SHE to A.C.), the OSU-OREME, and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC discovery grant to D.G.).

References

1. IPCC. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J.

Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)). Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press; 2014.

2. Svenning J-C, Sandel B. 2013. Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany* **100**, 1266-86.
3. Crick HQP. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis* **146**, 48-56.
4. Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.
5. Boutin S, Lane JE. 2014. Climate change and mammals: evolutionary versus plastic responses. *Evolutionary Applications* **7**, 29-41.
6. Coumou D, Rahmstorf S. 2012. A decade of weather extremes. *Nature Climate Change* **2**, 491-6.
7. Beniston M, Stephenson DB. 2004. Extreme climatic events and their evolution under changing climatic conditions. *Global and Planetary Change* **44**, 1-9.
8. Parmesan C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**, 637-69.
9. Visser ME. 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **275**, 649-59.
10. Lawson CR, Vindenes Y, Bailey L, van de Pol M. 2015. Environmental variation and population responses to global change. *Ecology Letters* **18**, 724-736.

11. Moreno J, Møller AP. 2011. Extreme climatic events in relation to global change and their impact on life histories. *Current Zoology* **57**, 375-89.
12. Gutschick VP, BassiriRad H. 2003. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist* **160**, 21-42.
13. Jentsch A, Beierkuhnlein C. 2008. Research frontiers in climate change: Effects of extreme meteorological events on ecosystems. *Comptes Rendus Geoscience* **340**, 621-8.
14. Peñuelas J, Gordon C, Llorens L, Nielsen T, Tietema A, Beier C, *et al.* 2004. Nonintrusive Field Experiments Show Different Plant Responses to Warming and Drought Among Sites, Seasons, and Species in a North–South European Gradient. *Ecosystems* **7**, 598-612.
15. Jentsch A, Kreyling J, Boettcher-Treschkow J, Beierkuhnlein C. 2009. Beyond gradual warming: extreme weather events alter flower phenology of European grassland and heath species. *Global Change Biology* **15**, 837-49.
16. Bailey LD, van de Pol M. 2016. Tackling extremes: challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *Journal of Animal Ecology* **85**, 85-96.
17. Schreiner RW, Schreiner EA. 1984. Central Pacific Seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 Perspectives. *Science* **225**, 713-6.
18. Ganter B, Boyd H. 2000. A Tropical Volcano, High Predation Pressure, and Breeding Biology of Arctic Waterbirds: A Circumpolar Review of Breeding Failure in the Summer of 1992. *Arctic* **53**, 289-305.

19. Van De Pol M, Ens BJ, Heg D, Brouwer L, Krol J, Maier M, *et al.* 2010. Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *Journal of Applied Ecology* **47**, 720-30.
20. Altwegg R, Roulin A, Kestenholz M, Jenni L. 2006. Demographic effects of extreme winter weather in the barn owl. *Oecologia* **149**, 44-51.
21. Garrott RA, Eberhardt LL, White PJ, Rotella J. 2003. Climate-induced variation in vital rates of an unharvested large-herbivore population. *Canadian Journal of Zoology* **81**, 33-45.
22. Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, *et al.* 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* **15**, 684-92.
23. Charmantier A, Gienapp P. 2014. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications* **7**, 15-28.
24. Merilä J. 2012. Evolution in response to climate change: In pursuit of the missing evidence. *BioEssays* **34**, 811-8.
25. Merilä J, Hendry AP. 2014. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications* **7**, 1-14.
26. Grant RB, Grant PR. 1993. Evolution of Darwin's Finches Caused by a Rare Climatic Event. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **251**, 111-7.
27. Lande R, Arnold SJ. 1983. The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution* **37**, 1210-26.

28. Brown CR, Brown MB. 1998. Intense natural selection on body size and wing and tail asymmetry in cliff swallows during severe weather. *Evolution* **52**, 1461-75.
29. Charmantier A, Doutrelant C, Dubuc-Messier G, Fargevieille A, Szulkin M. 2016. Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evolutionary Applications* **9**, 135-52.
30. Porlier M, Garant D, Perret P, Charmantier A. 2012. Habitat-Linked Population Genetic Differentiation in the Blue Tit *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Heredity* **103**, 781-91.
31. Marrot P, Garant D, Charmantier A. 2015. Spatial autocorrelation in fitness affects the estimation of natural selection in the wild. *Methods in Ecology and Evolution* **6**, 1474-83.
32. Banbura J, Blondel J, de Wilde-Lambrechts H, Galan M-J, Maistre M. 1994. Nestling Diet Variation in an Insular Mediterranean Population of Blue Tits *Parus caeruleus*: Effects of Years, Territories and Individuals. *Oecologia* **100**, 413-20.
33. Thomas DW, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM, R. SJ. 2001. Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science* **291**, 2598-600.
34. Perrins CM. 1991. Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* **133**, 49-54.
35. Reed TE, Jenouvrier S, Visser ME. 2013. Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology* **82**, 131-44.
36. Visser M, Holleman LM, Gienapp P. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* **147**, 164-72.

37. Mainwaring MC, Hartley IR. 2016. Local weather conditions have complex effects on the growth of blue tit nestlings. *Journal of Thermal Biology* **60**, 12-9.
38. Matthysen E, Adriaensen F, Dhondt AA. 2011. Multiple responses to increasing spring temperatures in the breeding cycle of blue and great tits (*Cyanistes caeruleus*, *Parus major*). *Global Change Biology* **17**, 1-16.
39. Radford AN, McCleery RH, Woodburn RJW, Morecroft MD. 2001. Activity patterns of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study* **48**, 214-20.
40. Keller LF, van Noordwijk AJ. 1994. Effects of local environmental conditions on nestling growth in the great tit *Parus major*. *Ardea* **82**, 349-62.
41. Jenouvrier S, Péron C, Weimerskirch H. 2015. Extreme climate events and individual heterogeneity shape life-history traits and population dynamics. *Ecological Monographs* **85**, 605-24.
42. Møller AP. 1994. Phenotype-Dependent Arrival Time and Its Consequences in a Migratory Bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**, 115-22.
43. Johnston RF, Niles DM, Rohwer SA. 1972. Hermon Bumpus and Natural Selection in the House Sparrow *Passer domesticus*. *Evolution* **26**, 20-31.
44. Jones G. 1986. Selection against large size in the Sand Martin *Riparia riparia* during a dramatic population crash. *Ibis* **129**, 274-80.
45. Perrins CM. British tits. Glasgow: Collins; 1979.

46. Blondel J, Donald W, Thomas., Charmantier A, Perret P, Bourgault P, Lambrechts MM. 2006. A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in mediterranean habitat mosaics. *BioScience* **56**, 661-73.
47. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2014.
48. Grueber CE, Nakagawa S, Laws RJ, Jamieson IG. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* **24**, 699-711.
49. Symonds ME, 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.
50. Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *Automatic Control, IEEE Transactions on* **19**, 716-23.
51. Bartoń K. 2009. MuMIn: multi-model inference R package. version 3.1-113.
52. Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**, 1-51.
53. Murphy MT. 1985. Nestling Eastern Kingbird Growth: Effects of Initial Size and Ambient Temperature. *Ecology* **66**, 162-70.
54. Pérez JH, Krause JS, Chmura HE, Bowman S, McGuigan M, Asmus AL, *et al.* 2016. Nestling growth rates in relation to food abundance and weather in the Arctic. *The Auk* **133**, 261-72.

55. Dawson RD, Lawrie CC, O'Brien EL. 2005. The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia* **144**, 499-507.
56. McCarty JP, Winkler DW. 1999. Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* **141**, 286-96.
57. Blondel J, Dervieux A, Maistre M, Perret P. 1991. Feeding Ecology and Life History Variation of the Blue Tit in Mediterranean Deciduous and Sclerophyllous Habitats. *Oecologia* **88**, 9-14.
58. Barba E, Atiénzar F, Marín M, Monrós JS, Gil-Delgado JA. 2009. Patterns of nestling provisioning by a single-prey loader bird, Great Tit *Parus major*. *Bird Study* **56**, 187-97.
59. Christman BJ. 2002. Extreme Between-Year Variation in Productivity of a Bridled Titmouse (*Baeolophus wollweberi*) Population. *The Auk* **119**, 1149-54.
60. Bolger DT, Patten MA, Bostock DC. 2005. Avian reproductive failure in response to an extreme climatic event. *Oecologia* **142**, 398-406.
61. Fletcher JR, Koford RR. 2004. Consequences of rainfall variation for breeding wetland blackbirds. *Canadian Journal of Zoology* **82**, 1316-25.
62. Arnold SJ, Pfrender ME, Jones AG. 2001. The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro and macroevolution. *Genetica* **112**, 9-32.
63. Visser ME, Holleman LJM, Caro SP. 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **276**, 2323-31.

64. Charmantier A, McCleery RH, Cole LR, Perrins C, Kruuk LEB, Sheldon BC. 2008. Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science* **320**, 800-3.
65. Visser ME, Gienapp P, Husby A, Morrissey M, de la Hera I, Pulido F, *et al.* 2015. Effects of Spring Temperatures on the Strength of Selection on Timing of Reproduction in a Long-Distance Migratory Bird. *PLoS Biology* **13**, e1002120.
66. Marrot P, Charmantier A, Blondel J, Garant D. 2016. Current Spring Warming as a Driver of Selection on Reproductive Timing in a Wild Passerine. Submitted.
67. de Jong G. 1995. Phenotypic Plasticity as a Product of Selection in a Variable Environment. *The American Naturalist* **145**, 493-512.

Chapitre 4

COVARIANCES ENVIRONNEMENTALES & SÉLECTION

Description de l'article et contribution

La sélection naturelle représente la relation causale d'un trait sur la valeur adaptative. Cependant, celle-ci ne peut être approchée en population naturelle qu'en estimant leur covariance, impliquant potentiellement des covariances non-causales d'origine environnementale. Si la variance environnementales interindividuelle n'est pas prise en compte, notre estimation de la sélection en population naturelle est donc biaisée. L'objectif général de cet article est d'explorer l'impact des covariances spatiales environnementales au sein d'une même population sur notre estimation de la sélection naturelle. Après avoir quantifier le biais induit par l'autocorrélation spatiale de la valeur adaptative sur l'estimation des gradients de sélection, quatre types de modèles de sélection spatialisés sont proposés et comparés. Ces modèles, permettant de prendre en compte l'autocorrélation spatiale, sont comparés sur la base de leur performance statistique. Cette étude suggère que la sélection naturelle, lorsque estimée en population naturelle, est sérieusement biaisée si la valeur adaptative est spatialement autocorrélée, et que celle-ci n'est pas prise en compte. De plus, un type de modèle spatial (la PCNM) semble le plus performant et permet de modéliser n'importe quelle structure d'autocorrélation spatiale présente dans la fitness.

Pour cet article, j'ai élaboré les analyses à effectuer avec Anne Charmantier et Dany Garant. J'ai réalisé les analyses, et rédigé le texte principal avec l'aide de mes co-directeurs de thèse. De plus, j'ai participé à l'échantillonnage des données phénotypique durant quatre années (de 2012 à 2015). Je remercie Jarrod Hadfield et Michael Morrissey qui ont relu cet article et permis de grandement l'améliorer (en y incluant des simulations).

Spatial autocorrelation in fitness affects the estimation of natural selection in the wild

Methods in Ecology & Evolution 2015, 6: 1474-1483

Pascal Marrot, Dany Garant et Anne Charmantier

Abstract

1. Natural selection is typically estimated in the wild using Lande and Arnold's multiple regression approach. Despite its utility for evolutionary ecologists, this method is subject to the classical assumptions of multiple regressions, which could result in potential analytical problems. In particular, spatial autocorrelation in fitness violates the assumption of residuals independence. Although widespread in the wild, the consequences of this effect have yet to be investigated in the context of Lande and Arnold's regression and resulting selection estimation.

2. Here we first described four spatially explicit models that allow to control for spatial autocorrelation in residuals of the Lande and Arnold's regression: a generalized least square (GLS) model with a distance-based exponential covariance function, two simultaneous autoregressive models (SAR, the lagged-response model (SAR-lag) and the spatial error model (SAR-err)) and a 5-step procedure using the principal coordinates of neighbour matrices (PCNM) method based on the extraction of spatial descriptors. We then compared the four spatially explicit models of selection to non-spatial models for three life-history traits recorded over 6 years in a wild blue tit (*Cyanistes caeruleus*) population. We also compared the performance of the four spatially explicit models of selection using a simulation approach.

3. Our analyses revealed strong spatial autocorrelation in residuals of selection models, which was completely described by the two SAR and the PCNM models, while only partially described by the GLS model. The magnitude of selection gradients and differentials decreased systematically in the 4 spatially explicit models while the degree of fit of these models increased (except for the GLS model). Moreover, we showed using simulations that the

selection coefficients extracted from the SAR-lag model were systematically biased compared to those extracted from the GLS, SAR-err and PCNM models.

4. We hereby showed that spatial autocorrelation in fitness can severely affect selection differentials and gradients, even at a relatively small spatial scale. By using geostatistical models such as PCNM or SAR-err models, it is possible to control for this spatial autocorrelation. Finally, since spatial autocorrelation is closely linked to spatial environmental variation, this approach can also be used to explore environmental components of covariance between fitness and traits.

Keywords: blue tit, multiple regression, pseudoreplication, selection gradients, spatial autocorrelation, spatial heterogeneity.

Introduction

In evolutionary biology, researchers usually define selection as the covariance between a focal trait and individual fitness (Endler 1986). If the trait is variable and heritable, the variance and/or the mean of the phenotype in the population will change at the next generation under the action of selection. This response to selection on a trait can be modelled using the breeder's equation (Lush 1937),

$$\Delta \bar{z} = h^2 \cdot S \quad \text{eqn 1}$$

where $\Delta \bar{z}$ is the predicted change in the trait mean phenotype after one generation, h^2 is the heritability of the trait (i.e. the ratio of the additive genetic over the total phenotypic variance), and S is the selection differential, defined as the covariance between the trait and relative fitness (w ; the individual fitness divided by the mean fitness of the population).

$$S = \sigma_P(w, z) \quad \text{eqn 2}$$

However, natural selection usually acts on many traits expressed in an individual. To take into account correlations between traits, it is thus necessary to use the multivariate equation provided by Lande (1979):

$$\Delta \bar{\mathbf{z}} = \mathbf{G} \boldsymbol{\beta} \quad \text{eqn 3}$$

where $\Delta \bar{\mathbf{z}}$ is a vector of responses to selection, $\mathbf{G}$ is the additive genetic variance–covariance matrix, and $\boldsymbol{\beta}$ is a vector of selection gradients. Lande & Arnold (1983) presented a method for estimating $\boldsymbol{\beta}$ based on a multiple regression analysis, which can be modelled for two traits j and k as:

$$w = a + \beta_j z_j + \beta_k z_k + e \quad \text{eqn 4}$$

where a is the intercept, z_j and z_k are the phenotypes for traits j and k , and β_j and β_k are the linear selection gradients. A selection gradient obtained from equation 4 can thus be interpreted as the effect of a trait on fitness, holding all the other traits constant (Lande & Arnold 1983).

The Lande–Arnold method has attracted paramount interest in evolutionary ecology, in particular because it allows comparisons of the strength and direction of selection gradients across traits (Kingsolver *et al.* 2012), time (Siepielski, DiBattista & Carlson 2009) or space (Siepielski *et al.* 2013). Yet, despite its utility for evolutionary ecologists, the method is based on the standard statistical assumptions of multiple regressions, which could result in potential analytical problems. In particular, Mitchell-Olds & Shaw (1987) discussed 3 assumptions that, if not met, could affect the validity of estimates of selection obtained using the Lande–Arnold framework (eqn 4). These three assumptions are (i) the measurement of trait made without error, (ii) the normality of errors distribution for fitness values, and (iii) the independence of the different fitness values included in the analysis (*i.e.* no pseudoreplication). Here we focus on the effect of pseudoreplication or more specifically of spatial autocorrelation, which is usually unaccounted for in the context of selection analyses.

Pseudoreplication, or the non-independence of data, occurs for instance when the sampling design is hierarchical in nature, spread over several years, or when individuals are sampled repeatedly (Hurlbert 1984). In these cases, observations obtained from the same sampling unit (*e.g.* individual or year) are not independent and the amount of information carried by the sample is less than the amount of information that would be carried if the observations were independent (Haining 2003).

This will result in smaller confidence intervals and an inflated probability of type I error (Hurlbert 1984). Although correlations between observations of the same individual or within

the same year are often accounted for, studies exploring selection patterns show much less awareness of the problem resulting from correlation at the spatial level. For instance, a trait's value measured at a given location can be more similar to the same trait value obtained at a neighbouring location, than the trait value observed at a random location. Such increasing similarity in measures with decreasing geographical distance is known as spatial autocorrelation (Cliff & Ord 1973). Spatial autocorrelation is a general property of ecosystems and can be found at any scale, from micrometres to the continental scale (Legendre 1993). Similarly to an individual- or year-specific effect, spatial autocorrelation can cause pseudoreplication in the sampling design. It results in an increased type I error (Legendre 1993; Lennon 2000), but also it affects the absolute value of regression coefficients as described in various studies (Beale *et al.* 2010; Le Rest, Pinaud & Bretagnolle 2013; Thayn & Simanis 2013). Dormann (2007) conducted a meta-analysis based on 24 studies analysing species distribution data and found an average bias of 25% on model coefficients when spatial autocorrelation was unaccounted for.

Spatial autocorrelation has been studied for several decades by ecologists interested in large scale phenomena, such as macroecological patterns of species distribution (Dormann 2007), as well as in the field of population genetics (Sokal, Jacquez & Wooten 1989). At smaller spatial scales, spatial autocorrelation has also been detected in behavioural or life-history traits, such as territory size (Valcu & Kempenaers 2010), laying date (Van Der Jeugd & McCleery 2002) or clutch size (Valcu & Kempenaers 2010). Yet, despite the apparent prevalence of spatial autocorrelation, little attention has been devoted to geostatistic methods from ecologists interested in individual variation (but see Stopher *et al.* 2012). This is problematic given that fitness values could also be impacted by spatial autocorrelation, as shown by a small number of studies conducted at a fine-grained scale, mostly in plants (e.g. Kalisz 1986; Stratton & Bennington 1998). In birds, proxies of fitness such as number of recruited offspring or number of fledglings can be influenced by spatially autocorrelated environmental variables. For example, at the scale of a 450 ha woodland, mean fledgling mass of great tits (*Parus major*) was strongly correlated with soil calcium concentration (Wilkin *et al.* 2009) and with the number of oak trees near nest boxes (Wilkin, King & Sheldon 2009). If fitness values are

influenced by spatially structured environmental variables, observations of fitness will be spatially autocorrelated which can result in spatial autocorrelation in residuals of the Lande and Arnold's regression, thereby affecting the estimation of selection. Despite these potential problems, spatial autocorrelation and its influence on the estimation of selection using the Lande and -Arnold framework have not been explored by evolutionary ecologists.

Several methods have been developed to estimate and implement spatial autocorrelation in standard statistical models (Beale *et al.* 2010). Here we explore four different methods to evaluate the influence of spatial autocorrelation on the estimation of selection coefficients: a generalized least square (**GLS**) model with a distance-based exponential covariance function in errors, two different forms of simultaneous autoregressive models (**SAR**) modelling spatial autocorrelation in a lagged form of the response variable (**SAR-lag**) or in the error term (**SAR-err**), and a principal coordinate of neighbour matrices method (**PCNM**) based on the extraction of spatial descriptors. While the **PCNM** seeks to capture the spatial autocorrelation in additional covariates which are then added in the selection models, the **GLS** and the **SAR** models aim to control for spatial autocorrelation directly in the selection models using, respectively, a distance-based parametric correlation function and a spatial weight matrix that specify the strength of interactions between neighbouring sites. Although these methods have already been described and compared in the field of macroecological patterns of species distributions (Dormann *et al.* 2007; Kissling & Carl 2008; Beale *et al.* 2010), their properties in a selection model context have not been addressed yet.

The aim of this study was threefold. First, we outlined the use of geostatistical models in the context of selection analyses in order to pave the way for a broader use in evolutionary ecology. Secondly, we applied the **GLS**, **SAR-err**, **SAR-lag** and **PCNM** methods to the study of selection on clutch size, laying date and incubation duration in a Mediterranean population of blue tits (*Cyanistes caeruleus*). Specifically, we compared classical models of selection with models of selection controlling for spatial autocorrelation to assess the impact of spatial autocorrelation on the estimation of selection. Thirdly, we compared the selection coefficients estimated from the four geostatistical models and a classical selection model (non-spatial) on

spatially structured simulated data sets where the true selection coefficient was known. This approach allowed us to investigate the performance of each geostatistical model in recovering the true selection coefficient when residuals are spatially autocorrelated.

Materials and methods

Study site and field work

Our analyses were based on data from a long-term study of blue tits in the forest of La Rouvière, near Montpellier (43°40'N, 03°40'E), southern France. This population breeds in a forest dominated by downy (*Quercus pubescens*) and holm oaks (*Quercus ilex*) and equipped with 227 nest boxes. Since 1991, nest boxes are routinely monitored from the onset of the nest construction until nestlings have fledged (see Blondel *et al.* 2006 for further details). For each blue tit brood, laying date (date of the first egg laid, March 1st = 1), clutch size (number of eggs laid), incubation duration (date of hatching – laying date – clutch size + 1) and number of fledglings (number of chicks leaving the nest) are recorded. Parents are captured in the nest boxes when chicks are 9 days or older, and are uniquely marked with metal rings (provided by the Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, C.R.B.P.O., Paris). Nestlings are also ringed when 9–15 days old. Only, first clutches that were not manipulated were included in the analysis (second clutches represent less than 1% of total clutches). Moreover, because a portion of the 212 nest boxes (52 nest boxes) was added in 2008 (thereby increasing the size of the study area by 84%, from 95 ha to 175 ha), the data set was restricted to 2008–2013. This last data restriction insured the same sampling effort by spatial unit. Coordinates of each nest box were recorded with a GPS (Garmin© GSPmap62s), with an accuracy of ± 3 m. The average distance between nest boxes was 45 metres (see Fig. 4.S1 for a general map of the study site).

Analyses were conducted only on females, representing an initial data set of 296 breeding observations for 229 individuals. As this data set includes repeated values for some individuals, it would require a specific statistical treatment accounting for an individual effect,

for example using a mixed model with individual identity included as a random factor. However, it is technically challenging to run a **PCNM** model associated with mixed models (see further details on this point in the discussion). Individuals measured more than once represented 23% of this initial data set; therefore, a single observation was randomly chosen for these individuals. The data set used for all following analyses comprises 229 individual observations.

Detecting spatial autocorrelation

Spatial autocorrelation is traditionally estimated using Moran's index (Moran 1948; Cliff & Ord 1973). This index usually takes values from -1 (indicating perfect dispersion) to $+1$ (indicating perfect correlation), a value of zero indicating a random spatial pattern. It is more informative to calculate Moran's index at different distance lags because the level of spatial autocorrelation depends on the distance between sampling units. The plot of Moran's index as a function of distance between observations is called Moran's I correlogram (Borcard, Gillet & Legendre 2011). Generally, a Moran's I correlogram shows positive spatial autocorrelation at the smallest distances (Moran's index >0), followed by a decrease with increasing distance, until spatial autocorrelation completely disappears at very large distances (Moran's index $= 0$). The statistical significance of spatial autocorrelation at each distance class can be assessed under the spatial randomization assumption, and confidence intervals can be computed (Sokal & Oden 1978). If spatial autocorrelation in the residuals of a selection model is statistically significant, the assumption of independently and identically distributed errors is violated, and a geostatistic-based selection model is required to take it into account.

Spatial modelling in selection analyses

In the following section, we present four geostatistical methods allowing to take into account spatial autocorrelation in residuals of selection models.

Generalized least square

The **GLS** approach seeks to directly model spatial structure in the residuals distribution (Pinheiro & Bates 2000). In a selection model context, a **GLS** can be described in a matrix form: $\mathbf{w} \sim \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{e}$ with $\mathbf{e} \sim N(0, \boldsymbol{\Sigma})$. $\boldsymbol{\Sigma}$ represents a variance–covariance matrix with a distance-based correlation function. Because the correlation function depends only on the distance between two sample sites (not on direction), the error distribution is assumed to be isotropic. Traditionally, three forms of distance-based correlation function ($C(d_{ij})$) are used: exponential, Gaussian and spherical. Here we used an exponential function (based on the correlogram visualization), $C(d_{ij}) = \sigma^2 \cdot \exp(-d_{ij}/r)$, where σ^2 is the variance of residuals, and r is the scaling factor that is estimated from the data (Dormann *et al.* 2007).

Simultaneous autoregressive models: SAR-lag and SAR-err

The simultaneous autoregressive model (**SAR**) is a special case of **GLS** model, where spatial autocorrelation is taken into account using a spatial weight matrix. The neighbourhood matrix, $\mathbf{A}$, is a $n \times n$ matrix of spatial weight, which represents a measure of the connection between sample sites (Lichstein *et al.* 2002). **SAR** models can mainly take two different forms, depending on where spatial autocorrelation is fitted in the model (there is a third form of **SAR**, the ‘mixed’ form, but not used herein). The first form of **SAR**, called the ‘lagged-response’ form (**SAR-lag**), can be defined in a selection model context as:

$$\mathbf{w} \sim \lambda \mathbf{wA} + \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{e} \quad \text{eqn 5}$$

where the spatially lagged response variable $\lambda \mathbf{wA}$ is added as covariable, and λ is the autoregression parameter. Here, spatial autocorrelation is assumed to occur only in the fitness parameter. Contrary to the **SAR-lag**, the second form of **SAR** assumes that spatial autocorrelation occurs only in the error term (**SAR-err**) and takes the form

$$\mathbf{w} \sim \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \rho\mathbf{A}\mathbf{u} + \mathbf{e} \quad \text{eqn 6}$$

where $\mathbf{u}$ represents the spatially dependent error term, and ρ is the spatial autoregression coefficient. Thus, the term $\rho\mathbf{A}\mathbf{u}$ captures only spatial autocorrelation in the error term.

Principal coordinate matrices of neighbour matrices

The **PCNM** method is a special case of a wider family of methods that are classically called Moran's eigenvectors maps. The general principle of MEM is based on the extraction of eigenvectors from a distance (or connectivity) matrix among spatial units (Dray, Legendre & Peres-Neto 2006). All of these eigenvectors describe the whole spatial structure of the data set and can be used as predictors to control for the spatial autocorrelation in residuals. The use of the **PCNM** approach in association with selection analyses can be decomposed in five steps (Borcard & Legendre 2002), summarized in Fig. 4.1: (1) Compute a pairwise Euclidean distance matrix between spatial units: $\mathbf{D} = [d_{ij}]$. (2) Truncate this distance matrix at a distance of a threshold value t to construct a new matrix $\mathbf{D}^*$ using the following rules: $\mathbf{D}^*_{ij} = \mathbf{D}_{ij}$ if $d_{ij} < t$, and $\mathbf{D}^*_{ij} = 4t$ if $d_{ij} > t$ (for a justification of the multiplying factor of 4 see Borcard & Legendre 2002). The smaller t is, the finest the geographical scale modelled. Thus, t is generally chosen as the minimum distance that maintains all sampling units connected using a minimum spanning tree algorithm (Borcard, Gillet & Legendre 2011). (3) Perform principal coordinate analysis of the truncated distance matrix $\mathbf{D}^*$, which consists in performing an eigenanalysis of the matrix, generating eigenvectors ($\mathbf{Eg}_i$) with their associated eigenvalues. Generally, only eigenvectors with positive eigenvalues are conserved as descriptors of the spatial structure (Borcard & Legendre 2002). Eigenvectors with large eigenvalues and small eigenvalues represent, respectively, coarse scales and fine scales of space. (4) Select a subset of eigenvectors ($\mathbf{Eg}_S$) to include as covariates in the selection model where the spatial autocorrelation needs to be accounted for. This part of the analysis is crucial because it is not possible to include all eigenvectors without over-parameterizing the model. Strategies to select eigenvectors are diversified, including (4a) forward selection with a double stopping criterion

based on the maximization of the adjusted R^2 (Blanchet, Legendre & Borcard 2008); (4b) minimization of spatial autocorrelation in residuals of the regression of fitness on eigenvectors (Griffith & Peres-Neto 2006), (4c) selection based on Akaike information criteria (AIC) (Ficetola & Padoa-Schioppa 2009). (5) Include Eg_s as fixed effects in the selection model to control for spatial autocorrelation.

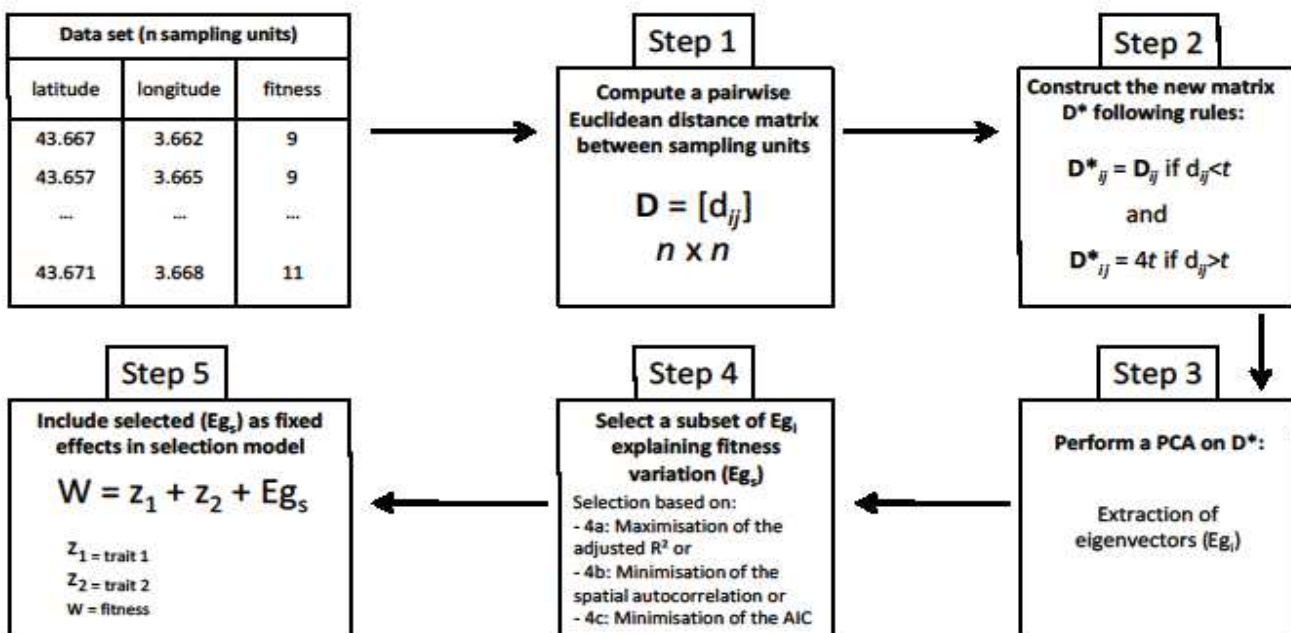


Figure 4.1 A five-step procedure to control for spatial autocorrelation in selection analyses using the principal coordinates of neighbour matrices method (PCNM, From more details on steps 1 to 3, see Borcard & Legendre 2002).

Selection analysis and geostatistics in a blue tit data set

Selection on laying date, clutch size and incubation duration were estimated from their association with the number of fledglings, considered here as a proxy for fitness. Traits were standardized by year (zero mean and unit variance within each year), and relative fitness was used (individual fitness divided by yearly mean fitness, which followed a Gaussian distribution). We first estimated selection differentials (S) for laying date, clutch size and incubation duration separately using univariate regressions of relative fitness on each of the standardized trait values. To disentangle indirect from direct selection on each traits, we also estimated selection gradients (β) using Lande & Arnold's (1983) multiple regression of relative fitness on all three life-history traits.

After assessing the presence of spatial autocorrelation in the residuals of the selection models, we used the four geostatistical approaches described above. As regards the **PCNM** method, Eg_S were selected based on AIC (4c) and subsequently tested for spatial autocorrelation in residuals (4b). Combining 4b and 4c allowed retaining only the minimum number of eigenvectors that controlled for spatial autocorrelation. The retained Eg_S were then included as covariates in selection models (step 5).

These four 'spatial' selection models (**GLS** model, **SAR-lag** model, **SAR-err** model and **PCNM** model) were compared to 'non-spatial' selection models using their adjusted maximum log-likelihood and AIC values. Moreover, in order to assess the resulting performance of each model in controlling for spatial autocorrelation in residuals, global Moran's I (Dormann *et al.* 2007), computed on the first two distance classes, was compared between the non-spatial selection models and the four spatially explicit models.

Selection analysis and geostatistics on simulated data sets

Finally, we ran simulations to assess the relative efficiency in controlling for spatial autocorrelation in residuals of the four geostatistical models. We used a subset of the volcano

data set in *r* (R Core Team 2014), which consists of a 10 m by 10 m grid of 5307 square cells where elevation is available for Auckland's Maunga Whau Volcano in New Zealand. Because elevation is highly positively autocorrelated (Moran's *I* for the first distance class = 0.95, $P < 0.001$), this data set has been widely used in the geostatistical literature (Dormann *et al.* 2007; Kissling & Carl 2008). The grid was first reduced to 400 cells in order to reduce the computational time. On this grid, 200 data sets were created, comprising fitness and trait values at each cell. The selection coefficient on the trait was null, that is fitness and trait values were uncorrelated. Fitness and trait values were, respectively, generated as a Poisson and a Gaussian distribution, including a strong covariance with the elevation. In other words, fitness and trait values were partially induced by the elevation, but they were not causally related. These 200 data sets were then submitted to a non-spatial (classical Lande and Arnold's regression) and our four geostatistical spatial selection models. To assess the performance of each model to control for spatial autocorrelation in residuals, global Moran's *I* computed on the first distance class was compared between the non-spatial selection models and the four spatially explicit models. Selection differentials (and their standard deviation) estimated from the non-spatial and the four spatial models were compared to the true selection differential (set to 0). This approach allows us to investigate the usefulness of geostatistical models to recover the true selection differential, in the presence of a spatially structured environmental induced covariance (e.g. the elevation).

All geostatistical analyses and simulations were carried out using the statistical software *r* with package *nlme* (Pinheiro *et al.* 2013) for the **GLS** models, *spdep* (Bivand 2014) for the two **SAR** models, and **PCNM** (Legendre *et al.* 2013) for the **PCNM** models. R codes for the **PCNM** procedure were adapted from Borcard, Gillet & Legendre (2011).

Results

Significant and positive spatial autocorrelation in fitness was found at 208 m and 416 m (Fig. 4.2) where Moran's indexes were, respectively, equal to 0.16 (SD = 0.025) and 0.12 (SD = 0.022).

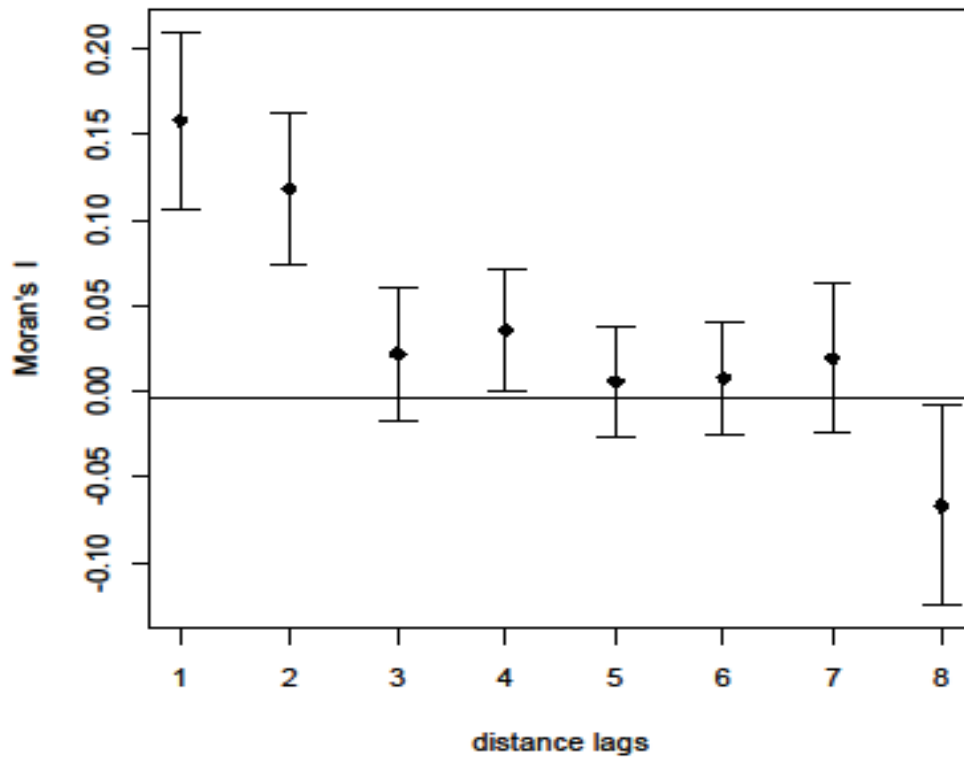


Figure 4.2 Moran's I correlogram for number of fledglings at La Rouvière from 2008 to 2013 (with associated standard deviations). Moran's index was calculated at eight distance classes, from 208 m to 1664 m, with a lag distance of 208 m. There is significant and positive spatial autocorrelation at 208 m, 416 m and 832 m (lags 1, 2 and 4) and a significantly negative autocorrelation at 1664 m (lag 8).

A significant but weaker positive spatial autocorrelation was also found at 832 m (Moran's index = 0.04, SD = 0.023). This result suggests that our measures of individual fitness are correlated at small distances and might cause spatial autocorrelation in residuals of selection models.

Selection differentials estimated from non-spatial models were significantly positive for clutch size and negative for laying date (Table 4.1). When the three life-history traits were analysed together, only the selection gradient for clutch size remained significant and positive (Table 4.1). Significant and positive spatial autocorrelation was found in residuals of these non-spatial selection models (Table 4.1). Spatial autocorrelation in residuals followed the same pattern across distance classes as in fitness (see correlograms in Fig. 4.S2) with significant and positive Moran's indexes at the two-first distance classes. Because residuals in our selection models were not independent, we implemented geostatistics in our analysis of selection. Regarding the **PCNM** models, 8 eigenvectors were selected using step 4b and step 4c (Fig. 4.1) and then included as covariables in the **PCNM** selection models. This combination of 8 eigenvectors represented the minimum number of eigenvectors retained to control for spatial autocorrelation, because discarding one of these eigenvectors increased residual spatial autocorrelation.

Table 4.1 Comparison of non-spatial versus spatial selection models. Selection differentials ($S \pm SD$) and selection gradients ($\beta \pm SD$) for clutch size (CS), laying date (LD) and incubation duration (ID) are estimated using univariate (differentials) and multivariate (gradients) regressions, respectively. Moran's I corresponds to a global Moran's I computed on the first two distance classes. logLik refers to the log-likelihood of each model.*** represent P-values <0.001 , and ** P-values <0.01 . All other P-values were >0.05 . The non-spatial model is a Lande and Arnold regression. **GLS** model refers to generalized least squares-based model with exponential correlation structure. **SAR-lag** and **SAR-err** refer, respectively, to simultaneous autoregressive models where spatial autocorrelation is modelled in a lagged form of the fitness and in the error structure. **PCNM** model refers to the inclusion of selected eigenvectors (EgS) as covariates.

SELECTION DIFFERENTIAL (Clutch size)	NON spatial model	GLS model	SAR-lag model	SAR-err model	PCNM model
S(CS)	0.138 ± 0.018 ***	0.131 ± 0.017 ***	0.125 ± 0.017 ***	0.120 ± 0.018 ***	0.109 ± 0.017 ***
logLik	-29	-34	-24	-26	-11
AIC	65	75	56	61	44
Moran's I	0.045 ± 0.013 ***	0.046 ± 0.013 ***	-0.010 ± 0.013	0.004 ± 0.013	-0.011 ± 0.013
SELECTION DIFFERENTIAL (Laying date)	NON spatial model	GLS model	SAR-lag model	SAR-err model	PCNM model
S(LD)	-0.074 ± 0.020 ***	-0.068 ± 0.020 ***	-0.067 ± 0.019 ***	-0.066 ± 0.019 ***	-0.052 ± 0.019 **
logLik	-49	-53	-41	-41	-26
AIC	105	114	89	90	73
Moran's I	0.093 ± 0.013 ***	0.087 ± 0.013 ***	0.007 ± 0.013	0.006 ± 0.013	0.002 ± 0.013
SELECTION DIFFERENTIAL (Incubation duration)	NON spatial model	GLS model	SAR-lag model	SAR-err model	PCNM model
S(ID)	-0.037 ± 0.020	-0.037 ± 0.019	-0.028 ± 0.019	-0.025 ± 0.019	-0.031 ± 0.018
logLik	-54	-57	-45	-46	-28
AIC	114	121	99	99	78
Moran's I	0.105 ± 0.013 ***	0.083 ± 0.013 ***	0.008 ± 0.013	0.009 ± 0.013	-0.009 ± 0.013
SELECTION GRADIENTS	NON spatial model	GLS model	SAR-lag model	SAR-err model	PCNM model
β_1 (CS)	0.127 ± 0.020 ***	0.122 ± 0.020 ***	0.114 ± 0.019 ***	0.110 ± 0.020 ***	0.102 ± 0.020 ***
β_2 (LD)	-0.020 ± 0.021	-0.014 ± 0.021	-0.019 ± 0.020	-0.020 ± 0.020	-0.010 ± 0.020
β_3 (ID)	-0.018 ± 0.019	-0.018 ± 0.018	-0.014 ± 0.018	-0.012 ± 0.018	-0.016 ± 0.018
logLik	-29	-39	-23	-26	-10
AIC	67	90	59	64	48
Moran's I	0.043 ± 0.013 ***	0.042 ± 0.013 ***	-0.012 ± 0.013	0.005 ± 0.013	-0.010 ± 0.013

CS = Clutch Size; LD = Laying Date; ID = Incubation Duration

Spatial autocorrelation in residuals was totally removed in the **SAR-lag**, **SAR-err** and **PCNM** models (Moran's indexes were non-significant, Table 4.1). However, spatial autocorrelation was still present in residuals of the **GLS** models, showing that an exponential function based on distance between sample units could not fully capture spatial variation in our data set. Moreover, while the log-likelihood increased in **SAR-lag**, **SAR-err** and **PCNM** models, the **GLS** models performed poorly (log-likelihood from the clutch size **GLS** model = -34 , Table 4.1) than compared to the non-spatial models (log-likelihood from the clutch size non-spatial model = -29 , Table 4.1). The AICs followed the same pattern, that is AICs from non-spatial and **GLS** models were larger than those from **SAR-lag**, **SAR-err** and **PCNM** models. Interestingly, the models with the smallest AIC were the **PCNM** models, even though they included eight more parameters than non-spatial models.

While the direction of selection (sign of estimates) remained similar, we observed a decrease in absolute values of selection estimates for differentials and gradients when spatial autocorrelation was controlled for (Table 4.1) in the four spatial selection models. For example, the magnitude of the selection differential for laying date decreased by 30% in the **PCNM** selection model ($S = -0.052 \pm 0.019$) compared to the non-spatial model ($S = -0.074 \pm 0.020$).

Results from simulations showed the same pattern than those from our blue tits data set (Table 4.2). While spatial autocorrelation in residuals from non-spatial models was very high (Moran's $I = 0.397 \pm 0.061$), spatial autocorrelation in residuals from spatial models was decreased for the two **SAR** models and was close to zero for the **GLS** and the **PCNM** models. Moreover, our simulations showed that spatial autocorrelation in residuals (induced by the spatially structured environmental variable elevation) seriously affected selection differentials estimated from the non-spatial selection model (Fig. 4.3). Even if the true selection estimate was null in our simulations, the selection differential estimated from the non-spatial model was very large (0.629 ± 0.057). In contrast, all selection differentials estimated from the geostatistical models were closer to the true value, yet the **SAR-lag** model estimates were still

biased (0.247 ± 0.055). The **PCNM** selection differentials were the closest to the true value, and the only ones where standard deviation overlapped zero (0.051 ± 0.057).

Table 4.2 Residual spatial autocorrelation (measured as the Moran's I on the first distance class) and selection differentials from the non-spatial and the four spatial models ($\pm$ SD across the 200 simulations). For a presentation of the four spatial models, see legend of Table 4.1 and Methods section.

	Non spatial model	GLS model	SAR-lag model	SAR-err model	PCNM model
Moran's I	0.397 ± 0.061	-0.118 ± 0.023	-0.143 ± 0.010	-0.127 ± 0.010	0.001 ± 0.031
Selection differentials	0.629 ± 0.057	0.071 ± 0.065	0.247 ± 0.055	0.102 ± 0.071	0.051 ± 0.057

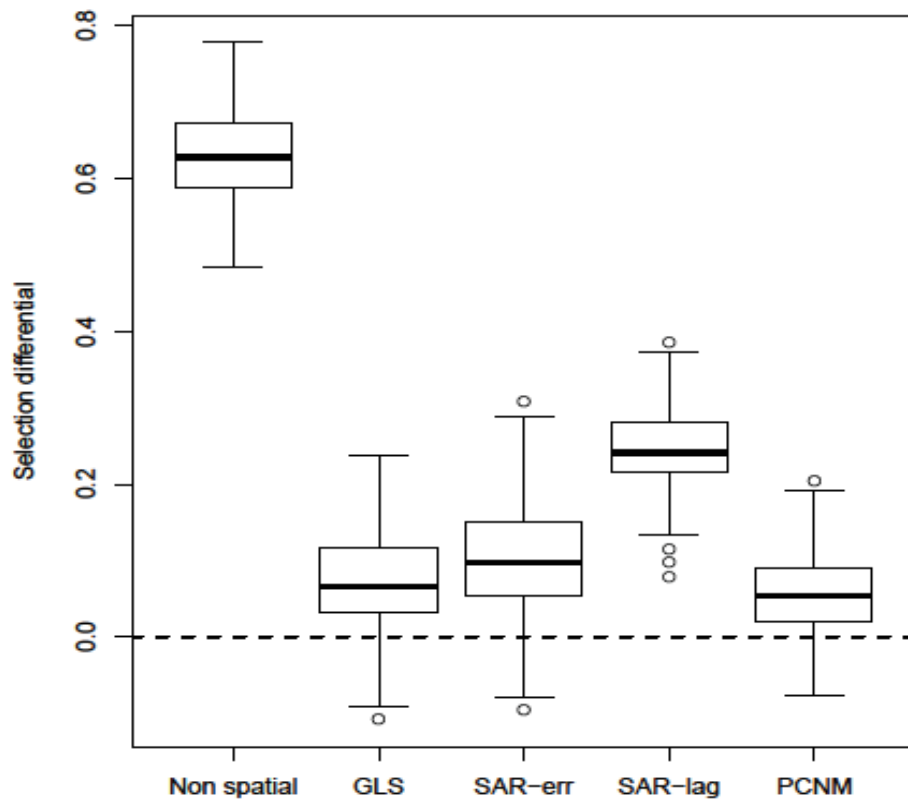


Figure 4.3 Comparison of selection differentials estimated from non-spatial and spatial selection models. Box, whiskers and dots refer to 25/75%, 10/90% and outliers of estimates across 200 simulated data sets. The horizontal dotted line indicates the true value of the selection coefficient ($=0$). For a presentation of the four spatial models, see legend of Table 4.1 and Methods section.

Discussion

In this study, we show that spatial autocorrelation in fitness can affect the estimation of selection in a wild bird population even at a small spatial scale. More specifically, we show that geostatistical models such as **GLS**, **SAR** and **PCNM** can be useful tools to account for spatial autocorrelation in fitness and assess the determinants of covariances between traits and fitness.

On the origin of spatial autocorrelation in fitness

Previous studies, mostly in plants, have revealed that fitness can be strongly spatially autocorrelated at the population level. For example, fitness was found to be spatially autocorrelated within a 10 ha population in the Blue-eyed Mary, *Collinsia verna* (Kalisz 1986). In an *Erigeron annuus* study system, spatial autocorrelation in fitness was found at a scale of 20–40 cm and 1–3 m (Stratton & Bennington 1998). To our knowledge, very few studies showed a spatial autocorrelation in fitness at the within-population level in animals (but see Stopher *et al.* 2012 for an example in red deers *Cervus elaphus*). Our study thus represents a rare case study in birds of spatial autocorrelation in fitness (up to around 400 m) within a relatively small area (175 ha). This result suggests that reproductive success in one nest box will be somewhat similar to that in neighbouring nest boxes, up to the 9th nearest nest box. Spatial autocorrelation in fitness can be the signature of two non-exclusive phenomena (Legendre 1993): an association between habitat occupation and characteristics of individuals themselves (inherent spatial autocorrelation) and/or an association between habitat occupation and environmental influences on fitness (induced spatial autocorrelation). Inherent spatial autocorrelation in fitness can occur if the habitat occupied by an individual is causally determined by its traits, such as its behaviour (Valcu & Kempenaers 2010). Inherent spatial autocorrelation can also be the signature of habitat–phenotype matching (Edelaar, Siepielski & Clobert 2008). For instance, non-random dispersal of great tits was previously linked to spatial autocorrelation in clutch size (Postma & van Noordwijk 2005) and body mass (Garant *et al.* 2005) in two populations covering, respectively, 380 ha and 500 ha. Conversely, induced

spatial autocorrelation can occur because fitness is affected by a spatially autocorrelated phenomenon, such as environmental conditions. In this study, we used number of fledglings as a proxy for fitness, which has been found to be associated with spatially variable environmental factors such as soil calcium concentration (Wilkin *et al.* 2009) or number of oak trees near nest boxes (Wilkin, King & Sheldon 2009) in great tits, indicating a potential for environmentally induced spatial autocorrelation in fitness.

In general, it is very difficult to discriminate between inherent and induced spatial autocorrelation in traits because these two phenomena are likely to interact and to result in similar patterns (Valcu & Kempenaers 2010). A fine-grained description of environmental factors, coupled with a detailed knowledge on natal and breeding dispersal within our study site, could help decipher whether spatial autocorrelation in fitness results from the heterogeneity of the forest (induced spatial autocorrelation) and/or spatial variation in inherent property of individuals (inherent spatial autocorrelation).

Controlling for spatial autocorrelation in fitness

Our study showed that spatial units (*i.e.* nest boxes) in the study system are not independent in the context of Lande and Arnold's regression. This pseudoreplication caused a spatial autocorrelation in residuals of our selection models, which violates one of the main statistical assumptions of multiple regressions (see also Mitchell-Olds & Shaw 1987). To control for this problem and investigate its effects on estimates of selection, we used spatially explicit selection models including a **GLS** with a distance-based exponential function, two simultaneous autoregressive models with a lagged response variable and an autocorrelated error, and a **PCNM** model implemented in a 5-step procedure.

Our results from the blue tit analysis showed that spatial autocorrelation in residuals was removed by the two **SAR** models and the **PCNM** model, but not by the **GLS** model. This failure to control for spatial autocorrelation from the **GLS** model may partly be due to the fact that only a distance-based exponential variance–covariance matrix was used in the error

distribution, although the fitness correlogram did not exhibit an exponential pattern in Moran's I variation (see Fig. 4.2). Our simulated data set approach supports this explanation because spatial autocorrelation in residuals induced by elevation, which followed an exponential distribution, was successfully taken into account by the **GLS** model (Table 4.2) (see also Dormann *et al.* 2007). **SAR**-lag models also showed inconsistent results between the blue tit and the simulated data sets. Indeed, while residual spatial autocorrelation was successfully removed in **SAR**-lag models applied on the blue tit data set (Table 4.1), residuals from the **SAR**-lag models applied to the simulated data set remained highly autocorrelated (Table 4.2). This result might be explained by the fact that, contrary to the **SAR**-err model, the **SAR**-lag model is dependent on the type of spatial autocorrelation induced (Kissling & Carl 2008), that is when spatial autocorrelation is induced in the error term or the response variable. Moreover, parameter estimations from **SAR** models can be very sensitive to the specification of the spatial weight matrix, and thus, close attention has to be paid to the choice of neighbourhood distance and weight (Dormann *et al.* 2007). Contrary to the **GLS** and the two **SAR** models, the **PCNM** model is independent of assumptions concerning spatial autocorrelation distribution (Borcard & Legendre 2002). Since each eigenvectors represent a spatial pattern at a specific scale, spatial autocorrelation is effectively allowed to vary in space, relaxing the assumption of both spatial isotropy (i.e. when spatial autocorrelation does not depend on direction) and stationary (i.e. when spatial autocorrelation is constant across the study site).

Here, spatial variation at all scales in our blue tit data set was described by the 8 Eg_s selected from the **PCNM** procedure (Table 4.1). Furthermore, the **PCNM** models applied on the blue tit data set displayed the best statistical performances among all selection models (all **PCNM** models had a smaller AIC than those from non-spatial, **SAR**-lag, **SAR**-err and **GLS** models with a minimum AIC difference of 11, Table 4.1). This was somewhat expected given that the inclusion of Eg_i extracted from the **PCNM** method as fixed effects in linear regression models usually always improves goodness-of-fit in models when residual spatial autocorrelation occurs (see Thayn & Simanis 2013 for various examples in geography, economy and epidemiology). The **PCNM** method has nevertheless some limitations. First, the procedure generates as many eigenvectors as spatial units, hence the computational speed can become an

issue for large data sets, especially for the EgS selection (step 4). Secondly, combining a **PCNM** selection model with a mixed model is challenging because we have to assume for this purpose that spatial and random effect components are separable. To solve this issue, Chun (2014) extracted Egi from each mixed-effect modality and concatenated them in new stacked eigenvectors. For example, in a t years of n observations data set, n eigenvectors are concatenated t times to match the total number of observations. It was not possible to apply this technique in our data set because the number of occupied nest boxes changes between years. Although it was not possible to apply this technique in our data set because we are interested solely in the direct effect of spatial autocorrelation, it is possible to use a **PCNM** selection model associated with a mixed model to control for spatial autocorrelation in a data set comprising repeated individual observations [e.g. spread over several years (Griffith & Chun 2014)].

Effects of spatial autocorrelation on selection estimation

The effects of spatial autocorrelation on regression coefficients are still actively debated in the literature with some authors arguing that regression coefficients are generally not severely affected by spatial autocorrelation (Hawkins *et al.* 2007), while others advocate the opposite (Lennon 2000; Dormann 2007). Recent analyses using simulated (Beale *et al.* 2010) and real data (Le Rest, Pinaud & Bretagnolle 2013) concluded that coefficients from spatially explicit regression methods are persistently smaller and more precise than those from non-spatial regressions. Our results support this latter view, since ignoring spatial autocorrelation affected the estimation of selection differentials and gradients in our blue tit data set, with overestimations of 11–50% (Table 4.1). For example, spatial autocorrelation in fitness inflated the univariate directional selection estimated for laying date by 29% (non-spatial selection model vs. **PCNM** model, Table 4.1). Considering a heritability estimate of 0.15 for laying date in this population (D. Garant *et al.*, unpubl. data), the overestimation in selection coefficient can lead to a prediction of evolutionary change 1.4 times faster when ignoring spatial autocorrelation. This is notwithstanding the possibility that such estimation could be further affected by spatial autocorrelation in additive genetic variance estimates (Stopher *et al.*

2012), which we have not explored here. More specifically, the application of the univariate breeder's equation (eqn 1), without controlling for spatial autocorrelation in fitness, predicts a phenotypic change of one breeding day in 90 generations, whereas a spatial model predicts a similar advance after only 120 generations. Moreover, our simulations showed that in a context where fitness and the trait are associated by a spatially autocorrelated environmental variable, the use of spatially explicit selection models allows to partly estimate the 'true' selection coefficient (Fig. 4.3). However, the **SAR-lag** selection model performed poorly compared to the **SAR-err**, **GLS** and **PCNM** model. This finding was already reported in the literature by Dormann *et al.* (2007) and could be due to the fact that our artificial data simulated spatial autocorrelation in the error structure, while the **SAR-lag** model control for spatial autocorrelation presents only on the response variable (the fitness). Our simulations showed that the **PCNM** method associated with selection models might be the most reliable spatially explicit model in order to control for the effect of spatial autocorrelation on selection estimates. Overall, generalization from our study regarding the effect of spatial autocorrelation on selection coefficients reported in previous studies is difficult to suggest, especially given the unpredictability of the difference between regression coefficients from spatial and non-spatial methods (Beale *et al.* 2010), and the lack of similar studies available for comparisons. We call for further studies that could apply spatially explicit selection models (especially the **PCNM** selection model) to gain more in depth knowledge on the pervasive effects of spatial autocorrelation in the wild.

Spatial autocorrelation is not just a nuisance

An important finding from our simulation approach was that selection coefficients estimated from the non-spatial selection models were greatly overestimated (Table 4.2, Fig. 4.3). Because the true selection coefficient was set to zero, the whole covariance between fitness and the trait was explained by the spatially autocorrelated variable, that is elevation.

In this case study, the covariance between fitness and the trait was not a causal relationship, which contradicts one of the most fundamental assumption of the breeder's equation (Rausher

1992; Morrissey, Kruuk & Wilson 2010). For example, consider a hypothetical bird population where elevation results in a delayed laying date (via a temperature effect) and a decreased number of fledglings (via food availability), used here as a fitness proxy. Even if there is no causal relationship between laying date and fitness, one would find a negative covariance between them because elevation is spatially variable. In other words, a naïve non-spatial analysis would reveal negative selection for laying date in this population while individual fitness is not influenced by this trait. In geostatistical terms, this situation represents a spatial covariance between the trait and fitness induced by the environment (here the elevation). If there is genetic variation for laying date, we would also predict a decrease in laying date in the following generation, which will not be observed (because the genetic covariance between the laying date and fitness is null). Environmental covariances between fitness and traits are frequent in the wild (Stinchcombe *et al.* 2002; Morrissey, Kruuk & Wilson 2010). Our approach shows that geostatistical methods might be a powerful tool to quantify and disentangle such environmentally induced covariances from ‘real’ selection acting on traits. However, the presence of spatial autocorrelation does not require the existence of environmental covariance nor does the absence of spatial autocorrelation exclude their presence. Only spatial environmental covariance between traits and fitness can be taken into account by our method.

To conclude, our analyses show that selection gradients and differentials can be substantially affected by spatial autocorrelation in fitness, even at very small spatial scales. This study represents the first evidence of biases induced by spatial autocorrelation in the context of selection analyses using Lande and Arnold's regression. Spatial autocorrelation is a property of ecosystems and as such can be present at any scale when natural selection is estimated in the wild. To explore its effects on fitness and estimation of selection in free-ranging populations and control for it, we recommend using spatial selection models, especially **PCNM** models which allow to control for spatial autocorrelation at any scale.

Acknowledgements

We are very grateful to Jarrod Hadfield, Michael Morrissey and an anonymous reviewer for very useful comments on previous versions of this manuscript. We thank all the people who helped to maintain the study site and conduct the blue tit monitoring since 1991, in particular Jacques Blondel, Philippe Perret, Marcel Lambrechts, Arnaud Grégoire and Claire Doutrelant. We thank Fabien Laroche for useful discussions about the **PCNM** method. This project was funded by the Agence Nationale de la Recherche (BioAdapt grant ANR-12-ADAP-0006-02-PEPS to A.C.), the European Research Council (Starting grant ERC-2013-StG-337365-SHE to A.C.), the OSU-OREME, and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC discovery grant to D.G).

References

- Beale, C.M., Lennon, J.J., Yearsley, J.M., Brewer, M.J. & Elston, D.A. (2010) Regression analysis of spatial data. *Ecology Letters*, **13**, 246–264.
- Bivand, R. (2014) spdep: Spatial dependence: weighting schemes, statistics and models. R package version 0.5-74.
- Blanchet, F.G., Legendre, P. & Borcard, D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, **89**, 2623–2632.
- Blondel, J., Thomas, D.W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P. & Lambrechts, M.M. (2006) A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, **56**, 661–673.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011) Numerical Ecology With R. Springer, London.

Borcard, D. & Legendre, P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, **153**, 51–68.

Chun, Y. (2014) Analyzing space-time crime incidents using eigenvector spatial filtering: an application to vehicle burglary. *Geographical Analysis*, **46**, 165–184.

Cliff, A.D. & Ord, J.K. (1973) Spatial Autocorrelation. Pion, London.

Dormann, C.F. (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 129–138.

Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G. et al. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609–628.

Dray, S., Legendre, P. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, **196**, 483–493.

Edelaar, P., Siepielski, A.M. & Clobert, J. (2008) Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution*, **62**, 2462–2472.

Endler, J.A. (1986) Natural Selection in the Wild. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Ficetola, G.F. & Padoa-Schioppa, E. (2009) Human activities alter biogeographical patterns of reptiles on Mediterranean islands. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 214–222.

Garant, D., Kruuk, L.E.B., Wilkin, T.A., McCleery, R.H. & Sheldon, B.C. (2005) Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature*, **433**, 60–65.

Griffith, D.A. & Chun, Y. (2014) An eigenvector spatial filtering contribution to short range regional population forecasting. *Economics and Business Letters*, **3**, 208–217.

Griffith, D.A. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, **87**, 2603–2613.

Haining, R.P. (2003) *Spatial Data Analysis: Theory and Practice*. Cambridge University Press, Cambridge.

Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Mauricio Bini, L., De Marco, P. & Blackburn, T.M. (2007) Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. *Ecography*, **30**, 375–384.

Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, **54**, 187–211.

Kalisz, S. (1986) Variable selection on the timing of germination in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *Evolution*, **40**, 479–491.

Kingsolver, J.G., Diamond, S.E., Siepielski, A.M. & Carlson, S.M. (2012) Synthetic analyses of phenotypic selection in natural populations: lessons, limitations and future directions. *Evolutionary Ecology*, **26**, 1101–1118.

Kissling, W.D. & Carl, G. (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 59–71.

Lande, R. (1979) Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*, **33**, 402–416.

Lande, R. & Arnold, S.J. (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, **37**, 1210–1226.

Le Rest, K., Pinaud, D. & Bretagnolle, V. (2013) Accounting for spatial autocorrelation from model selection to statistical inference: application to a national survey of a diurnal raptor. *Ecological Informatics*, **14**, 17–24.

Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659–1673.

Legendre, P., Borcard, D., Blanchet, F.G. & Dray, S. (2013) PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1-2/r109.

Lennon, J.J. (2000) Red-shifts and red herrings in geographical ecology. *Ecography*, **23**, 101–113.

Lichstein, J.W., Simons, T.R., Shriner, S.A. & Franzreb, K.E. (2002) Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, **72**, 445–463.

Lush, J.L. (1937) Animal Breeding Plans. Iowa State College Press, Ames, Iowa, USA.

Marrot, P., Garant, D. & Charmantier, A. (2015) Data from: spatial autocorrelation in fitness affects the estimation of natural selection in the wild. *Methods in Ecology and Evolution*, doi:10.5061/dryad.pm5086c.

Mitchell-Olds, T. & Shaw, R.G. (1987) Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution*, **41**, 1149–1161.

Moran, P.A. (1948) The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **10**, 243–251.

Morrissey, M.B., Kruuk, L.E.B. & Wilson, A.J. (2010) The danger of applying the breeder's equation in observational studies of natural populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 2277–2288.

Pinheiro, J. & Bates, D. (2000) Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Development Core Team. (2013) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-113.

Postma, E. & van Noordwijk, A.J. (2005) Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature*, **433**, 65–68.

R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rausher, M.D. (1992) The measurement of selection on quantitative traits: biases due to environmental covariances between traits and fitness. *Evolution*, **46**, 616–626.

Siepielski, A.M., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. (2009) It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecology Letters*, **12**, 1261–1276.

Siepielski, A.M., Gotanda, K.M., Morrissey, M.B., Diamond, S.E., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. (2013) The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecology Letters*, **16**, 1382–1392.

Sokal, R.R., Jacquez, G.M. & Wooten, M.C. (1989) Spatial autocorrelation analysis of migration and selection. *Genetics*, **121**, 845–855.

Sokal, R.R. & Oden, N.L. (1978) Spatial autocorrelation in biology: 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, **10**, 199–228.

Stinchcombe, J.R., Rutter, M.T., Burdick, D.S., Tiffin, P., Rausher, M.D. & Mauricio, R. (2002) Testing for environmentally induced bias in phenotypic estimates of natural selection: theory and practice. *The American Naturalist*, **160**, 511–523.

Stopher, K.V., Walling, C.A., Morris, A., Guinness, F.E., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M. & Nussey, D.H. (2012) Shared spatial effects on quantitative genetic parameters: accounting for spatial autocorrelation and home range overlap reduces estimates of heritability in wild red deer. *Evolution*, **66**, 2411–2426.

Stratton, D.A. & Bennington, C.C. (1998) Fine-grained spatial and temporal variation in selection does not maintain genetic variation in *Erigeron annuus*. *Evolution*, **52**, 678–691.

Thayn, J.B. & Simanis, J.M. (2013) Accounting for spatial autocorrelation in linear regression models using spatial filtering with eigenvectors. *Annals of the Association of American Geographers*, **103**, 47–66.

Valcu, M. & Kempenaers, B. (2010) Spatial autocorrelation: an overlooked concept in behavioral ecology. *Behavioral Ecology*, **21**, 902–905.

Van Der Jeugd, H.P. & McCleery, R. (2002) Effects of spatial autocorrelation, natal philopatry and phenotypic plasticity on the heritability of laying date. *Journal of Evolutionary Biology*, **15**, 380–387.

Wilkin, T.A., King, L.E. & Sheldon, B.C. (2009) Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, **40**, 135–145.

Wilkin, T.A., Gosler, A.G., Garant, D., Reynolds, S.J. & Sheldon, B.C. (2009) Calcium effects on life-history traits in a wild population of the great tit (*Parus major*): analysis of long-term data at several spatial scales. *Oecologia*, **159**, 463–472.

Chapitre 5

DISCUSSION GÉNÉRALE & CONCLUSION

Discussion générale

Résumé

La sélection naturelle est la force évolutive qui permet aux espèces de s'adapter aux changements environnementaux, cependant elle reste difficile à estimer en populations naturelles. Ce problème est d'autant plus crucial que notre époque connaît des changements environnementaux considérables tel que le changement climatique, qui mettent en péril de nombreux écosystèmes. J'ai étudié durant ma thèse l'impact sélectif du changement climatique sur une population de mésanges bleues, ainsi que les problèmes conceptuels et méthodologiques associés aux covariances environnementales lorsqu'elles ne sont pas prises en compte. Dans un premier temps (chapitre 2), j'ai caractérisé le réchauffement climatique mesuré sur notre site d'étude. Ces analyses climatiques ont permis de montrer que la température augmente certes, mais que cette augmentation ne suit pas les mêmes patrons en fonction du type de température mesurée et de la saison. En effet, si le réchauffement mesuré était nul durant les mois d'hiver, les températures ont augmenté considérablement durant le printemps et l'été depuis 1970. De plus, les températures minimales journalières augmentaient beaucoup plus que les maximales, pouvant potentiellement avoir des effets complexes sur les écosystèmes. Sur notre site d'étude, la sélection naturelle agissant sur la date de ponte variait significativement entre les années, donnant la possibilité de tester l'effet du réchauffement printanier sur celle-ci. En dissociant l'analyse par type de températures et par mois, j'ai pu mettre en évidence un effet positif de la température maximale du mois d'avril sur la sélection de la date de ponte. En d'autres termes, les individus se reproduisant tôt dans la saison avaient une valeur adaptative d'autant plus grande que la température maximale du mois d'avril

augmentait. Ce résultat pourrait laisser penser qu'une réponse évolutive au changement climatique est possible puisque la date de ponte est un trait héritable dans notre population. Dans un deuxième temps (chapitre 3), je me suis intéressé à un second aspect du changement climatique, encore très peu étudié: les événements climatique extrêmes (ECEs). En effet, le changement climatique s'accompagne aussi par une augmentation de la variabilité climatique, se traduisant par une augmentation de la fréquence des ECEs, pouvant potentiellement induire une force de sélection dans les populations naturelles. J'ai étudié l'impact de journées extrêmement chaudes ou froides ainsi que de très fortes précipitations sur le succès d'envol. L'effet de chacun de ces ECEs a été estimé en fonction de l'âge de la nichée qui les subissait, permettant une interprétation biologique fine. Étrangement, les résultats suggéraient que les très fortes précipitations augmentaient le succès d'envol lorsque les oisillons avaient entre 16 et 21 jours. De plus, les journées extrêmement chaudes avaient un impact négatif et positif sur le succès d'envol suivant que la nichée qui les subissait avait respectivement entre 9 et 15 jours ou entre 16 et 21. Parmi ces ECEs, seule la présence de journées extrêmement chaudes lorsque les oisillons ont entre 9 et 15 jours avait un impact sélectif sur la date de ponte. Cela se traduisait par une augmentation de l'avantage à se reproduire tôt lorsque de nombreuses nichées de la population expérimentaient au moins une journée extrêmement chaude. Plus intéressant, cet effet était dissocié de l'effet des moyennes des températures durant la saison d'élevage des oisillons (le mois de mai), qui elles n'avaient aucun effet sur la sélection. Ces deux premiers chapitres ont donc permis de mieux comprendre l'impact sélectif du changement climatique au travers de ses deux composantes principales que sont le réchauffement et les ECEs. Dans un troisième temps (chapitre 4), j'ai abordé un problème plus méthodologique en m'intéressant aux covariances environnementales. Celles-ci se traduisent par une covariance non-causale entre la valeur adaptative et le trait étudié, altérant notre estimation de la sélection si elles ne sont pas prises en compte. Ce problème, connu depuis une trentaine d'années, représente aussi bien un défi conceptuel que méthodologique. Les covariances environnementales entre le trait et la valeur adaptative peuvent potentiellement toucher n'importe quelle étude, puisqu'elles émergent dès que la population étudiée varie dans le temps et / ou l'espace. J'ai choisi ici d'étudier les covariances environnementales spatiales qui sont causées lorsque la valeur adaptative n'est pas distribuée aléatoirement dans l'espace,

aussi appelé l'autocorrélation spatiale. Mes résultats ont montré que, lorsqu'elle n'est pas prise en compte, l'autocorrélation spatiale de la valeur adaptative gonflait la force de la sélection mesurée sur les traits d'histoire de vie au sein de notre site d'étude. Bien qu'attendu, ce résultat suggère la présence de variables environnementales qui covarient avec la valeur adaptative et les traits au sein même du site d'étude. Autrement dit, si l'autocorrélation spatiale n'est pas prise en compte, la covariance estimée entre la valeur adaptative et les traits (interprétée comme la sélection) comportera une grande composante environnementale, qui n'aura évidemment pas d'impact sur la réponse évolutive. Afin de résoudre ce problème, j'ai comparé quatre modèles géostatistiques de sélection sur des données simulées ainsi que sur notre jeu de données. Ces résultats ont montré que la PCNM représente un outil efficace dans le but de contrôler pour l'autocorrélation spatiale de la valeur adaptative, et ce, à n'importe quelle échelle spatiale. Les prochaines sections vont servir à discuter plus en détail ces deux aspects de ma thèse qui sont le changement climatique et les covariances environnementales

Changement climatique & sélection

Parmi les changements environnementaux, le changement climatique est probablement le plus médiatisé, et l'un des plus complexe à modéliser. Ses impacts sur la biosphère sont provoqués par à la fois une augmentation continue des températures et une augmentation en fréquences des ECEs (Coumou & Rahmstorf 2012). La première étape de notre analyse a été donc de caractériser le changement climatique dans notre population. Concernant la température, notre analyse climatique suggère un réchauffement important au printemps et en été, alors qu'il était quasi-nul en hiver. Ce patron, déjà observé dans le sud de la France (Chaouche *et al.* 2010) et dans d'autres régions du globe (Rebetez & Reinhard 2008; Prior & Perry 2014) indique que le réchauffement climatique ne peut se réduire à une augmentation de la température annuelle. Cette saisonnalité du réchauffement climatique pourrait induire des réponses elles aussi saisonales des écosystèmes, qui eux même verraient leur phénologie altérée (Kramer, Leinonen & Loustau 2000). Par exemple, alors que la vernalisation joue un rôle primordial dans la phénologie printanière des arbres (Clark *et al.* 2014), l'émergence des bourgeons semble être plus sensible à un réchauffement du printemps que de l'hiver (Fu *et al.* 2012).

Chez les oiseaux, un brutal réchauffement du printemps comme observé depuis 1970 (Fig 2.1) pourrait induire une date de ponte maladaptative si les températures d'hiver n'augmentent pas et qu'elles sont utilisées comme proxy par les individus. Ce problème pourrait être d'autant plus préoccupant chez les espèces migratrices qui doivent faire coïncider leur date d'arrivée avec leur date de ponte (Both & Visser 2001). Ajouter à cette saisonnalité, notre analyse a montré une augmentation plus prononcée des températures minimales comparativement aux maximales (Fig 2.1). Alors que ce résultat avait été montré à l'échelle globale dans les années 90 (Karl *et al.* 1991), il ne semble plus être observé aujourd'hui, les températures maximales augmentant maintenant au même rythme que les minimales (Rebetez & Reinhard 2008). Ce différentiel de réchauffement sur le globe pourrait aussi induire des réponses complexes des organismes puisque les températures minimales et maximales correspondent respectivement à celles de la nuit et du jour. En plus du réchauffement, l'évolution temporelle des ECEs a aussi été caractérisée durant la saison de nourrissage des oisillons. Cependant, aucun patron n'a pu être dégagé quant à l'évolution du nombre de journées extrêmement chaudes (Fig. 5.1). De plus, le cumul des précipitations ne présentait pas lui non plus d'évolution dans le temps (Fig. 5.2). Ce manque de changement dans la fréquence des ECEs pourrait être expliqué par le fait que de part leur rareté, l'étude de leur changement en terme de fréquence nécessite une très grande profondeur temporelle (Coumou & Rahmstorf 2012).

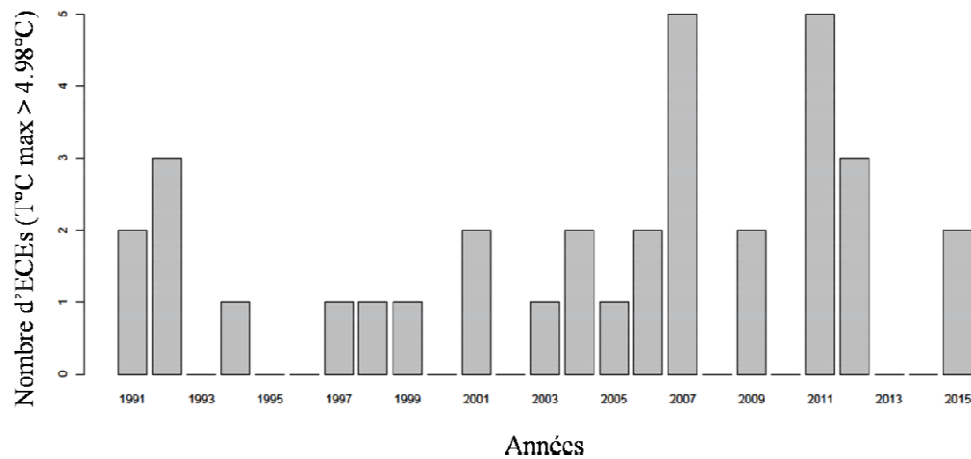


Figure 5.1 Nombre d'ECEs durant la saison de nourrissage des oisillons en fonction des années. Un ECE réfère ici à une journée extrêmement chaude. La saison de nourrissage allait de la date moyenne d'éclosion (29 avril) jusqu'à la date moyenne d'envol (25 mai).

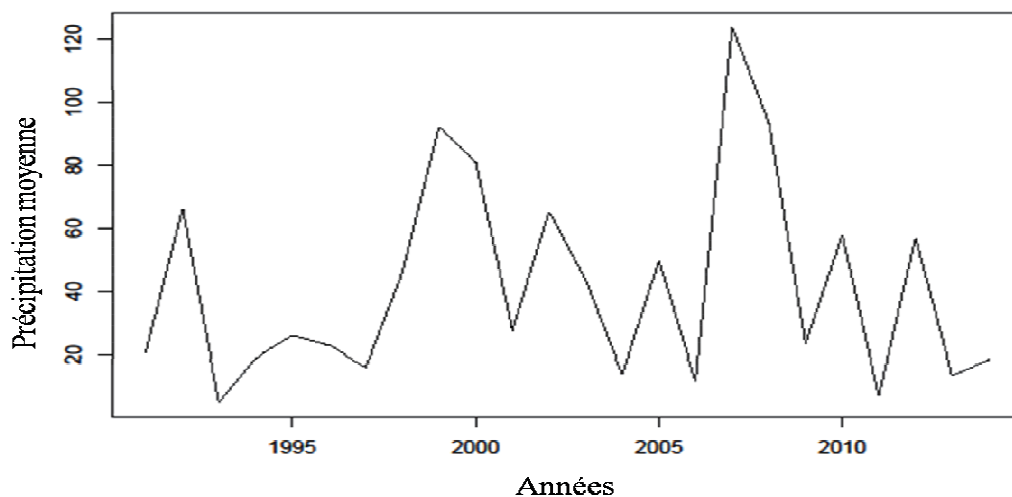


Figure 5.2 Cumul des précipitations (en mm) durant le moi de mai (comprenant la saison de nourrissage des oisillons) en fonction des années.

La deuxième étape de notre analyse a été d'explorer la variation temporelle de la sélection naturelle agissant sur la date de ponte. La sélection a déjà été montrée comme étant variable dans le temps chez plusieurs espèces impliquant plusieurs types de traits tels que les traits morphologiques ou les traits d'histoire de vie (voir Siepielski, DiBattista & Carlson 2009 pour une revue de la littérature). Nos résultats montrent que la sélection agissant sur la date de ponte variait en magnitude et en signe entre les années, un résultat déjà mis en évidence chez d'autres espèces telles que la mésange charbonnière *Parus major* (Visser *et al.* 1998), le gobe mouche *Ficedula hypoleuca* (Visser *et al.* 2015) ou encore plusieurs espèces de pinsons de Darwin (Geospizinae) (Boag & Grant 1981). Cette variation de la sélection pourrait potentiellement prévenir une réponse évolutive dans notre population. En effet, si la sélection est un phénomène instantané, la réponse micro-évolutive est un phénomène plus lent, qui subit toujours un temps de décalage (voir Bell 2010 pour une modélisation de ce temps de décalage), contraignant les populations à être adaptées à la sélection agissant dans le temps passé (si la sélection varie dans le temps). Notons cependant que ce "décalage adaptatif" génère de la variance interindividuelle dans la valeur adaptative et le phénotype, provoquant par définition de la sélection (il y a ici une tautologie conceptuelle bien connue des écologistes évolutifs). Il aurait été intéressant de modéliser la temporalité de cette variation à l'aide d'un récent modèle développé par Chevin, Visser & Tufto (2015), testant par exemple la présence d'autocorrélation temporelle ou de "marche aléatoire" dans la variation de l'optimum (Arnold, Pfrender & Jones 2001). Cependant, la taille de notre jeu de données à La Rouvière était trop faible pour pouvoir utiliser ce type de modèle.

Nous avons ici testé l'influence du changement climatique, caractérisé précédemment, sur cette variation de la sélection. Nos résultats suggèrent plusieurs patrons de variation dans l'influence sélective du changement climatique. En effet, la sélection naturelle agissant sur la date de ponte était renforcée lorsque la température maximale du mois d'avril augmentait et lorsque les nichées subissaient une journée extrêmement chaude durant la phase de nourrissage des oisillons. Il est intéressant de noter ici que la date de ponte moyenne dans notre population tombe au alentours du 9 avril, ce qui représente précisément le mois dont la température influence la sélection sur ce trait. La date à laquelle les mésanges pondent est

primordiale pour leur succès reproducteur compte tenu qu'elles doivent faire synchroniser le développement de leurs oisillons avec le pic de nourriture disponible, composé principalement de chenilles se nourrissant des bourgeons et des jeunes feuilles des chênes. Puisque le débourrage des arbres est fortement influencé par les températures du printemps (Rousi & Heinonen 2007), il est probable que cette sélection observée dans notre population sur la date de ponte soit causée par une désynchronisation avec l'éclosion des chenilles. De plus, l'éclosion des chenilles elles-mêmes peut aussi être désynchronisée avec le débourrage des chênes (Dewar & Watt 1992; Visser & Holleman 2001), entraînant une complexité accrue du système. Notre analyse climatique était aussi accompagnée d'une prédiction de +3°C de la moyenne des températures maximales du mois d'avril jusqu'en 2050 (Fig 2.3). Si cette prédiction s'avère juste, alors une augmentation de 139% dans la force de la sélection agissant sur la date de ponte est attendue pour 2050. Alors que ce résultat met l'accent sur la force sélective du réchauffement climatique, il n'en reste pas moins à prendre avec précaution puisque cette prédiction demeure très imprécise (voir les intervalles de confiance en Fig 2.3). De plus, celle-ci ne prend pas en compte une possible réponse évolutive de la date de ponte, qui est censée avancer dans la saison compte tenu que ce trait est héritable. Cette réponse évolutive pourrait en outre être modifiée par l'impact de la prédation. En effet, si cette variable environnementale n'était pas significative lors du *model averaging* (Table 2.3), la taille de son effet sur la sélection était comparable à celui de la température du mois d'avril (-0.029). Il serait donc envisageable que l'avantage à se reproduire tôt soit altérée par le taux de prédation si celui-ci varie au cours de la saison de reproduction. Enfin, un lecteur averti pourrait être surpris par le fait qu'aucun patron temporel n'émerge quant aux gradients de sélection agissant sur la date de ponte, alors que dans un même temps un réchauffement climatique significatif est observé depuis 1970. Cela s'explique par le fait que le réchauffement n'était pas significatif durant la période d'étude (1991-2015). À ce titre, il sera intéressant d'explorer le patron temporel des gradients de sélection lors de futures études dans cette population.

Ajouté à cet effet de l'accroissement des températures moyennes, nous avons aussi montré un effet sélectif sur la date de ponte de la présence de journées extrêmement chaudes durant la phase de nourrissage des oisillons, plus précisément lorsqu'ils ont entre 9 et 15 jours. Alors

que cet effet pourrait potentiellement être causé par de multiples causes (influence de l'effort de nourrissage des parents, ralentissement du taux de croissance des oisillons, voir la section discussion du chapitre 3), il montre sans équivoque l'impact sélectif d'un ECE, ce qui n'a été que très peu exploré dans la littérature. En effet, si la première observation de l'impact sélectif d'un ECE nous provient de Bumpus lorsqu'il observa en 1899 une diminution significative de la taille des moineaux tués lors d'un violent orage (Johnston, Niles & Rohwer 1972), le nombre d'études qui suivirent reste très faible (Moreno & Møller 2011; Bailey & van de Pol 2016, voir Table 3.1). Ce manque d'investigations pourrait s'expliquer par le fait que les ECEs restent extrêmement rares (par définition). De plus, leur seuil de détection semble dépendre de la profondeur temporelle du jeu de données utilisé (Wetherhead 1986), ce qui rend la comparaison de leurs effets hasardeuse. Le résultat le plus intéressant de notre exploration des ECEs réside dans la comparaison de leurs effets par rapport à celui des températures moyennes. En effet, la présence de journées extrêmement chaudes durant une période donnée est nécessairement corrélée avec la température moyenne de la même période. Il aurait pu en résulter une impossibilité à dissocier l'effet sélectif de ces deux variables climatiques sur notre population. Au-delà de cette discrimination, notre analyse a montré un effet nul des températures moyennes durant la saison de nourrissage sur la sélection affectant la taille et la date de ponte. Ce résultat est à mettre en lumière avec l'effet sélectif de la température du mois d'avril (un mois avant la saison de nourrissage) sur la date de ponte. L'effet sélectif de la température sur la date de ponte semble donc être inégal au cours de la saison de reproduction. Il aurait été intéressant ici de conduire une analyse de fenêtre temporelle mobile ("*sliding window analysis*", van de Pol *et al.* 2011) afin de borner la période de temps durant laquelle la température influence le plus la sélection. Cependant, si ce type d'analyse a déjà été utilisé afin de prédire la date de ponte dans notre population (Porlier *et al.* 2012), son utilisation dans le but de prédire la sélection agissant sur la date de ponte reste difficile à mettre en œuvre (car la sélection représente une covariance).

Tant pour la température moyenne que pour les ECEs, la même méthode statistique a été utilisée, c'est-à-dire le *model averaging*. Cette technique, permettant de discriminer de nombreux effets entre eux tout en contrôlant pour leur colinéarité, était particulièrement

indiquée pour nos analyses. Contrairement à l'approche classique du test d'hypothèse, elle ne génère pas de *P-value*, ce qui peut déranger certains utilisateurs puisque aucun seuil de significativité ne peut être choisi sur la base d'un consensus déjà établi. Ici, la "significativité" de la relation entre la variable d'intérêt et ses prédicteurs potentiels est jugée sur la base de leur importance relative. Cette technique pourrait potentiellement présenter un avantage considérable afin de réduire le *biais de publications* (Møller & Jennions 2001; Jennions & Møller 2002; Lortie *et al.* 2007). Ce biais fait référence au problème induit par la distribution des publications biaisée vers les résultats significatifs, notamment dans le cas d'une méta-analyse. Ce problème provient en partie de la recherche quasi-systématique de la part des chercheurs de publier des résultats significatifs (dont l'origine provient aussi des lignes éditoriales des journaux). Il en résulte que les tests statistiques dont les résultats ne sont pas significatifs sont souvent réalisés en amont de la publication sans être publiés, omettant donc une partie des résultats. De plus, même si une correction de Bonferroni peut être utilisée, sa pertinence est encore débattue (Nakagawa 2004), et le risque de faire une erreur de type I augmente proportionnellement au nombre de tests statistiques. En d'autres termes, le nombre de tests statistiques publiés dont les résultats sont significatifs est artificiellement gonflé comparativement aux résultats non-significatifs (Jennions & Møller 2002 ont estimé que 15% à 21% des méta-analyses voient ainsi leurs conclusions biaisées). Le *model averaging*, et plus généralement les méthodes se basant sur la théorie de l'information (Burnham, Anderson & Huyvaert 2011), pourrait permettre de résoudre ce problème pour deux raisons principales: (i) il s'accommode d'un grand nombre de variables testées (alors que celui-ci peut poser problème dans le cas de tests d'hypothèse nulle), et (ii) les variables non-significatives (dont l'importance relative est très faible) sont elles-aussi publiées. Évidemment, le choix des variables explorées est toujours dépendant du choix du chercheur, ne supprimant pas complètement le biais de publication. Cependant, une plus large utilisation des modèles basés sur la théorie de l'information permettrait de publier plus de résultats non-significatifs. Par exemple, alors que la ligne directrice de mon chapitre 2 réside dans l'effet significatif de la température du mois d'avril sur la sélection de la date de ponte, la non-significativité des 11 autres prédicteurs climatiques est elle-aussi indiquée et pourrait être utilisée dans une méta-analyse. Pour résumer, l'information contenue dans les résultats significatifs étant aussi

importante que celle contenue dans les résultats non-significatifs, la théorie de l'information représente un outil efficace dans le but de réduire le biais de publication.

De façon générale, ces deux chapitres ont permis de montrer l'impact sélectif du changement climatique sur notre population de mésanges. D'un point de vue de la conservation, ces résultats suggèrent que notre population pourrait s'adapter au changement climatique ce qui lui permettrait de se maintenir. Au delà de l'image "négative" de la sélection naturelle, celle-ci pourrait donc au contraire être un moyen à disposition des espèces afin d'assurer leur survie.

Les covariances environnementales spatiales

Durant les deux premières études sur le changement climatique, la sélection a été estimée au travers de la covariance entre la valeur adaptative et le trait d'intérêt. Or nous l'avons vu en introduction et dans le chapitre 4, cette covariance entre le trait et la valeur adaptative doit être causale pour avoir une influence sur la trajectoire évolutive de la population (Rauscher 1992; Kruuk, Merila & Sheldon 2003; Morrissey, Kruuk & Wilson 2010). En effet, la sélection peut être vue comme une information qui se transmet entre générations, utilisant la variance génétique comme support. Les gènes sont donc transmis parce qu'ils codent un phénotype qui *cause* une certaine valeur adaptative. La part de variance dans la valeur adaptative qui est influencée par l'environnement n'est pas transmise à la descendance, et n'aura donc aucun impact sur la trajectoire évolutive de la population (mais voir Danchin *et al.* 2011 pour une réflexion sur d'autres types d'hérédité tel que l'hérédité écologique). La conséquence de ce principe est que la covariance entre le phénotype et la valeur adaptative n'est pas nécessairement causale lorsqu'elle est estimée dans les populations naturelles qui expérimentent un environnement variable dans le temps et l'espace. Le chapitre 4 s'intéresse exclusivement à l'influence de la variation spatiale de l'environnement sur notre estimation de la sélection en utilisant la régression de Lande & Arnold (1983). Celle-ci se traduit par une autocorrélation spatiale de la valeur adaptative, qui était significative et positive sur notre site d'étude (voir Fig 4.2). En effet le nombre d'oisillons envolés par nichée était plus similaire entre nichées proches qu'éloignées. La Rouvière est une forêt dont la distribution en ressources

disponibles pour les mésanges est hétérogène, puisque directement causée par la répartition en chênes verts et blancs (voir Fig 1.5). Il est donc probable que l'autocorrélation spatiale détectée dans le nombre d'oisillons était influencée par la répartition des deux types de chênes autour de chaque nichoir. Cette hypothèse est d'autant plus crédible que la proportion des deux espèces de chênes présentait le même patron d'autocorrélation spatiale que celui du nombre d'oisillons envolés (Szulkin *et al.* 2015, voir Fig 5.3).

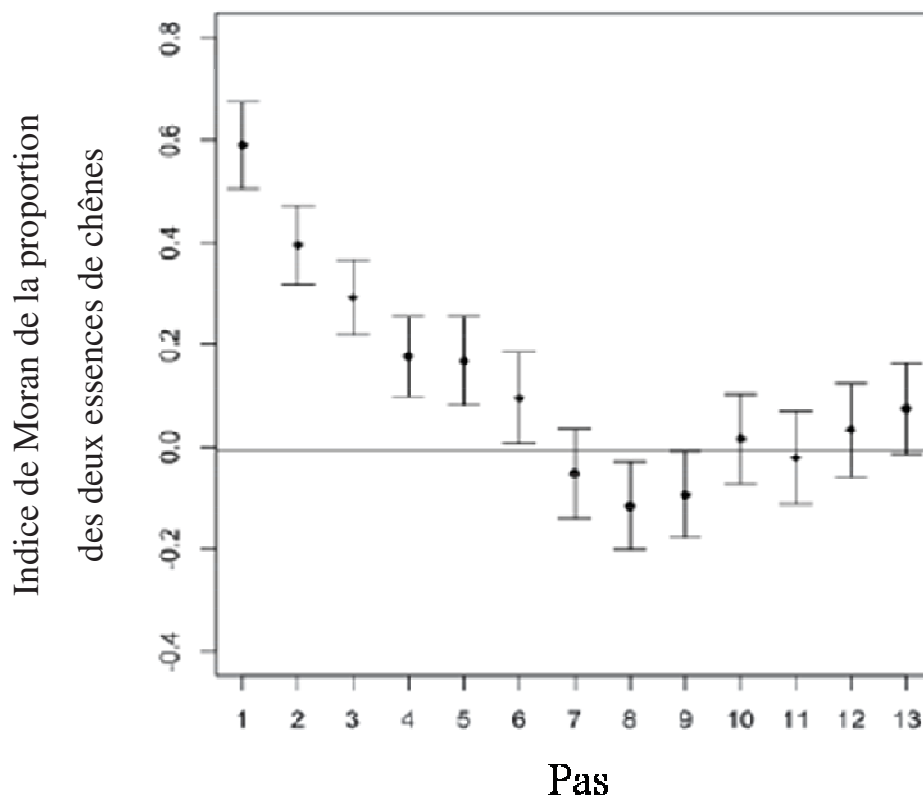


Figure 5.3 Autocorrélation spatiale de la proportion des deux espèces de chênes (indexés de Moran associés avec leurs intervalles de confiance à 95%) mesurée dans les 50m autour de chaque nichoir pour 13 classes de distance (Pas) de 158m. Figure tirée de Szulkin *et al.* 2015.

Il aurait été intéressant de régresser la valeur adaptative sur la proportion des deux espèces de chênes et d'en extraire les résidus. Si l'hypothèse énoncée plus haut est vraie, les résidus de cette régression ne devraient pas être autocorrélés dans l'espace.

L'autocorrélation spatiale présente dans la variable réponse de n'importe quel test statistique peut induire un biais si elle n'est pas prise en compte car elle est représentée une pseudoréplication (Hurlbert 1984). Étrangement, alors que la pseudoréplication est un phénomène bien connue des biologistes évolutifs utilisant des données phénotypiques répétées par individu, l'autocorrélation spatiale n'a été quasiment jamais abordée dans ce champ disciplinaire (mais voir Stopher *et al.* 2012). Lorsque l'on estime la sélection naturelle, cette pseudoréplication va systématiquement biaiser les gradients de sélection si et seulement si les traits étudiés sont aussi autocorrélés dans l'espace (Beale *et al.* 2010). Dans notre étude, les traits d'histoire de vie étudiés (le temps d'incubation et la date et taille de ponte) étaient tous spatialement autocorrélés (Fig 4.S2), gonflant leur gradients de sélection respectifs lorsque la valeur adaptative n'est pas décorrélée (Table 4.1). Il est intéressant de noter ici que ce biais était détectable alors que La Rouvière ne représente pas un site d'étude étendu à l'échelle d'un oiseau (175ha). Pourtant, la micro-variation de l'habitat à cette échelle était suffisante pour induire des différences tant au niveau de la valeur adaptative que des traits des individus. Tout comme pour la valeur adaptative, il est raisonnable de penser que les traits étaient spatialement autocorrélés à cause de l'hétérogénéité de la végétation. Cependant, s'il est facile de comprendre la relation entre la proportion en chêne autour du nichoir et la taille de ponte (au travers de la quantité de chenilles disponible et apportée au nid), l'autocorrélation spatiale détectée dans la date de ponte est moins directe. Celle-ci pourrait aussi être expliquée par la proportion des chênes autour du nichoir car les deux essences d'arbres n'ont pas le même profil phénologique (voir Fig 1.6). En effet, compte tenu du fait que les chênes blancs voient leur phénologie printanière plus prononcée que les verts, et que la quantité de chenilles disponible est plus importante autour des nichoirs entourés de chênes blancs que verts, il est probable que la date de ponte de ces nichoirs soit plus avancée par rapport au reste de la forêt. Cette hypothèse a été testée et confirmée par Szulkin *et al.* (2016) à La Rouvière sur les données de 2013 à l'aide de l'indice de différenciation de la végétation (c.-à-d. *NDVI*). Les résultats de cet

article ont en effet montré qu'un plus grand nombre de chênes verts au bord du nichoir augmentait significativement la date de ponte du couple présent. De plus, l'autocorrélation spatiale présente dans la date de ponte pourrait être induite par des effets de bords. Par exemple, Wilkin *et al.* (2007) ont montré que les mésanges charbonnières (*Parus major*) pondent plus tôt dans le centre que sur les bords de la forêt de Wytham (UK, Oxford). Il sera intéressant dans une prochaine étude de décortiquer l'effet de la micro-variation de l'habitat à La Rouvière sur les traits d'histoire de vie, mais aussi sur les traits morphologiques dans le cas d'une potentielle sélection d'habitat par les individus (Svårdson 1949). De plus, au delà de l'influence de la micro-variation de l'habitat sur les traits, il serait tout aussi pertinent d'explorer la variation spatiale à fine échelle de la sélection elle-même à La Rouvière. En effet, la distribution hétérogène de la végétation pourrait induire des forces de sélection variables au sein de la forêt elle-même, altérant notre estimation de la sélection à l'échelle de la population. Certains phénotypes pourraient alors être favorisés seulement dans certaines parties du site d'étude, pouvant potentiellement expliquer une part de la variation phénotypique observée à l'échelle de la population.

Le biais induit par l'autocorrélation spatiale peut être évité si les variables environnementales incriminées sont prise en compte (comme la proportion de chênes). Cependant, (i) ces variables environnementales ne sont pas toujours connues et / ou mesurées, et (ii) il est impossible d'être parfaitement sûr qu'il n'en existe pas d'autres. Le but de cet article était justement de proposer une méthode statistique afin de contrôler pour *toute* la variation spatiale environnementale affectant la valeur adaptative. En effet, les différents modèles géostatistiques présentés dans le chapitre 4 ont tous pour objectif de contrôler pour l'autocorrélation spatiale présente dans la valeur adaptative. En d'autres termes, associés à un modèle de sélection, ces modèles permettent donc d'estimer la sélection agissant sur les traits au travers de la valeur adaptative "aplatie" dans l'espace. Notons ici une subtilité qui a son importance: les traits étudiées ne doivent pas comprendre une composante spatiale *causale*. En effet, il serait absurde de vouloir supprimer le signal spatial de la valeur adaptative dans le cas où le trait étudié cause lui même un certain patron spatial. Par exemple, "aplatir" spatialement la valeur adaptative dans le but d'estimer la sélection sur un trait relié à la dispersion

provoquerait nécessairement une perte totale du signal de sélection. Dit autrement, la localisation spatiale ne doit pas être elle-même une composante phénotypique.

Les modèles géostatistiques présentés ont été testés à la fois sur les données phénotypiques de La Rouvière et sur des données simulées. Dans les deux cas, la PCNM montrait les meilleures performances dans le but de contrôler pour l'autocorrélation spatiale (Fig 4.3, Table 4.2). Cette méthode, utilisée dans de nombreux domaines tels que la criminologie (Thayn & Simanis 2013) ou la géographie (Griffith & Chun 2014), a été popularisée en 1992 dans le domaine de l'écologie (Borcard, Legendre & Drapeau 1992). Son principal avantage, comparativement aux autres modèles spatiaux, réside dans sa capacité à modéliser n'importe quel signal spatial à n'importe quelle échelle. En somme, cette technique revient à faire une décomposition spectrale en harmoniques pures, aussi appelée analyse de Fourier. Notons qu'une autre classe de modèles, les modèles additifs généralisés (c.-à-d. *GAM* pour *Generalized Additive Model*), permet aussi de modéliser n'importe quel signal à l'aide de *splines*. Cependant, le nombre de paramètres à estimer augmente alors proportionnellement à la complexité du signal (Griffith & Peres-Neto 2006). Si le signal ne peut être exprimé à l'aide de fonction simple (linéaire, quadratique, exponentielle etc ...), la PCNM représente mathématiquement le moyen le plus parcimonieux (en nombre de paramètres) de modéliser un signal complexe. Au delà du seul signal spatial, cette technique peut être aussi utilisée pour décomposer n'importe quel signal, comme un signal phylogénétique par exemple (Diniz-Filho, De Sant'Ana & Bini 1998; Küster *et al.* 2008). A ce titre, il serait intéressant d'utiliser la PCNM afin de décomposer les covariances environnementales temporellement variables. Notons cependant que celles-ci étaient implicitement prises en compte puisque les valeurs adaptatives relatives annuelles des individus étaient utilisées dans chacune des analyses de sélection de cette thèse. Une propriété intéressante de cette méthode réside dans sa capacité à discriminer les échelles spatiales auxquelles les variables telles que la valeur adaptative ou les traits sont autocorrélées. En effet, chacun des vecteurs propres intégrés dans les modèles de sélection traduit une échelle spatiale spécifique. Il serait donc possible d'utiliser cette technique afin de discriminer les échelles spatiales auxquelles la sélection elle-même varie au sein de la forêt. Au même titre que le modèle développé par Chevin, Visser & Tufto (2015) permettant de caractériser le signal de

variation de la sélection dans le temps, la PCNM pourrait permettre ainsi de décortiquer les différentes échelles spatiales de variation de la sélection.

Notons cependant que la prise en compte de l'autocorrélation spatiale sur des données individuelles devient complexe dans le cas où ces données sont relevées plusieurs fois sur le même individu ou au cours du temps. En effet, les positions spatiales des individus étant, dans la majorité des cas, confondues avec leur identité, la pseudoréplication due à l'effet individuel altère la capacité des modèles géostatistiques à contrôler pour l'autocorrélation spatiale. Cependant, il est théoriquement possible de contrôler pour l'autocorrélation spatiale sur des données répétées par individu seulement dans le cas où les mêmes individus sont échantillonnés chaque année (Griffith & Chun 2014). Malheureusement, nous ne pouvions utiliser cette technique car le nombre de nichoirs occupés variait entre les années; nous empêchant de contrôler pour l'autocorrélation spatiale durant les deux premiers chapitres. De plus, la distribution spatiale des nichoirs disponibles a considérablement changé avant 2008, provoquant une variation temporelle de l'autocorrélation spatiale elle-même. A ce titre, il serait intéressant d'estimer l'autocorrélation spatiale sur une composante de valeur adaptative non-répétée par individu (tel que le succès reproducteur total d'un individu, c-à-d le *lifetime reproductive succes*) afin d'en quantifier le biais induit sur notre estimation de la sélection sur le jeu de données total (depuis 1991).

A défaut de développer une nouvelle méthode statistique, cet article avait pour but d'attirer l'attention des biologistes évolutifs utilisant des données phénotypiques sur le problème induit par l'autocorrélation spatiale lorsque celle-ci n'est pas prise en compte. Les modèles géostatistiques présentés ont en outre permis de faire avancer le débat portant sur la comparaison de leurs performances qui est toujours actif parmi les biologistes des communautés (Dormann *et al.* 2007; Kissling & Carl 2008; Beale *et al.* 2010).

Digression sur la couleur du bruit de la sélection

Nous venons de le voir dans les sections précédentes, la sélection entretient une relation complexe avec l'environnement. Celui-ci court-circuite l'impact de la sélection sur la trajectoire évolutive des espèces, mais en est aussi la cause. Caractériser la variation de la sélection dans le temps et l'espace demande donc nécessairement de caractériser la variation environnementale.

Traditionnellement, la variation environnementale est décrite comme un processus relevant du hasard, tel un lancé de dé (Steele 1985; Halley 1996; Ruokolainen *et al.* 2009). Dans un lancé de dé, tous les événements ont la même probabilité de se produire. Dit autrement, la fréquence d'apparition d'un événement ne dépend pas de son amplitude, décrivant un « bruit blanc ». Cependant, il semblerait que la variation environnementale dans la nature ne soit pas caractérisée par un bruit blanc (Halley 1996). En effet, la variation environnementale serait plus de l'ordre du bruit « rouge », c'est-à-dire dominée par des événements de faible ampleur (un signal dont la variabilité augmente avec le temps). Intuitivement, nous remarquons par exemple que la fréquence d'apparition des séismes dépend largement de leur magnitude. Ce type de variation a été décrit dans de nombreuses variables environnementales (Fig. 5.4), comme par exemple la température en Angleterre (Steele 1985) ou les températures et les précipitations en Amérique du Nord et en Europe (Vasseur & Yodzis 2004).

Sur les populations, les conséquences d'une telle variabilité environnementale s'accompagnent de plusieurs effets parmi lesquelles une fluctuation caractéristique de la densité (Lundberg *et al.* 2000). En effet, plusieurs auteurs ont montré que la variation de la densité semble suivre aussi un bruit rouge dans les populations naturelles (Lawton 1988).

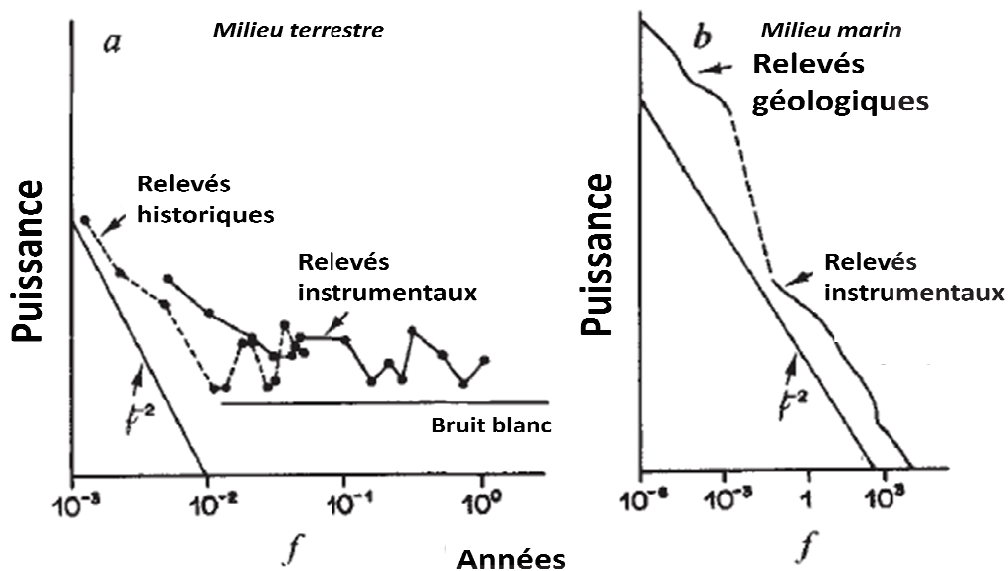


Figure 5.4 Spectre de puissance pour (a) la température en Angleterre et (b) le niveau de la mer. Ces graphiques relient la puissance d'un événement à sa fréquence d'apparition dans le temps. Ces données ont été confirmées par d'autres auteurs (Vasseur et Yodzis, 2004), mettant en évidence la même tendance : Contrairement au milieu terrestre, le milieu marin est en très grande partie dominé par des évènements de faible amplitude (on le dit « tampon »). Figure tirée de Steele, 1985.

Par exemple, Pimm & Redfearn (1988) ont montré que la variabilité de la densité de plusieurs espèces d'insectes, mammifères et oiseaux (sur une période de 26 à 50 ans) augmentait avec le temps. Ce patron de variabilité était invariable en fonction des taxa, des populations, de la latitude, de la taille de l'espèce étudiée ou encore de son niveau trophique (Inchausti & Halley 2002).

Cette caractéristique environnementale a de profondes conséquences sur les populations, comme par exemple l'augmentation de leur risque d'extinction (Heino *et al.* 2000). De plus, ce risque augmente face au changement climatique (García-Carreras & Reuman 2011; Mustin *et*

al. 2013), car celui-ci tend à rendre le signal environnemental plus "bleu" (augmentant la fréquence des événements de forte amplitude).

Si l'on suppose que la variation temporelle de la sélection suit la variation environnementale, alors elle devrait elle-aussi décrire un bruit rouge. Cela se traduirait par une autocorrélation temporelle positive des gradients de sélection, ce qui a été récemment montré dans la date de ponte chez la mésange charbonnière, *Parus major* (Chevin, Visser & Tufto 2015). Biologiquement, cela se traduit par une légère fluctuation de la moyenne phénotypique autour de l'optimum chaque année. Parfois, une perturbation survient, et la moyenne phénotypique se décale fortement par rapport à l'optimum. Il serait intéressant ici de comparer les patrons de fluctuation entre les traits et les espèces, de la même façon qu'il a été fait par Inchausti & Halley (2002) sur les densités. Le récent modèle développé par Chevin, Visser & Tufto (2015) représenterait ici un outil efficace afin de caractériser le patron de variation de la sélection dans de nombreux traits chez plusieurs espèces. Notons de plus que le bruit rouge se traduit par une structure fractale, c'est-à-dire une invariance par échelle (Sugihara & M. May 1990; Solé *et al.* 1999). Cette propriété est sensée causer des stases évolutives, accompagnées par un déplacement soudain de l'optimum adaptatif. Certains auteurs (Newman, Cohen & Kipnis 1985) y voient ici une confirmation micro-évolutive de la théorie des équilibres ponctués (Gould & Eldredge 1977) qui décrit l'évolution à l'échelle macro-évolutive. A ce sujet, il est intéressant de remarquer que la fréquence du changement de direction de plus de 5000 gradients de sélection compilés par Siepielsky *et al.* (2009) sur 89 études était inversement proportionnelle à la magnitude de la sélection (caractéristique d'un bruit rouge). Enfin, notons que le bruit rouge est sensé décrire aussi la variation environnementale spatiale, se traduisant par une diminution exponentielle de l'autocorrélation spatiale en fonction de la distance. Étrangement, les études géostatistiques décrivent dans la majorité des cas ce type de patron autocorrélatif dans l'espace (Legendre 1993), correspondant aux corrélogrammes décrivant la variation spatiale de la valeur adaptative et des traits dans le chapitre 5 (Fig. 5.2, 5.S2).

Allons plus loin et tentons une généralisation de la sélection aux lois physiques. Le bruit rouge décrivant la variation de la sélection dans le temps et l'espace suit une fonction $1/f$ (avec f la

fréquence des événements), une loi bien connue des physiciens. En effet, cette loi décrit l'apparition dans le temps d'une brisure de symétrie dans une structure dissipative. Une structure dissipative est une structure qui dissipe de l'énergie (sous forme de chaleur, c'est-à-dire de l'entropie, cf. le deuxième principe de la thermodynamique), et qui en produit constamment (produisant donc de l'information). Lorsqu'une perturbation survient dans le système, on parle d'une brisure de symétrie. Celle-ci peut potentiellement détruire le système, dépendamment de la puissance de l'évènement (dont la fréquence suit une fonction $1/f$). C'est ici qu'intervient le 3ème principe de la thermodynamique, découvert par Ilya Prigogine (prix Nobel de Chimie en 1978). Prigogine découvrit que les structures dissipatives s'auto-organisent de façon à maximiser les flux d'énergie qui les traversent (Nicolis & Prigogine 1977). Les êtres vivants étant physiquement des structures dissipatives, ils devraient être soumis à cette même loi. En effet, Lotka émit l'hypothèse que les êtres vivants tendent à maximiser le flux d'énergie qui les traverse sous l'action de la sélection naturelle (Lotka 1922). En somme, Lotka énonça le 3ème principe de la thermodynamique appliqué aux êtres vivants 55 ans avant Prigogine. En d'autres termes, la sélection naturelle représenterait le processus par lequel les espèces tendent constamment à maximiser le flux d'énergie qui les traversent, luttant donc contre l'entropie (Roddier 2012). La variation de la sélection naturelle ne serait alors que la conséquence de la variation de l'entropie sur la Terre (Hamilton 1970: "(...) *given a uniform world with constant weather, would the negentropy of solar radiation suffice to produce the necessary variation for natural selection to act upon?*"). En somme, la sélection naturelle ne serait qu'une modalité d'un phénomène physique universel, ne se cantonnant pas aux structures biologiques. De plus, cette hypothèse, théorisée par plusieurs écologistes (Solé *et al.* 1999; Brown *et al.* 2002; Sella & Hirsh 2005; Solé & Bascompte 2006), permettrait de rattacher le formalisme mathématique de la sélection naturelle (Fisher 1930) à celui de la théorie de l'information de Shannon (Shannon 1948) puisque l'entropie correspond physiquement à une perte d'information dans un système. Dans un article posthume, Price en appelle à une théorie mathématique étendue de la sélection (au delà de sa définition biologique) qui engloberait le concept d'information de Shannon (Price 1995). Une telle théorie mathématique demanderait de relier le formalisme mathématique de la théorie néo-darwinienne à celui de la

thermodynamique; nécessitant donc de nombreuses collaborations dans le futur entre biologistes et physiciens.

Conclusion

Cette thèse avait pour but d'étendre notre compréhension de la sélection naturelle, et de sa relation avec le changement climatique. Au travers des chapitres 2 et 3, l'impact sélectif du changement climatique a été mis en évidence, tant au niveau du réchauffement que des événements climatiques extrêmes. Ces résultats suggèrent que le changement climatique d'origine anthropique pourrait altérer les trajectoires évolutives des espèces à l'échelle globale. Il sera intéressant dans le futur de quantifier la part climatique agissant sur la micro-évolution des espèces. A ce titre, le suivi à long terme de la mésange bleue dans le bassin méditerranéen représente une formidable opportunité d'explorer la relation entre les changements globaux et la réponse micro-évolutive. De plus, le quatrième chapitre a permis de montrer comment la variation environnementale court-circuite notre estimation de la sélection naturelle. Plus théorique que celles des deux chapitres précédents, cette question à première vue méthodologique, fait émerger des problèmes conceptuels dans notre définition de la sélection naturelle sur le terrain. En conclusion, cette thèse montre que, malgré son ancienneté, la sélection naturelle se révèle être un concept toujours difficile à appréhender, dont les conséquences sur la biodiversité restent à explorer.

ANNEXES

Annexes chapitre 2

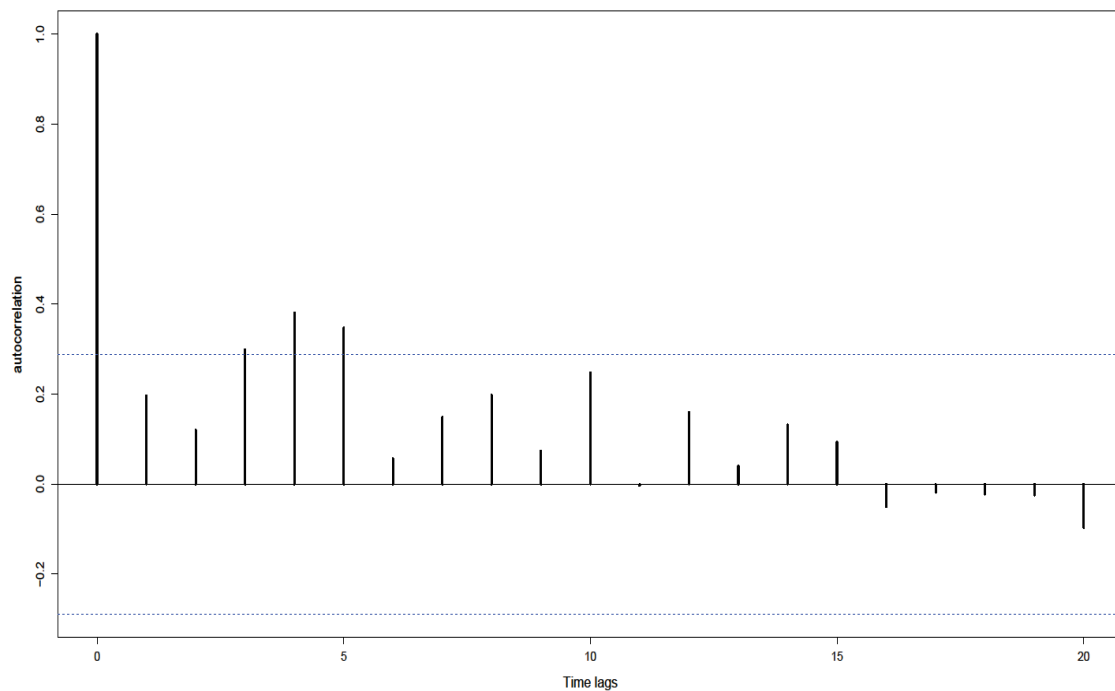
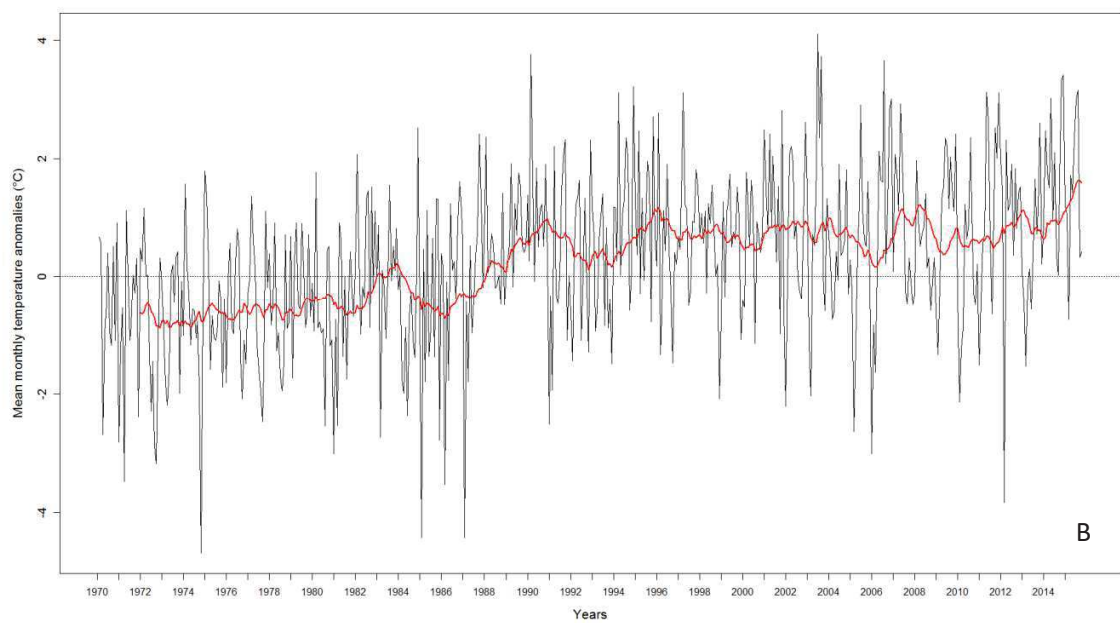
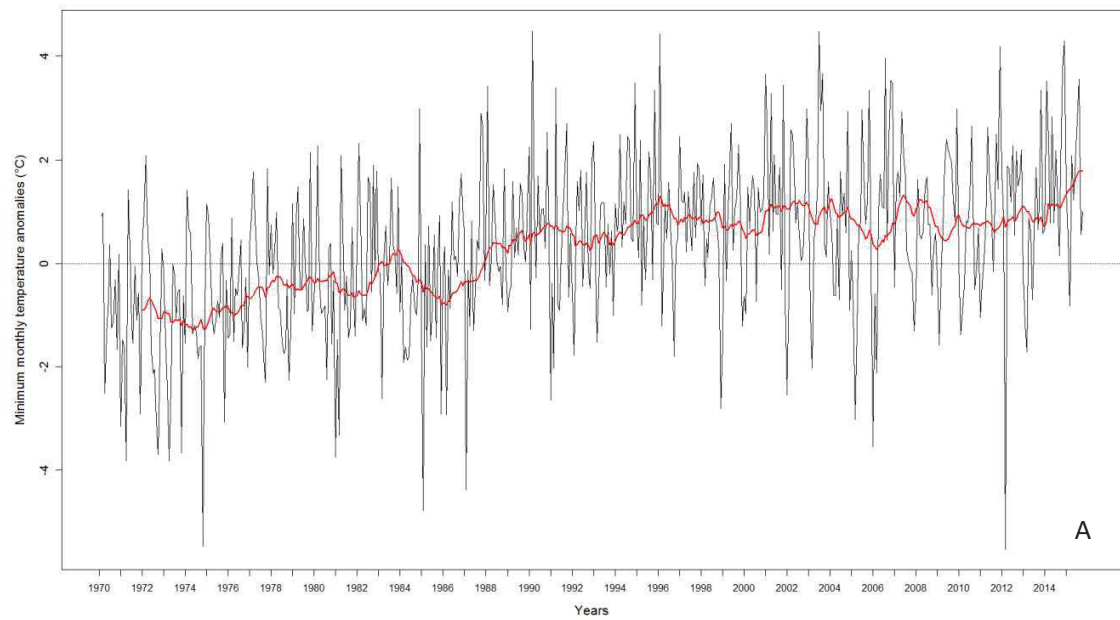


Figure 2.S1 ARIMA procedure. The graph show temporal autocorrelation in April maximum temperature. Dotted blue lines represent significance thresholds. Temperatures were autocorrelated at time lags of 3, 4 and 5 years.

ARIMA procedure:

First, we tested for temporal autocorrelation in temperatures using the *acf* function in R. Because significant temporal autocorrelation was detected in the temperature series (based on the visualization of the correlogram), an autoregressive model structure was needed. Commonly used in temporal series analysis, autoregressive models are a special case of statistical models, allowing to take into account temporal autocorrelation at several lags, and integrating a moving average (Brockwell & Davis 2006). Because several ARIMA are possible for a time series, we used the *auto.arima* function from the package *forecast* (Hyndman & Khandakar 2007) in R, in order to select the best ARIMA describing temperatures changes. The best ARIMA included a degree of differencing of 1 (which allows to take into account the positive trend) and a negative autoregressive order of 4, meaning that temperatures identified as a driver of selection were negatively autocorrelated for up to four years.



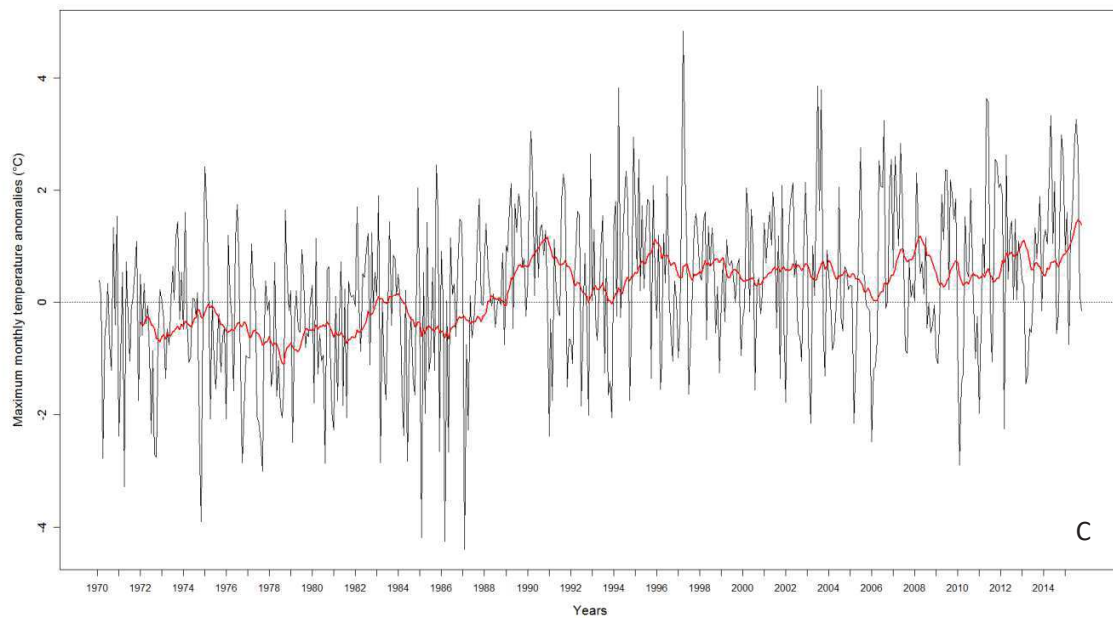


Figure 2.S2 Daily (A) mean, (B) minimum and (C) maximum monthly temperature anomalies over the 1970-2015 period compared to the 1970-2000 period. The red line displays a smooth trend based on a 2-year moving window.

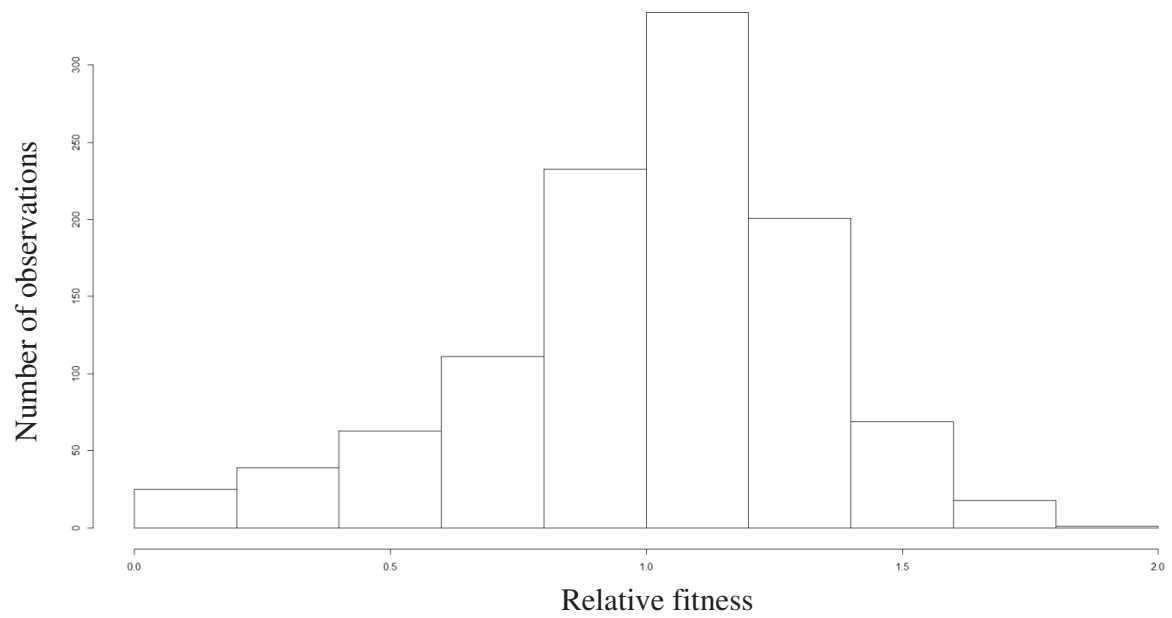


Figure 2.S3 Distribution of relative fitness in La Rouviere.

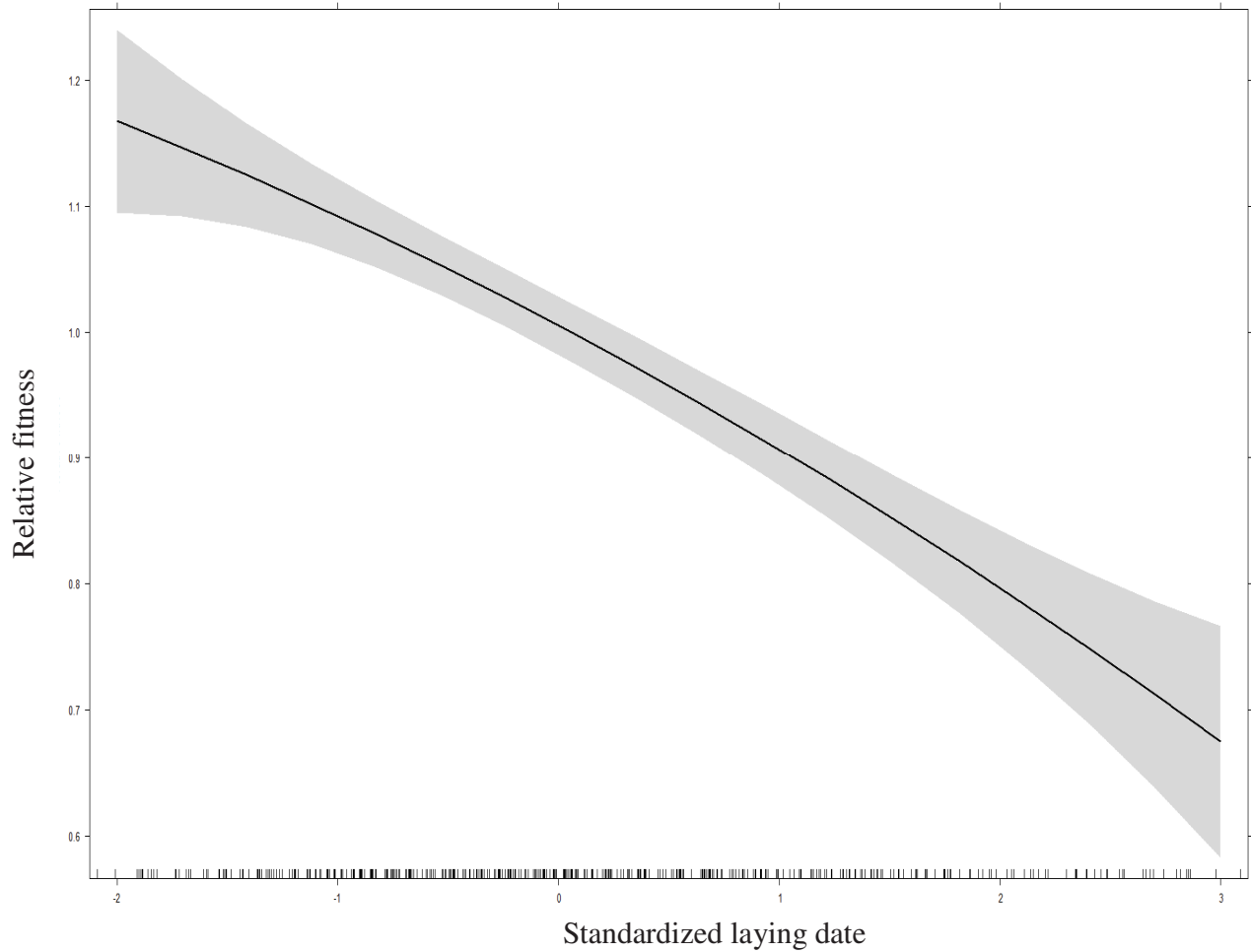


Figure 2.S4 Fitness function of laying date, estimating as a regression of relative number of fledglings on standardized laying date within each year, and its quadratic form. The grey area represents the 95% confidences intervals.

Table 2.S1 Selection gradients estimated from the AIC-based best model (see main text) for 4 different anomalies in April maximum temperatures (max. April T°C). CI inf. and CI sup. represents 5% inferior and 95% superior confidence intervals respectively.

Max. April T°C	95% CI inf.	β	95% CI sup.
+0°C	-0.045	-0.059	-0.073
+1°C	-0.077	-0.086	-0.096
+2°C	-0.102	-0.113	-0.125
+3°C	-0.122	-0.141	-0.159

Annexes chapitre 3

Table 3.S1 Partial correlations among each pair of climatic predictors used in the model averaging statistical analysis. In bold, correlations > 0.50. See Material and Methods section for details of abbreviations.

	HAT MEAN T°C	HAT MEAN RAIN	HAT HOT T°C	HAT COLD T°C	HAT Ext RAIN	NES MEAN T°C	NES MEAN RAIN	NES HOT T°C	NES COLD T°C	NES Ext RAIN	FLE MEAN T°C	FLE MEAN RAIN	FLE HOT T°C	FLE COLD T°C	FLE Ext RAIN
HAT MEAN T°C	X														
HAT MEAN RAIN	0.03	X													
HAT HOT T°C	0.47	0.04	X												
HAT COLD T°C	-0.46	0.15	0.20	X											
HAT Ext RAIN	-0.06	0.73	-0.09	-0.02	X										
NES MEAN T°C	0.14	0.15	-0.17	-0.06	-0.13	X									
NES MEAN RAIN	0.12	-0.01	-0.01	-0.11	0.06	-0.16	X								
NES HOT T°C	-0.02	-0.18	0.09	-0.01	0.01	0.38	0.05	X							
NES COLD T°C	0.12	0.01	0.03	0.04	-0.04	-0.42	-0.01	0.09	X						
NES Ext RAIN	-0.12	-0.04	0.12	0.03	0.02	0.09	0.80	-0.08	0.09	X					
FLE MEAN T°C	0.01	0.02	0.00	0.12	0.17	0.24	0.16	-0.06	-0.01	-0.08	X				
FLE MEAN RAIN	0.06	0.16	-0.06	0.31	-0.17	0.18	0.24	0.12	0.14	-0.14	-0.26	X			
FLE HOT T°C	-0.07	-0.03	0.08	-0.07	-0.21	0.03	-0.13	-0.11	-0.05	0.06	0.50	0.21	X		
FLE COLD T°C	-0.06	-0.03	0.01	0.10	0.08	0.13	0.04	0.01	-0.08	-0.04	-0.43	0.12	0.08	X	
FLE Ext RAIN	-0.02	-0.13	0.03	-0.28	0.24	-0.11	-0.23	0.02	-0.17	0.15	0.11	0.79	-0.16	-0.16	X

Table 3.S2 Results of LRTs conducted between each model pair

Models pairs compared	χ^2	Degree of freedom	<i>P</i>
M1 vs. M2	0.581	1	0.446
M1 vs. M3	11.92	1	< 0.001
M2 vs. M4	11.79	1	< 0.001

Model compared were:

M1: $w \sim \text{CS} + \text{LD}$, random = ID

M2: $w \sim \text{CS} + \text{LD} + \text{LD} * \text{MEAN}$, random = ID

M3: $w \sim \text{CS} + \text{LD} + \text{LD} * \text{ECE}$, random = ID

M4: $w \sim \text{CS} + \text{LD} + \text{LD} * \text{ECE} + \text{LD} * \text{MEAN}$, random = ID

where w is the relative fitness, LD and CS are the laying date and clutch size, and MEAN and ECE are respectively the mean- and the ECE-climatic variables. ECE refer to the proportion of broods experiencing at least one extreme hot day during the nestling stage (8-15 days, NES HOT T°C). MEAN refer to the mean temperature experienced by broods during the nestling stage, averaged across all broods. ID corresponds to the identity of individuals and was included as a random effect in models.

Table 3.S3 Summary of model averaging approach exploring the effect of ECE and MEAN climatic variables occurring over the entire breeding season on the number of fledglings produced at the population level. See Material and Methods section for details of abbreviations.

ECE and MEAN variables	Averaged slope	Relative importance
Intercept	7.560 ± 0.469	-
MEAN T°C	0.038 ± 0.166	23%
MEAN RAIN	0.023 ± 0.124	19%
HOT T°C	0.015 ± 0.057	13%
COLD T°C	0.007 ± 0.053	11%
Ext RAIN	0.010 ± 0.079	14%

Annexes chapitre 4

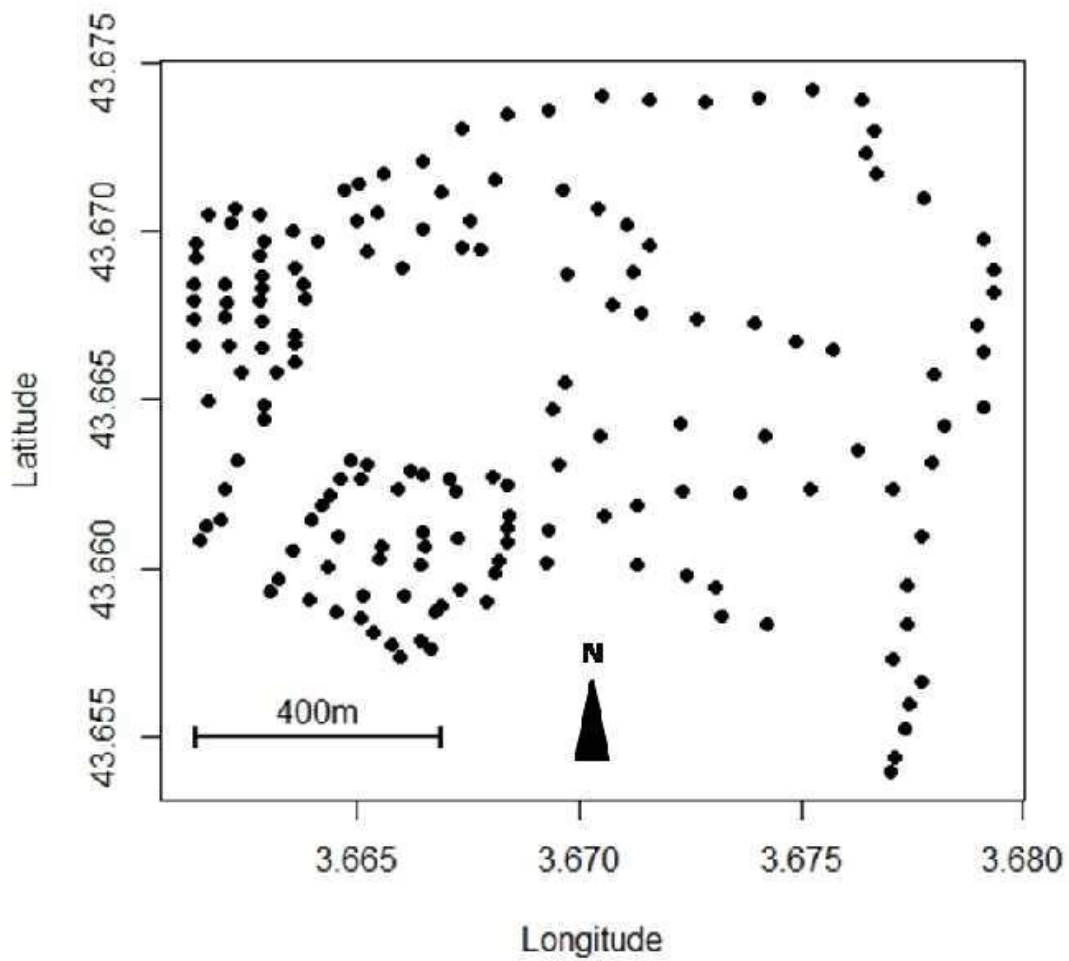


Figure 4.S1 Distribution and coordinates (in decimal degrees) of nest boxes within the population of La Rouvière, southern France. Each dot represents a nest box.

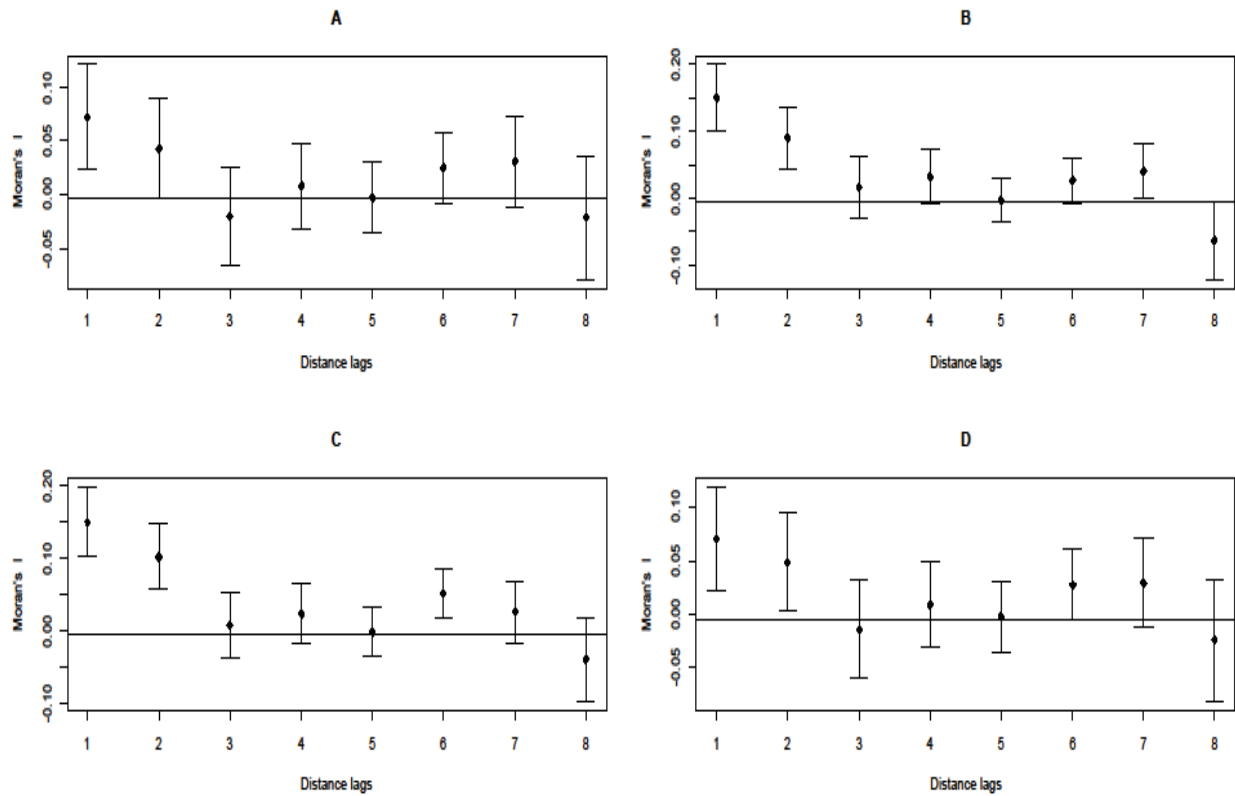


Figure 4.S2 Moran's correlogram for residuals from univariate regressions of fitness on (a) clutch size, (b) laying date, (c) incubation duration and (d) the three traits together. Moran's index was calculated at 8 distance classes, from 208 m to 1664 m, with a lag distance of 208 m. There is significant and positive spatial autocorrelation at 208 m and 416 m in the residuals from the four selection models.

BIBLIOGRAPHIE

- Anderson, J.T., Inouye, D.W., McKinney, A.M., Colautti, R.I. & Mitchell-Olds, T. (2012) Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **279**.
- Arnold, S.J. (2003) Performance Surfaces and Adaptive Landscapes. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 367-375.
- Arnold, S.J., Pfrender, M.E. & Jones, A.G. (2001) The adaptive landscape as a conceptual bridge between microand macroevolution. *Genetica*, **112**, 9-32.
- Ashley, M.V., Willson, M.F., Pergams, O.R.W., O'Dowd, D.J., Gende, S.M. & Brown, J.S. (2003) Evolutionarily enlightened management. *Biological Conservation*, **11**, 115-123.
- Auld, J.R., Agrawal, A.A. & Relyea, R.A. (2009) Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **277**, 503-511.
- Bailey, L.D. & van de Pol, M. (2016) Tackling extremes: challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 85-96.
- Banbura, J., Blondel, J., de Wilde-Lambrechts, H., Galan, M.-J. & Maistre, M. (1994) Nestling Diet Variation in an Insular Mediterranean Population of Blue Tits *Parus caeruleus*: Effects of Years, Territories and Individuals. *Oecologia*, **100**, 413-420.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. & Ferrer, E.A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51-57.
- Beale, C.M., Lennon, J.J., Yearsley, J.M., Brewer, M.J. & Elston, D.A. (2010) Regression analysis of spatial data. *Ecology Letters*, **13**, 246-264.
- Bell, G. (2010) Fluctuating selection: the perpetual renewal of adaptation in variable environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365**, 87-97.
- Blondel, J. (1985) Breeding Strategies of the Blue Tit and Coal Tit (*Parus*) in Mainland and Island Mediterranean Habitats: A Comparison. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 531-556.
- Blondel, J., Donald, W., Thomas., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P. & Lambrechts, M.M. (2006) A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, **56**, 661-673.
- Blows, M.W. (2007) A tale of two matrices: multivariate approaches in evolutionary biology. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1-8.
- Blows, M.W. & Brooks, R. (2003) Measuring Nonlinear Selection. *The American Naturalist*, **162**, 815-820.
- Boag, P.T. & Grant, P.R. (1981) Intense Natural Selection in a Population of Darwin's Finches (*Geospizinae*) in the Galápagos. *Science*, **214**, 82-85.

- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Both, C. & Visser, M.E. (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, **411**, 296-298.
- Brockwell, P.J. & Davis, R.A. (2006) *Introduction to time series and forecasting*. Springer Science & Business Media.
- Brodie III, E.D., Moore, A.J. & Janzen, F.J. (1995) Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 313-318.
- Brown, J.H., Gupta, V.K., Li, B.-L., Milne, B.T., Restrepo, C. & West, G.B. (2002) The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **357**, 619-626.
- Burnham, K., Anderson, D. & Huyvaert, K. (2011) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 23-35.
- Cameron, N.D. (1997) *Selection Indices and Prediction of Genetic Merit in Animal Breeding*. CAB International.
- Campbell, D.R. & Powers, J.M. (2015) Natural selection on floral morphology can be influenced by climate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**, 1-7.
- Caro, S.P., Charmantier, A., Lambrechts, M.M., Blondel, J., Balthazart, J. & Williams, T.D. (2009) Local adaptation of timing of reproduction: females are in the driver's seat. *Functional Ecology*, **23**, 172-179.
- Chaouche, K., Neppel, L., Dieulin, C., Pujol, N., Ladouche, B., Martin, E., Salas, D. & Caballero, Y. (2010) Analyses of precipitation, temperature and evapotranspiration in a French Mediterranean region in the context of climate change. *Comptes Rendus Geoscience*, **342**, 234-243.
- Charmantier, A., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevieille, A. & Szulkin, M. (2016) Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evolutionary Applications*, **9**, 135-152.
- Charmantier, A. & Gienapp, P. (2014) Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications*, **7**, 15-28.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, **333**, 1024-1026.
- Chevin, L.-M., Visser, M.E. & Tufto, J. (2015) Estimating the variation, autocorrelation, and environmental sensitivity of phenotypic selection. *Evolution*, **69**, 2319-2332.
- Clark, J.S., Salk, C., Melillo, J. & Mohan, J. (2014) Tree phenology responses to winter chilling, spring warming, at north and south range limits. *Functional Ecology*, **28**, 1344-1355.
- Coumou, D. & Rahmstorf, S. (2012) A decade of weather extremes. *Nature Climate Change*, **2**, 491-496.
- Crick, H.Q.P. (2004) The impact of climate change on birds. *Ibis*, **146**, 48-56.

- Danchin, É., Charmantier, A., Champagne, F.A., Mesoudi, A., Pujol, B. & Blanchet, S. (2011) Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews Genetics*, **12**, 475-486.
- Davis, M.B., Shaw, R.G. & Etterson, J.R. (2005) Evolutionary responses to a changing climate. *Ecology*, **86**, 1704-1714.
- Dawkins, R. (1997) *Climbing mount improbable*. WW Norton & Company.
- Dewar, R.C. & Watt, A.D. (1992) Predicted changes in the synchrony of larval emergence and budburst under climatic warming. *Oecologia*, **89**, 557-559.
- Diniz-Filho, J.A.F., De Sant'Ana, C.E.R. & Bini, L.M. (1998) An Eigenvector Method for Estimating Phylogenetic Inertia. *Evolution*, **52**, 1247-1262.
- Dobzhansky, T. (1937) Genetic Nature of Species Differences. *The American Naturalist*, **71**, 404-420.
- Dormann, C.F., M. McPherson, J., B. Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., G. Davies, R., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., R. Peres-Neto, P., Reineking, B., Schröder, B., M. Schurr, F. & Wilson, R. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609-628.
- Eldredge, N. & Cracraft, J. (1980) *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. Columbia University Press.
- Endler, J.A. (1986) *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Falconer, D.S. & Mackay, T. (1996) Introduction to quantitative genetics. *Harlow UK Longman Sci and Tech*.
- Fisher, R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fu, Y.H., Campioli, M., Deckmyn, G. & Janssens, I.A. (2012) The Impact of Winter and Spring Temperatures on Temperate Tree Budburst Dates: Results from an Experimental Climate Manipulation. *PLoS ONE*, **7**, e47324.
- García-Carreras, B. & Reuman, D.C. (2011) An empirical link between the spectral colour of climate and the spectral colour of field populations in the context of climate change. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 1042-1048.
- Geyer, C.J., Wagenius, S. & Shaw, R.G. (2007) Aster models for life history analysis. *Biometrika*, **94**, 415-426.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394-407.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A. & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, **17**, 167-178.
- Gilchrist, G.W., Huey, R.B., Balanya, J., Pascual, M. & Serra, L. (2004) A time series of evolution in action: a latitudinal cline in wing size in south american *Drosophila subobscura*. *Evolution*, **58**, 768-780.
- Giorgi, F. (2006) Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters*, **33**.
- Gould, S.J. & Eldredge, N. (1977) Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, **3**, 115-151.

- Grant, P.R. & Grant, R.B. (1995) Predicting Microevolutionary Responses to Directional Selection on Heritable Variation. *Evolution*, **49**, 241-251.
- Griffith, D.A. & Chun, Y. (2014) An eigenvector spatial filtering contribution to short range regional population forecasting. *Economics and Business Letters*, **3**, 208-217.
- Griffith, D.A. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, **87**, 2603-2613.
- Guemas, V., Doblas-Reyes, F.J., Andreu-Burillo, I. & Asif, M. (2013) Retrospective prediction of the global warming slowdown in the past decade. *Nature Climate Change*, **3**, 649-653.
- Halley, J.M. (1996) Ecology, evolution and 1/f-noise. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 33-37.
- Hamilton, W.D. (1970) Ordering the phenomena of ecology. *Science*, **167**, 1478-1480.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W. & Medina-Elizade, M. (2006) Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 14288-14293.
- Hargeby, A., Johansson, J. & Ahnesjö, J. (2004) Habitat-specific pigmentation in a freshwater isopod: adaptative evolution over a small spatiotemporal scale. *Evolution*, **58**, 81-94.
- Heino, M., Ripa, J., xf, rgen & Kaitala, V. (2000) Extinction Risk under Coloured Environmental Noise. *Ecography*, **23**, 177-184.
- Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. (1999) Perspective: The Pace of Modern Life: Measuring Rates of Contemporary Microevolution. *Evolution*, **53**, 1637-1653.
- Hendry, A.P., Wenburg, J.K., Bentzen, P., Volk, E.C. & Quinn, T.P. (2000) Rapid Evolution of Reproductive Isolation in the Wild: Evidence from Introduced Salmon. *Science*, **290**, 516-518.
- Herrel, A., Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Backeljau, T., Breugelmans, K., Grbac, I., Van Damme, R. & Irschick, D.J. (2008) Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 4792-4795.
- Hughes, J.B., Daily, G.C. & Ehrlich, P.R. (1997) Population Diversity: Its Extent and Extinction. *Science*, **278**, 689-692.
- Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, **54**, 187-211.
- Hyndman, R. & Khandakar, Y. (2007) Automatic Time Series Forecasting: The Forecast Package for R 7. 2008. URL: <https://www.jstatsoft.org/article/view/v027i03>.
- Inchausti, P. & Halley, J. (2002) The long-term temporal variability and spectral colour of animal populations. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 1033-1048.
- IPCC (2014) *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- Jennions, M.D. & Møller, A.P. (2002) Publication bias in ecology and evolution: an empirical assessment using the 'trim and fill' method. *Biological Reviews*, **77**, 211-222.
- Johnston, R.F., Niles, D.M. & Rohwer, S.A. (1972) Hermon Bumpus and Natural Selection in the House Sparrow *Passer domesticus*. *Evolution*, **26**, 20-31.
- Jones, P., Trenberth, K., Ambenje, P., Bojariu, R., Easterling, D., Klein, T., Parker, D., Renwick, J., Rusticucci, M. & Soden, B. (2007) Observations: surface and atmospheric climate change. *IPCC, Climate change*, 235-336.
- Karell, P., Ahola, K., Karstinen, T., Valkama, J. & Brommer, J.E. (2011) Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nature Communications*, **2**, 208.
- Karl, T.R., Kukla, G., Razuvayev, V.N., Changery, M.J., Quayle, R.G., Heim, R.R., Easterling, D.R. & Fu, C.B. (1991) Global warming: Evidence for asymmetric diurnal temperature change. *Geophysical Research Letters*, **18**, 2253-2256.
- Kellermann, V., van Heerwaarden, B., Sgro, C.M. & Hoffmann, A.A. (2009) Fundamental Evolutionary Limits in Ecological Traits Drive *Drosophila* Species Distributions. *Science*, **325**, 1244-1246.
- Kelly, C.A. (1992) Spatial and Temporal Variation in Selection on Correlated Life-History Traits and Plant Size in *Chamaecrista fasciculata*. *Evolution*, **46**, 1658-1673.
- Kerr, R.A. (2009) What Happened to Global Warming? Scientists Say Just Wait a Bit. *Science*, **326**, 28-29.
- Kingsolver, J.G. & Diamond, S.E. (2011) Phenotypic Selection in Natural Populations: What Limits Directional Selection? *The American Naturalist*, **177**, 346-357.
- Kingsolver, J.G., Diamond, S.E., Siepielski, A.M. & Carlson, S.M. (2012) Synthetic analyses of phenotypic selection in natural populations: lessons, limitations and future directions. *Evolutionary Ecology*, **26**, 1101-1118.
- Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., Hoang, A., Gibert, P. & Beerli, P. (2001) The Strength of Phenotypic Selection in Natural Populations. *The American Naturalist*, **157**, 245-261.
- Kingsolver, J.G. & Pfennig, D.W. (2007) Patterns and Power of Phenotypic Selection in Nature. *BioScience*, **57**, 561-572.
- Kinnison, M.T. & Hendry, A.P. (2001) The pace of modern life II: From rates of contemporary microevolution to pattern and process. *Microevolution Rate, Pattern, Process* (eds A.P. Hendry & M.T. Kinnison), pp. 145-164. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Kissling, W.D. & Carl, G. (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 59-71.
- Kramer, K., Leinonen, I. & Loustau, D. (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*, **44**, 67-75.
- Kruuk, L.E.B. (2004) Estimating genetic parameters in natural populations using the 'animal model'. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **359**, 873-890.
- Kruuk, L.E.B., Merila, J. & Sheldon, B.C. (2003) When environmental variation short-circuits natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 207-209.

- Küster, E.C., Kühn, I., Bruelheide, H. & Klotz, S. (2008) Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. *Journal of Ecology*, **96**, 860-868.
- Lande, R. (1979) Quantitative Genetic Analysis of Multivariate Evolution, Applied to Brain: Body Size Allometry. *Evolution*, **33**, 402-416.
- Lande, R. & Arnold, S.J. (1983) The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution*, **37**, 1210-1226.
- Larsson, K., van der Jeugd, H.P., van der Veen, I.T. & Forslund, P. (1998) Body Size Declines Despite Positive Directional Selection on Heritable Size Traits in a Barnacle Goose Population. *Evolution*, **52**, 1169-1184.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. & Ronce, O. (2010) Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 321-350.
- Lawton, J.H. (1988) More time means more variation. *Nature*, **334**, 563-563.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Lewontin, R.C. (1974) *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press New York.
- Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B. & Ackerly, D.D. (2009) The velocity of climate change. *Nature*, **462**, 1052-1055.
- Lortie, C.J., Aarssen, L.W., Budden, A.E., Koricheva, J.K., Leimu, R. & Tregenza, T. (2007) Publication bias and merit in ecology. *Oikos*, **116**, 1247-1253.
- Lotka, A.J. (1922) Contribution to the Energetics of Evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **8**, 147-151.
- Lundberg, P., Ranta, E., Ripa, J. & Kaitala, V. (2000) Population variability in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 460-464.
- Lush, J.L. (1937) *Animal breeding plans*. Iowa State College Press, Ames, IA.
- Maad, J. & Alexandersson, R. (2004) Variable selection in *Platanthera bifolia* (Orchidaceae): phenotypic selection differed between sex functions in a drought year. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 642-650.
- Martin, C.H. & Wainwright, P.C. (2013) Multiple Fitness Peaks on the Adaptive Landscape Drive Adaptive Radiation in the Wild. *Science*, **339**, 208-211.
- Mauricio, R. & Mojonier, L.E. (1997) Reducing bias in the measurement of selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 433-436.
- Mayr, E. (1970) *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution*. Harvard University Press.
- McAdam, A.G. & Boutin, S. (2003) Variation in viability selection among cohorts of juvenile red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Evolution*, **57**, 1689-1697.
- Merilä, J. (2012) Evolution in response to climate change: In pursuit of the missing evidence. *BioEssays*, **34**, 811-818.
- Merilä, J., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. (2001) Cryptic evolution in a wild bird population. *Nature*, **412**, 76-79.
- Merilä, J., Sheldon, B.C. & Kruuk, L.E.B. (2001) Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations. *Genetica*, **112:113**, 199-222.
- Min, S.-K., Zhang, X., Zwiers, F.W. & Hegerl, G.C. (2011) Human contribution to more-intense precipitation extremes. *Nature*, **470**, 378-381.

- Mitchell-Olds, T. & Shaw, R.G. (1987) Regression Analysis of Natural Selection: Statistical Inference and Biological Interpretation. *Evolution*, **41**, 1149-1161.
- Møller, A.P. & Jennions, M.D. (2001) Testing and adjusting for publication bias. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 580-586.
- Moreno, J. & Møller, A.P. (2011) Extreme climatic events in relation to global change and their impact on life histories. *Current Zoology*, **57**, 375-389.
- Moritz, C., Patton, J.L., Conroy, C.J., Parra, J.L., White, G.C. & Beissinger, S.R. (2008) Impact of a Century of Climate Change on Small-Mammal Communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, **322**, 261-264.
- Morrissey, M.B. (2014) In search of the best methods for multivariate selection analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 1095-1109.
- Morrissey, M.B. & Hadfield, J.D. (2012) Directional Selection in Temporally Replicated Studies Is Remarkably Consistent. *Evolution*, **66**, 435-442.
- Morrissey, M.B., Kruuk, L.E.B. & Wilson, A.J. (2010) The danger of applying the breeder's equation in observational studies of natural populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 2277-2288.
- Morrissey, M.B. & Sakrejda, K. (2013) Unification of regression-based methods for the analysis of natural selection. *Evolution*, **67**, 2094-2100.
- Mousseau, T. & Roff, D.A. (1987) Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, **59**, 181-197.
- Mustin, K., Dytham, C., Benton, T.G. & Travis, J.M.J. (2013) Red noise increases extinction risk during rapid climate change. *Diversity and Distributions*, **19**, 815-824.
- Nakagawa, S. (2004) A farewell to Bonferroni: the problems of low statistical power and publication bias. *Behavioral Ecology*, **15**, 1044-1045.
- Newman, C.M., Cohen, J.E. & Kipnis, C. (1985) Neo-darwinian evolution implies punctuated equilibria. *Nature*, **315**, 400-401.
- Nicolis, G. & Prigogine, I. (1977) *Self-organization in nonequilibrium systems*. New-York.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F. & van Kleunen, M. (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, **15**, 684-692.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637-669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science*, **308**, 1912-1914.
- Pimm, S.L. & Redfearn, A. (1988) The variability of population densities. *Nature*, **334**, 613-614.
- Poelwijk, F.J., Kiviet, D.J., Weinreich, D.M. & Tans, S.J. (2007) Empirical fitness landscapes reveal accessible evolutionary paths. *Nature*, **445**, 383-386.
- Porlier, M., Charmantier, A., Bourgault, P., Perret, P., Blondel, J. & Garant, D. (2012) Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time: between- and within-population comparisons. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 1041-1051.

- Postma, E. (2014) Four decades of estimating heritabilities in wild vertebrate populations: Improved methods, more data, better estimates. *Quantitative genetics in the wild* (eds A. Charmantier, D. Garant & L.E.B. Kruuk), pp. 16-33. Oxford University Press, Oxford.
- Price, G.R. (1970) Selection and Covariance. *Nature*, **227**, 520-521.
- Price, G.R. (1995) The nature of selection. *Journal of Theoretical Biology*, **175**, 389-396.
- Price, T.D., Qvarnstrom, A. & Irwin, D.E. (2003) The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **270**, 1433-1440.
- Prior, M.J. & Perry, M.C. (2014) Analyses of trends in air temperature in the United Kingdom using gridded data series from 1910 to 2011. *International Journal of Climatology*, **34**, 3766-3779.
- Provine, W.B. (1989) *Sewall Wright and evolutionary biology*. University of Chicago Press.
- Purvis, A. & Hector, A. (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**, 212-219.
- Rausher, M.D. (1992) The Measurement of Selection on Quantitative Traits: Biases Due to Environmental Covariances between Traits and Fitness. *Evolution*, **46**, 616-626.
- Réale, D., McAdam, A.G., Boutin, S. & Berteaux, D. (2003) Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **270**, 591-596.
- Rebetez, M. & Reinhard, M. (2008) Monthly air temperature trends in Switzerland 1901–2000 and 1975–2004. *Theoretical and Applied Climatology*, **91**, 27-34.
- Robertson, A. (1966) A mathematical model of the culling process in dairy cattle. *Animal Production*, **8**, 95-108.
- Roddiér, F. (2012) *Thermodynamique de l'évolution: un essai de thermo-bio-sociologie*. Éditions parole.
- Rousi, M. & Heinonen, J. (2007) Temperature sum accumulation effects on within-population variation and long-term trends in date of bud burst of European white birch (*Betula pendula*). *Tree Physiology*, **27**, 1019-1025.
- Ruokolainen, L., Lindén, A., Kaitala, V. & Fowler, M.S. (2009) Ecological and evolutionary dynamics under coloured environmental variation. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 555-563.
- Schar, C., Vidale, P.L., Luthi, D., Frei, C., Haberli, C., Liniger, M.A. & Appenzeller, C. (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, **427**, 332-336.
- Schluter, D. (1988) Estimating the Form of Natural Selection on a Quantitative Trait. *Evolution*, **42**, 849-861.
- Schluter, D. & Nychka, D. (1994) Exploring Fitness Surfaces. *The American Naturalist*, **143**, 597-616.
- Sella, G. & Hirsh, A.E. (2005) The application of statistical physics to evolutionary biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 9541-9546.
- Seneviratne, S.I., Donat, M.G., Mueller, B. & Alexander, L.V. (2014) No pause in the increase of hot temperature extremes. *Nature Climate Change*, **4**, 161-163.

- Shannon, C.E. (1948) A mathematical theory of communication. *ACM SIGMOBILE Mobile Computing and Communications Review*, **5**, 3-55.
- Siepielski, A.M., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. (2009) It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecology Letters*, **12**, 1261-1276.
- Siepielski, A.M., Gotanda, K.M., Morrissey, M.B., Diamond, S.E., DiBattista, J.D. & Carlson, S.M. (2013) The spatial patterns of directional phenotypic selection. *Ecology Letters*, **16**, 1382-1392.
- Simpson, G.G. (1944) *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press.
- Solé, R.V. & Bascompte, J. (2006) *Self-Organization in Complex Ecosystems*.(MPB-42). Princeton University Press.
- Solé, R.V., Manrubia, S.C., Benton, M., Kauffman, S. & Bak, P. (1999) Criticality and scaling in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 156-160.
- Stearns, S.C. (1989) The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *BioScience*, **39**, 436-445.
- Steele, J.H. (1985) A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature*, **313**, 355-358.
- Stinchcombe, J.R., Agrawal, A.F., Hohenlohe, P.A., Arnold, S.J. & Blows, M.W. (2008) Estimating Nonlinear Selection Gradients Using Quadratic Regression Coefficients: Double or Nothing? *Evolution*, **62**, 2435-2440.
- Stinchcombe, J.R., Rutter, M.T., Burdick, D.S., Tiffin, P., Rausher, M.D. & Mauricio, R. (2002) Testing for Environmentally Induced Bias in Phenotypic Estimates of Natural Selection: Theory and Practice. *The American Naturalist*, **160**, 511-523.
- Stockwell, C.A., Hendry, A.P. & Kinnison, M.T. (2003) Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 94-101.
- Stopher, K.V., Walling, C.A., Morris, A., Guinness, F.E., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M. & Nussey, D.H. (2012) Shared spatial effects on quantitative genetic parameters: accounting for spatial autocorrelation and home range overlap reduces estimates of heritability in wild red deer. *Evolution*, **66**, 2411-2426.
- Sugihara, G. & M. May, R. (1990) Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **5**, 79-86.
- Svärdson, G. (1949) Competition and Habitat Selection in Birds. *Oikos*, **1**, 157-174.
- Svenning, J.-C. & Sandel, B. (2013) Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, **100**, 1266-1286.
- Svensson, E. & Calsbeek, R. (2012) *The adaptive landscape in evolutionary biology*. Oxford University Press.
- Szulkin, M., Zelazowski, P., Marrot, P. & Charmantier, A. (2015) Application of High Resolution Satellite Imagery to Characterize Individual-Based Environmental Heterogeneity in a Wild Blue Tit Population. *Remote Sensing*, **7**, 13319.
- Thayn, J.B. & Simanis, J.M. (2013) Accounting for Spatial Autocorrelation in Linear Regression Models Using Spatial Filtering with Eigenvectors. *Annals of the Association of American Geographers*, **103**, 47-66.
- Thomas, C.D. (2010) Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **16**, 488-495.

- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., S., v.J.A., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Thomas, D.W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M.M. & R., S.J. (2001) Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science*, **291**, 2598-2600.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65-66.
- Trenberth, K.E. (2011) Changes in precipitation with climate change. *Climate Research*, **47**, 123-138.
- van de Pol, M., Cockburn, A., Associate Editor: Jean-Michel, G. & Editor: Mark, A.M. (2011) Identifying the Critical Climatic Time Window That Affects Trait Expression. *The American Naturalist*, **177**, 698-707.
- Vasseur, D.A. & Yodzis, P. (2004) The color of environmental noise. *Ecology*, **85**, 1146-1152.
- Visscher, P.M., Hill, W.G. & Wray, N.R. (2008) Heritability in the genomics era — concepts and misconceptions. *Nature Reviews Genetics*, **9**, 255-266.
- Visser, M., Holleman, L.M. & Gienapp, P. (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, **147**, 164-172.
- Visser, M.E., Gienapp, P., Husby, A., Morrissey, M., de la Hera, I., Pulido, F. & Both, C. (2015) Effects of Spring Temperatures on the Strength of Selection on Timing of Reproduction in a Long-Distance Migratory Bird. *PLoS Biology*, **13**, e1002120.
- Visser, M.E. & Holleman, L.J.M. (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **268**, 289-294.
- Visser, M.E., Noordwijk, A.J.v., Tinbergen, J.M. & Lessells, C.M. (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **265**, 1867-1870.
- Wake, D.B. & Vredenburg, V.T. (2008) Colloquium Paper: Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11466-11473.
- Wetherhead, P.J. (1986) How Unusual are Unusual Events? *The American Naturalist*, **128**, 150-154.
- Wilkin, T.A., Garant, D., Gosler, A.G. & Sheldon, B.C. (2007) Edge Effects in the Great Tit: Analyses of Long-term Data with GIS Techniques. *Conservation Biology*, **21**, 1207-1217.