



Variations spatiales, temporelles et interindividuelles de survie et de phénologie de la reproduction chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*)

Olivier Bastianelli

► To cite this version:

Olivier Bastianelli. Variations spatiales, temporelles et interindividuelles de survie et de phénologie de la reproduction chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*). Biodiversité et Ecologie. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2019. Français. NNT : 2019MNHN0008 . tel-02937259

HAL Id: tel-02937259

<https://theses.hal.science/tel-02937259>

Submitted on 13 Sep 2020

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.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE



Ecole Doctorale 227
Sciences de la Nature et de l'Homme : évolution et écologie

Année 2019

N°attribué par la bibliothèque
|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement par

Olivier BASTIANELLI

Le 12/09/2019

**Variations spatiales, temporelles et interindividuelles de survie et de
phénologie de la reproduction chez la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*)**

Sous la direction de :

Alexandre ROBERT, Maître de Conférences MNHN, CESCO UMR 7204 MNHN-CNRS-SU, **directeur de thèse**
Anne CHARMANTIER, Directrice de Recherche CNRS, CEFE UMR 5175, **co-directrice de thèse**

Devant le jury :

Emmanuelle CAM, Professeure Université de Bretagne Occidentale, LEMAR UMR 6539, **Rapporteuse**

Olivier GIMENEZ, Directeur de Recherche CNRS, CEFE UMR 5175, **Rapporteur**

François CHIRON, Maître de Conférences AgroParisTech, Laboratoire ESE – UMR 8079, **Examineur**

François SARRAZIN, Professeur Sorbonne Université, CESCO UMR 7204 MNHN-CNRS-SU, **Examineur**

Résumé :

L'étude des traits d'histoires de vie des organismes et de leurs covariations est extrêmement informative sur la démographie des populations ainsi que sur leur évolution. Parmi ces traits, la survie adulte est centrale en tant que composante de la valeur sélective. La phénologie de la reproduction est également un élément clef par ses conséquences majeures sur la valeur sélective et sa sensibilité aux variations environnementales, notamment dans le contexte actuel de changement climatique. L'étude du lien entre ces deux traits est déterminante dans la compréhension des relations complexes entre traits d'histoires de vie dans une population, mais il reste cependant peu étudié. Cette thèse vise à explorer les variations de survie dans quatre populations de mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) en région méditerranéenne, et à examiner l'existence de lien entre celle-ci et d'autres composantes démographiques ou environnementales des populations, notamment la phénologie de la reproduction. Grâce à des modèles de type capture-marquage-recapture, nous avons pu estimer les taux de survie dans les différentes populations. Nous avons montré que dans l'une de ces populations, la phénologie de la population impactait la survie adulte au niveau populationnel (une diminution de la date de ponte médiane de la population est liée à une diminution de la survie) ainsi qu'au niveau individuel en sens contraire (les individus les plus précoces au sein de la population sont ceux qui ont la survie la plus élevée dans l'année qui suit). Ces covariations s'inscrivent dans un système de relations complexe qui fait intervenir le succès reproducteur (lié à la date de ponte), l'environnement (effet sur la date de ponte et sur le succès reproducteur), et la densité de population (effets sur la date de ponte, le succès reproducteur et sur la survie adulte). Au total, nos travaux éclairent d'un jour nouveau les processus liés à la survie adulte et ses variations spatio-temporelles dans les populations étudiées, ainsi que leurs liens avec les variations environnementales.

Mots-clés : Mésange bleue – *Cyanistes caeruleus* – Traits d'histoires de vie – Survie adulte – Variations temporelles – Densité de population – Démographie – Capture-Marquage-Recapture - Phénologie

Abstract:

The study of life history traits and their covariations is critical to fully understand population demography and evolution. Among these traits, adult survival is central, as a component of fitness. Reproductive phenology is also a key element through its major consequences on fitness and through its sensitivity to environmental variations, particularly in the current context of climate change. The study of the relationship between these two traits is crucial in understanding the complex relationships between life history traits in a population. It is however surprisingly not often studied. This thesis aims to explore variations in survival in four populations of blue tit (*Cyanistes caeruleus*) in the Mediterranean region, and to examine the existence of links between survival and other demographic or environmental components of populations, including reproductive phenology. Using capture-mark-recapture models, we were able to estimate survival probabilities in the different populations. We showed that in one of these populations, the phenology of the population impacted adult survival at the population level (a decrease in the median laying date of the population causes a decrease in subsequent survival) as well as at the individual level (but in the opposite direction: the earliest individuals in the population are those who have the highest survival probabilities in the following year). These covariations are part of a complex relationship system that involves reproductive success (related to laying date), environment (which impacts laying date and reproductive success), and population density (which has negative effects on laying date, reproductive success and adult survival). In total, our work sheds new light on the processes related to adult survival and its spatial and temporal variations in the populations studied, as well as their links with environmental variations.

Keywords: Blue tit - *Cyanistes caeruleus* - Life history traits - Adult survival - Temporal variations - Population density - Demography - Capture-Mark-Recapture - Phenology

Sommaire

RESUME :	1
ABSTRACT:	2
AVERTISSEMENT AU LECTEUR	5
INTRODUCTION	7
1. Compromis évolutifs et stratégies d’histoires de vie	8
a. Traits d’histoires de vie et compromis évolutifs	8
b. Stratégies d’histoire de vie	8
2. L’importance de la phénologie	9
a. Facteurs influençant la phénologie	10
b. Synchronisation entre besoins et ressources	10
c. Effets de la phénologie de la reproduction sur la valeur sélective	10
3. Pourquoi étudier la survie adulte	11
a. Survie juvénile et stratégies d’histoires de vie	11
b. Survie adulte	12
c. Etudier la survie adulte	12
4. Variations temporelles et différents niveaux d’étude	12
a. Variations temporelles environnementales	12
b. Différents niveaux de complexité dans la réponse aux variations	13
5. Objectifs de la thèse	14
METHODES ET OBJET D’ETUDE	15
a. Organisme modèle	16
b. Les sites et populations	19
c. Le suivi de terrain	21
d. Construction des histoires de vie	22
CHAPITRE 1 : Etude de l’effet de la phénologie de la reproduction sur la survie adulte aux échelles populationnelles et individuelles	27

CHAPITRE 2 : Intégration du lien entre phénologie de la reproduction et survie adulte dans l'environnement et la démographie de la population.....	67
CHAPITRE 3 : Etude des variations spatio-temporelles de la survie adulte et de leurs causes.....	83
CONCLUSION.....	111
Récapitulons.....	111
Réfléchissons	113
a. Avons-nous prouvé quelque chose ?	113
b. Peut-on généraliser nos résultats ?	114
c. Qu'avons-nous étudié ?	114
d. Sommes-nous objectifs ?	115
Imaginons.....	116
Concluons.....	117
REMERCIEMENTS	119
ALICE.....	120
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	121

Avertissement au lecteur

Ce manuscrit de thèse a été rédigé sous la forme d'une thèse sur articles, organisée en trois chapitres, encadrés par une introduction, des méthodes et une conclusion générale.

Au sein de chaque partie, les articles en préparation sont insérés tels quels, en anglais, avec leur propre structure interne (références bibliographiques incluses, qui ne sont pas reprises dans la partie « Références Bibliographiques » générale). Ils sont cependant à différents stades d'aboutissement selon les parties : l'étude du Chapitre 1 est sur le point d'être soumise à une correction par des pairs, alors que les études des Chapitres 2 et 3 nécessitent encore certains approfondissements dans les recherches qui n'ont pas encore pu être menés faute de temps.

Chaque article en anglais est introduit par une courte présentation et conclu par une courte discussion (située après les références bibliographiques et après les annexes de l'article) en français, permettant ainsi de maintenir une continuité entre les différentes parties du manuscrit.

INTRODUCTION



1. Compromis évolutifs et stratégies d'histoires de vie

Les organismes composant le monde vivant actuel et passé sont d'une diversité considérable, notamment en termes de taille, de forme, de plans d'organisations, de composition chimique, de comportements, de coloration... Cette diversité résulte de différents processus évolutifs dont la sélection naturelle (Stearns, 1992) : celle-ci a pu contribuer à cette diversité via l'évolution des différents traits, tendant souvent vers une augmentation de la valeur sélective (fitness, souvent définie comme le nombre de descendants reproducteurs produits au cours de la vie) des organismes. Cette évolution s'est cependant faite sous certaines contraintes, environnementales et physiques, mais aussi phylogénétiques.

a. Traits d'histoires de vie et compromis évolutifs

La considération des histoires de vie constitue un cadre théorique permettant une meilleure compréhension de la diversité du vivant et des processus évolutifs qui y sont associés. Elle fait intervenir les traits d'histoires de vie, qui sont des caractéristiques biologiques et démographiques qui permettent de décrire le cycle de vie des individus dans une population donnée d'une espèce donnée (Stearns, 1976). On peut citer comme exemples de traits d'histoire de vie le nombre et sex-ratio de descendants, l'âge et taille à la maturité sexuelle, la vitesse de croissance, la phénologie de migration, de dispersion, de reproduction et l'espérance de vie (Stearns, 1992).

En considérant ces traits d'histoires de vie, il est aisé de faire le lien avec les contraintes précédemment mentionnées qui s'appliquent au principe d'augmentation de la valeur sélective : alors que celle-ci serait maximale pour des individus se reproduisant beaucoup, tôt et pendant longtemps (donc avec une espérance de vie importante), l'énergie à allouer aux processus démographiques n'est pas infinie pour les organismes. On arrive ainsi au concept de compromis évolutif (*trade-off*) : selon l'allocation de l'énergie à l'augmentation d'un trait, l'allocation d'énergie à d'autres traits sera réduite et la valeur sélective de l'individu s'en trouvera modifiée. Par exemple, lorsqu'un individu produit beaucoup de descendants, ce qui est coûteux en énergie, cela réduira ses probabilités de survie à long terme. L'autre exemple emblématique de compromis évolutif est celui entre la taille et l'âge à la maturité sexuelle, résultant du fait que les ressources disponibles pour un organisme sont limitées. Le choix d'investissement dans l'un ou l'autre des traits d'histoires de vie impliqués dans un compromis peut être contraint par la phylogénie : certaines espèces n'étant capable de produire qu'un jeune à la fois verront leur investissement dans la reproduction limité.

b. Stratégies d'histoire de vie

Tenant compte de ces compromis, et constatant que de nombreux traits d'histoires de vie sont corrélés (par exemple négativement dans le cas des compromis évolutifs), on peut définir les stratégies d'histoires de vie comme des associations de traits d'histoires de vie réalisés par les organismes. L'exemple le plus célèbre et historique de stratégies d'histoires de vie est l'opposition entre stratégies

de type K et stratégies de type r (MacArthur and Wilson, 1967), qui constituent les deux pôles d'un gradient où peuvent être placées les espèces (Pianka, 1970). Les stratégies K sont typiques des espèces vivant dans un environnement peu variable et relativement prévisible : dans ce cas la sélection favorisera des espèces maximisant l'investissement dans la survie des descendants (croissance lente avec maturité tardive, fécondité faible, grande taille, soins parentaux, longévité importante). Les stratégies r au contraire sont caractéristiques d'espèces vivant en milieux variables et imprévisibles : dans ce cas on observera des investissements prononcés dans une maximisation du nombre de descendants avec une diminution de leur probabilité d'atteindre l'âge adulte (fécondité élevée, petite taille, croissance rapide, espérance de vie faible).

Cet exemple du gradient r-K a depuis été largement critiqué et affiné (Reznick et al., 2002). Il a été constaté qu'en prenant en compte la taille adulte des organismes (qui est un axe selon lequel les stratégies d'histoires de vie s'organisent), des corrélations entre traits d'histoires de vie existent encore (Gaillard et al., 1989). Ces corrélations varient principalement selon un axe de vitesse de vie : un continuum allant des espèces à histoire de vie rapide (croissance rapide, maturité précoce, espérance de vie faible, ...) au espèces à histoire de vie lente (Ricklefs and Wikelski, 2002). Ces covariations indépendantes de la taille des organismes sont décrites par le concept de *pace-of-life syndrome* (syndrome de train de vie) ; qui est cependant lui-même parfois mis en doute (Royauté et al., 2018).

Il est également possible d'observer l'existence de différentes stratégies d'histoires de vie à un niveau intraspécifique : des divergences peuvent exister dans l'espace entre différentes populations d'une même espèce (par exemple vivant dans différents habitats (Brown, 1985), à différentes latitudes (Morrison and Hero, 2003), ou altitudes (Boyle et al., 2016), ainsi que dans le temps entre différentes générations au sein d'une même population (par exemple des cohortes nées des années à température ou phénologie différentes), voire même entre différents individus d'une même population. Les contraintes environnementales (météorologiques (Jennings and Beverton, 1991), abondances de ressources (Dobson and Murie, 1987), abondance de prédateurs) ou populationnelles (notamment la densité de population qui limite l'accès aux ressources par compétition) présentes ou passées (via des effets à long terme sur les stratégies d'histoires de vie) seront la cause de ces différences entre populations ou cohortes. Les différences entre individus seront également façonnées par ces conditions à une échelle encore plus fine, mais elles peuvent également être la conséquence de différences génétiques ou développementales dans l'acquisition et l'utilisation des ressources.

2. L'importance de la phénologie

La phénologie se démarque comme l'un des traits d'histoire de vie les plus cruciaux à prendre en compte dans le contexte actuel de changement climatique (Parmesan and Yohe, 2003). Définie comme l'étude de la temporalité des événements majeurs périodiques des cycles de vie des organismes (par exemple les dates de débourrement et floraison, d'envol de divers insectes, de migration, de ponte, d'hibernation), elle est en effet une des variables biotiques les plus affectées par le changement climatique (Parmesan, 2007; Parmesan and Yohe, 2003): la plupart des espèces voient aujourd'hui leur

phénologie s'avancer d'année en année. Dans le cadre de l'étude des stratégies d'histoires de vie, l'étude de la phénologie de la reproduction est particulièrement intéressante car celle-ci est souvent liée à l'investissement reproducteur.

a. Facteurs influençant la phénologie

La phénologie de la reproduction dans une espèce donnée peut être influencée par des signaux environnementaux extérieurs : photopériode, température et phénologie d'autres espèces notamment proies. A un niveau individuel, différentes phénologies peuvent être le fruit de différences individuelles (McNamara and Houston, 2008) : dans le niveau de réserves énergétiques nécessaires à l'initiation de la reproduction (différence entre les *income breeders*, qui fonctionnent sur l'acquisition immédiate de ressources énergétiques, et les *capital breeders* qui puisent dans des réserves accumulées antérieurement), dans la capacité à acquérir de la nourriture ou un territoire de qualité et le défendre, dans la qualité du plumage (Nilsson and Svensson, 1996), dans l'âge (en général les oiseaux jeunes ont une reproduction plus tardive que les plus âgés (Forest and Gaston, 1996; Verhulst and Nilsson, 2008), dans le sexe (chez les mésanges bleues les femelles semblent être les seules à décider de la date de ponte (Caro et al., 2009)). D'autre part la phénologie de la reproduction est génétiquement déterminée et partiellement héritable (Delahaie et al., 2017).

b. Synchronisation entre besoins et ressources

Une phénologie adéquate de la reproduction est bien souvent essentielle dans le succès reproducteur (Perrins, 1970). Elle est souvent discutée en lien avec la théorie du '*match-mismatch*' : élaborée à l'échelle des populations, cette théorie postule que la synchronisation (*match*) de la phase du cycle la plus coûteuse énergétiquement (chez les oiseaux, il s'agit souvent du nourrissage des jeunes) avec le pic de disponibilité des proies augmentera le recrutement (Durant et al., 2007; Stenseth and Mysterud, 2002; Visser et al., 1998). Dans les cas où le pic de nourriture a lieu plus tôt ou plus tard, le décalage (*mismatch*) entre les besoins énergétiques liés à la reproduction et les ressources disponibles aura des conséquences négatives sur le recrutement. Ceci peut être le cas dans un contexte de changement climatique : les niveaux trophiques inférieurs répondant plus intensément au réchauffement que les autres (Both et al., 2009; Thackeray et al., 2016), des décalages phénologiques se créent et peuvent parfois mener à des déclin de populations (Both et al., 2006).

c. Effets de la phénologie de la reproduction sur la valeur sélective

Nous venons de voir avec l'exemple des *mismatches* phénologiques que la phénologie de la reproduction peut avoir des conséquences sur le recrutement dans une population. On s'attend donc à ce qu'elle en ait sur la valeur sélective au niveau individuel également :

- A court terme : dans la majorité des cas chez les oiseaux, le succès reproducteur diminue quand la date de reproduction avance dans l'année. Cet effet immédiat de la phénologie peut

être expliqué de deux manières (non nécessairement mutuellement exclusives, Verhulst and Nilsson, 2008) : a) la date elle-même peut être la cause du déclin de succès reproducteur au cours de la saison (diminution des ressources et donc augmentation de la compétition, augmentation de la prédation, du parasitisme) ; b) la baisse de succès reproducteur au cours de la saison est due à des différences de qualités entre individus : les oiseaux précoces sont ceux qui sont en bonne condition, et ils auraient eu un haut succès reproducteur indépendamment de la date. Les deux hypothèses peuvent coexister et sont vérifiées selon les cas.

- A plus long terme : une reproduction trop tardive peut avoir des conséquences sur la mue post-reproductrice chez la mésange bleue, qui iront jusqu'à altérer sa thermorégulation l'hiver suivant et *in fine* retarder sa phénologie l'année suivante et ainsi avoir des conséquences sur le succès reproducteur futur (Nilsson and Svensson, 1996). Une reproduction trop précoce peut également, via un investissement très fort dans la reproduction, causer une baisse de survie au cours de l'année suivante chez la foulque macroule (Brinkhof et al., 2002).

3. Pourquoi étudier la survie adulte

Nous avons vu que la phénologie peut avoir une influence sur la survie future. D'une manière plus générale, la survie est une des deux composantes de la valeur sélective (avec la reproduction) et a donc une importance majeure dans l'étude des stratégies de traits d'histoires de vie. Bien que certaines espèces investissent peu dans la survie par rapport à la reproduction (il s'agit donc de stratégies de type *shortlived*, « à vie rapide », caractérisées entre autres par un âge de première reproduction précoce, un succès reproducteur élevé, une survie adulte faible et une sénescence précoce et marquée (Bielby et al., 2007; Jeschke and Kokko, 2009; Sol et al., 2018)) et qu'en conséquence dans ces espèces-là des différences de taux de survie ne soient pas nécessairement fortement soumises à sélection (le gain de valeur sélective obtenu grâce à la survie serait bien plus faible que la perte liée à l'investissement reproducteur amoindri, voir Péron et al., 2016), d'une manière générale la survie joue mécaniquement un rôle crucial dans la valeur sélective des organismes.

a. Survie juvénile et stratégies d'histoires de vie

La survie juvénile est une donnée cruciale dans la valeur sélective des individus : elle détermine si les descendants produits atteindront la maturité et pourront devenir reproducteurs. Dans le cas contraire l'investissement reproducteur consenti aura été vain en termes de valeur sélective. Ainsi on observe ici encore une dichotomie entre deux stratégies opposées : une maximisation de cette survie juvénile via un investissement important dans un nombre réduit de descendants et une maximisation du nombre de descendants au détriment de leur survie. Cette dichotomie s'observe à nouveau à des niveaux phylogénétiques très larges (la plupart des poissons pondent un nombre très élevé d'œufs dont ils ne s'occupent pas alors que les oiseaux couvent leurs œufs et nourrissent leurs jeunes, et les mammifères les allaitent et prodiguent des soins parentaux très longs) mais aussi plus restreints (au sein des mammifères certains groupes phylogénétiques produisent peu de descendants, et de grande

taille quand ils naissent, en milieux non protégés de la prédation, alors que les espèces mettant bas par exemple en terriers en produisent plus (Sibly and Brown, 2009)), voir au sein même d'une population (certains individus pondront moins d'œufs dont une plus grande proportion atteindra l'âge adulte alors que d'autres produiront plus de descendants à moins grande probabilité de survie).

b. Survie adulte

Une fois atteint l'âge adulte et la reproduction possible, la survie reste un élément central des stratégies d'histoires de vie. Chez de nombreuses espèces longévives, les individus adultes sont ceux qui contribuent le plus au taux de croissance de la population (Crouse et al., 1987; Gaillard and Yoccoz, 2003). On observe même chez des espèces au rythme de vie plus rapide (par exemple chez les mésanges) que l'efficacité reproductrice peut augmenter avec l'âge, par exemple en termes de phénologie (voir 2.c.).

c. Etudier la survie adulte

La mesure des taux de survie des organismes a été depuis longtemps un défi méthodologique et une question centrale écologie. Le principe de base est très intuitif : il s'agit de marquer les individus et de revenir plus tard voir s'ils sont encore en vie. Si le comptage de la proportion d'individus marqués récupérés d'une session d'observation à une autre est assez facile à réaliser, il ne peut pas donner de résultats satisfaisants en conditions non contrôlées, car il ne permet pas par exemple de prendre en compte les individus marqués et vivants mais non observés. Aujourd'hui de nombreux développements méthodologiques permettent de combler cette lacune et on peut facilement réaliser des estimations robustes de taux de survie (Lebreton et al., 1992), centraux dans l'étude des stratégies d'histoires de vie.

4. Variations temporelles et différents niveaux d'étude

Les traits d'histoires de vie et leurs interactions décrits jusqu'ici l'ont été principalement de manière figée dans le temps, variant d'espèce en espèce ou de population en population et entre individus. Cependant ce sont des processus qui varient aussi temporellement, étant notamment exposés aux variations environnementales.

a. Variations temporelles environnementales

L'écrasante majorité des systèmes biotiques et abiotiques présentent des variations temporelles de leurs paramètres. Wolkovich et al., 2014 ont décrit que ces variations pouvaient être de différents ordres : des tendances à long terme (par exemple diminution de la température moyenne de la Terre sur des milliers d'années lors du début d'une période glaciaire), des cycles de différentes magnitudes

et durées (par exemple les rythmes saisonniers de température et précipitations, ou bien les cycles climatiques de plusieurs années liés au phénomène El Nino), et du bruit autour de ces variations (par exemple des fluctuations de température journalière au cours de l'année, ou bien de température estivale moyenne d'année en année). Le changement climatique en cours causé par les activités humaines est moteur de bien des variations temporelles environnementales : il crée des tendances temporelles à long terme (augmentation de la température sur des dizaines d'années), change certains cycles, augmente la variance des variables climatiques (l'accumulation d'événements climatiques extrêmes s'intensifie d'année en année (Steffen et al., 2006)).

b. Différents niveaux de complexité dans la réponse aux variations

La réponse en termes de traits d'histoires de vie à ces variations environnementales est complexe et se produit à différents niveaux :

1. A l'échelle d'une population : même en supposant une homogénéité au sein d'une population (tous les individus répondent de façon identique à un forçage environnemental donné), il existe des liens fonctionnels entre les réalisations des composantes de l'histoire de vie individuelle (biologique ou démographique) et des propriétés de la population dans son ensemble (comme son abondance ou sa densité). Par exemple, la dispersion (potentiellement nécessaire en certaines conditions environnementales) peut être coûteuse en survie (Bonte et al., 2012), et la phénologie peut être corrélée au succès reproducteur ou à la survie ; ainsi les *mismatches* phénologiques causés par des variations environnementales peuvent avoir des conséquences au niveau populationnel (Visser et al., 2012). De même, la densité de population (elle aussi pouvant varier en fonction de l'environnement) peut influencer le succès reproducteur ou la survie de la population (Fay et al., 2015). Certains paramètres pourront donc être affectés directement par les variations environnementales, mais également indirectement, à travers l'effet de l'environnement sur d'autres paramètres.
2. A l'échelle des individus : il existe de l'hétérogénéité individuelle dans les populations (Gimenez et al., 2018), qui peut résulter de variations stochastiques de contraintes subies au cours de la vie des individus (hétérogénéité dynamique) et de différences génétiques ou développementales (hétérogénéité fixe), ou de différences dans les stratégies d'histoires de vie. Elle est donc liée à des covariations démographiques, théorisées du point de vue de différences d'allocation de ressources (différents choix d'allocation le long du compromis évolutif entre reproduction et survie) et d'acquisition des ressources (certains individus en acquièrent plus que d'autres) (van Noordwijk and de Jong, 1986). Ces différences démographiques sont susceptibles d'interagir de façon complexe avec les variations temporelles environnementales (Robert et al., 2012).
3. Les réponses individuelles et populationnelles aux variations environnementales en termes de traits d'histoires de vie peuvent être dues à deux mécanismes distincts : la plasticité phénotypique (changements individuels par exemple physiologiques, développementaux, comportementaux en réponse à des variations ou conditions environnementales) et l'adaptation (changements dans la génétique de la population, avec fluctuation des fréquences

alléliques, parfois disparition et fixations d'allèles en lien avec les conditions environnementales). Ces deux mécanismes ne répondent pas selon les mêmes modalités temporelles à des variations environnementales (par exemple de type tendance temporelle ou bien bruit). Ils ne sont pas indépendants de l'hétérogénéité individuelle dont ils peuvent être une composante : existence de différents génotypes au sein d'une population (Wilson and Nussey, 2010), existence d'une hétérogénéité de la plasticité (Porlier et al., 2012).

Dans l'étude de stratégies d'histoires de vie, la prise en compte de l'effet des variations temporelles aux différents niveaux exposés est nécessaire dans bien des cas : il s'agit de systèmes de variables liées les unes aux autres. Il suffit donc qu'une de celles-ci varie dans le temps, par exemple sous influence de variables environnementales, pour que la stratégie entière soit potentiellement modifiée : en contexte de changement climatique, un *mismatch* phénologique entre les mésanges et leurs proies (voir 2.b.) peut apparaître, augmenter et ainsi favoriser la sélection des individus les plus précoces investissant potentiellement d'avantage dans la reproduction.

5. Objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est de s'intéresser aux relations entre les traits d'histoires de vie et à leurs variations, en mettant l'accent sur la survie adulte et la phénologie de la reproduction : quels facteurs peuvent influencer la survie adulte ? Quelle peuvent être les causes de ses variations spatio-temporelles ? Seuls les deux premiers niveaux exposés de complexité dans la réponse aux variations environnementales seront explorés.

Pour répondre à ces questions, nous avons utilisé un jeu de données de très grande taille (5499 individus sur 38 ans de suivi) issu du suivi à long terme de quatre populations de mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) méditerranéennes. Il nous a permis de nous intéresser tout d'abord au lien peu étudié entre phénologie de la reproduction et survie adulte, à l'échelle populationnelle mais aussi individuelle dans une population de mésanges bleues de Corse (Chapitre 1). Ces traits d'histoires de vie étant liés à d'autres variables (environnementales et populationnelles), nous avons étudié ce lien en les prenant en compte dans la même population, ainsi qu'observé l'évolution de cette relation dans le temps (Chapitre 2). Finalement, nous avons exploré les variations spatio-temporelles de la survie adulte en l'examinant ainsi que ses liens avec le climat et la densité de population dans quatre populations méditerranéennes (Chapitre 3).

METHODES ET OBJET D'ETUDE



L'ensemble des données utilisées dans cette thèse proviennent d'un suivi à long terme de 4 populations de mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) entamé en 1976 à Pirio (Corse) par Jacques Blondel et encore en cours aujourd'hui sous la responsabilité d'Anne Charmantier, basée au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) à Montpellier. Ce suivi précis a permis la publication de nombreux articles scientifiques sur des thématiques très variées comme les questionnements sur la coloration (Charmantier et al., 2017), les personnalités (Dubuc-Messier et al., 2017), la reproduction et sa phénologie (Charmantier et al., 2004; Porlier et al., 2012), les taux de survie (Grosbois et al., 2006) en maniant des concepts et outils souvent en lien avec des questions évolutives : hérabilité des traits (Charmantier and Réale, 2005), plasticité phénotypique, adaptation locale (Charmantier et al., 2016), etc.

Ces longues années de suivi font de ce jeu de données un outil unique et une opportunité sans égale pour étudier les problématiques qui nous intéressent ici. A l'inverse, et malgré les travaux déjà réalisés en liens avec les taux de survie d'une ou plusieurs de ces populations (Blondel et al., 1992; Cubaynes et al., 2012; Grosbois et al., 2006), ce jeu de données considérable est encore loin d'avoir livré tout son potentiel dans ce domaine ; cette thèse s'applique également à le valoriser en ce sens.

Cependant, les études passées et présentes ont aussi contraint et donc façonné l'acquisition des données, ce qui implique une attention particulière dans le choix des données retenue pour les analyses et les conclusions qui pourront en être tirées. Nous allons dans cette partie expliciter certaines caractéristiques de ce jeu de données, ainsi que les choix qui ont été faits en conséquence dans l'établissement des histoires de vie utilisées dans les 3 analyses exposées dans cette thèse.

Si certains aspects méthodologiques sont détaillés dans les sections « Methods » notamment des chapitres 1 et 3, la plupart sont également exposés ici pour ne pas briser la continuité de la lecture, ainsi que dans un but didactique (la sagesse populaire stipule en effet : « enseigner, c'est répéter »).

a. Organisme modèle

La mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) est un passereau cavernicole eurasien, dont l'aire de répartition s'étend jusqu'à la méditerranée (Figure 1). Résidant jusqu'à des latitudes et altitudes assez élevées, elle niche souvent dans des cavités qu'elle trouve dans les arbres, mais s'accommode très bien de creux dans des murs, des poteaux ou bien de nichoirs. C'est un oiseau non migrateur, qui passe souvent l'hiver en bandes interspécifiques à la recherche de nourriture : si celle-ci est majoritairement composée de graines en hiver, le régime devient exclusivement insectivore dès le retour des beaux jours, et en particulier pour le nourrissage des jeunes. La mésange bleue est territoriale et socialement monogame, même si l'on observe des paternités hors couple (Charmantier et al., 2004).

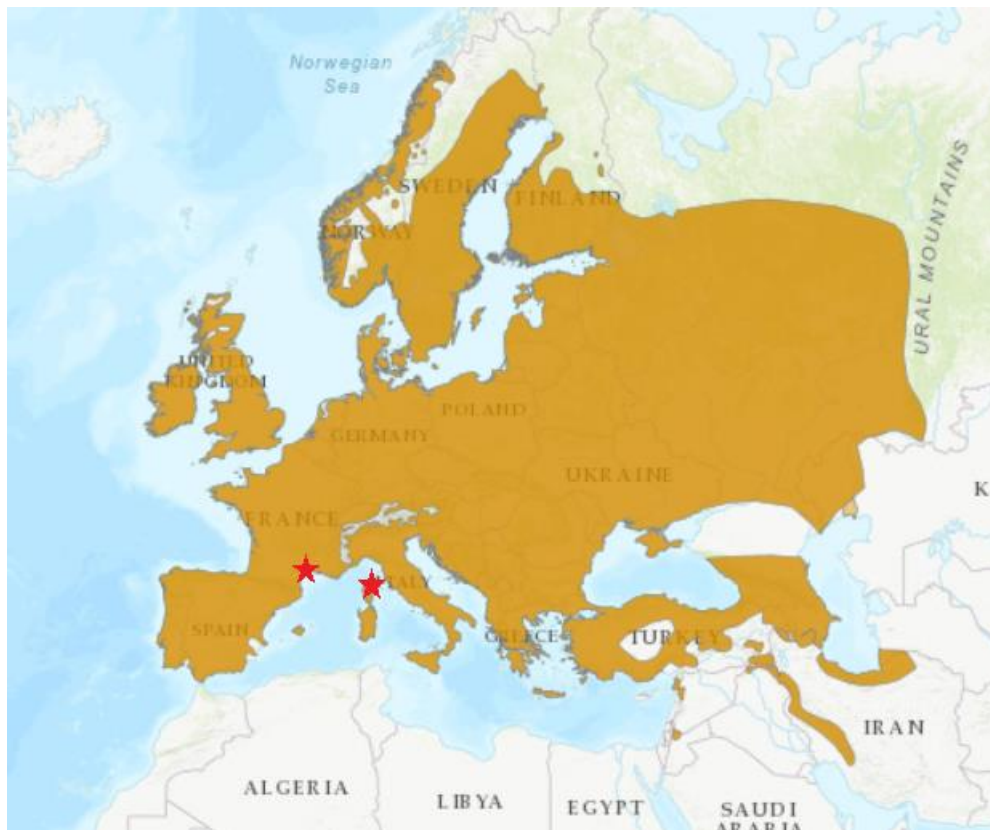


Figure 1: Aire de répartition de la mésange bleue eurasiatique *Cyanistes caeruleus*, obtenue sur <https://www.iucnredlist.org/>. Les localisations des stations sont spécifiées à l'aide d'étoiles rouges. Celle de gauche correspond à la station de D-Rouvière, celle de droite aux trois autres stations corses (E-Pirio, D-Muro et E-Muro, trop proches les unes des autres pour les distinguer à cette échelle, voir Figure 3 pour le détail)

L'établissement des territoires commence parfois dès l'automne mais ils peuvent encore changer jusqu'à la saison de reproduction, qui a lieu de Mars à Juin. Après la construction d'un nid en mousse de quelques centimètres de hauteur, celui-ci est recouvert de poils, plumes ou autres matières synthétiques douces trouvées non loin et le premier œuf est pondu (voir Table 1 pour les dates et tailles de pontes selon la population). La ponte se poursuit au rythme d'un œuf par jour, jusqu'au démarrage de l'incubation (Figure 2 A), qui durera environ 14 jours (Table 1). Les poussins qui pèsent environ 1g à l'éclosion (Figure 2 B) sont ensuite nourris jusqu'à leur envol 18 à 21 jours plus tard. Ils seront ensuite encore nourris par les parents pendant quelques jours avant de partir de leur côté. C'est pendant cette période que le taux de mortalité, notamment dû à la prédation, est le plus élevé pour les poussins (Naef-Daenzer et al., 2001). Ils seront reproducteurs dès l'année suivante. Une deuxième ponte est possible lorsque les ressources sont abondantes et qu'il reste suffisamment de temps avant l'été.



Figure 2 : Différents stades de développement de la mésange bleue eurasiatique. A : Nid remplis d’œufs commencés à être incubés. B : Poussin de 0 jours (éclosion très récente). C : Poussin de 15 jours. D : Adulte. Photos issues du « package du fieldworker 2019 » interne au suivi, géré par Christophe de Franceschi.

Site	Taille de ponte moyenne (écart-type)	Date de ponte moyenne (écart-type)	Temps d'incubation moyen (écart-type)	Nombre de nichoirs en 2017		
				Trou 26 mm	Trou 32 mm	Total
D-Rouviere	10.09 (1.65)	38.89 (7.64)	14.53 (2.50)	136	92	228
E-Pirio	6.59 (1.20)	70.69 (6.76)	13.82 (1.82)	181	22	203
D-Muro	8.59 (1.58)	37.92 (8.12)	13.13 (1.58)	90	10	100
E-Muro	7.08 (1.27)	47.60 (7.38)	13.62 (1.93)	67	9	76

Table 1 : Caractéristiques de la reproduction des mésanges dans les différents sites étudiés (d’après Delahaie et al. 2017), et nombre de nichoirs présents en 2017 en fonction de la taille du trou d’entrée. La taille de ponte est donnée en nombre d’œufs, la date de ponte en nombre de jours après le 1^{er} mars, le temps d’incubation en jours. Les nichoirs sont en béton de type Schwegler, seules les mésanges bleues peuvent utiliser les trous de 26 mm alors que ceux de 32 mm peuvent être utilisés par d’autres espèces, notamment la mésange charbonnière.

b. Les sites et populations

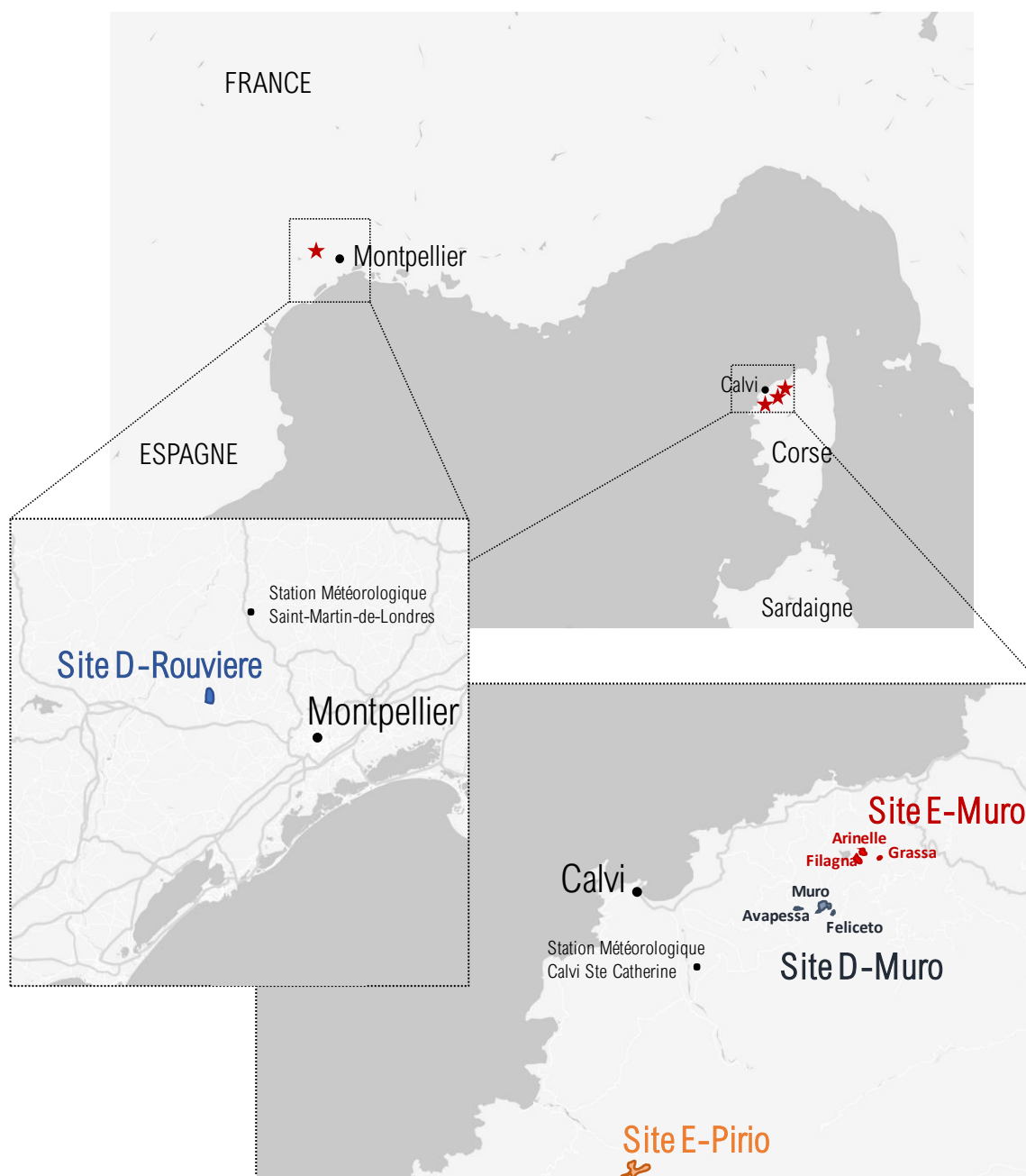


Figure 3 : Localisation des sites et des sous-stations les composant. Cartes obtenues via googlemaps ©Google2019.

Les quatre sites de suivi se trouvent dans la région méditerranéenne occidentale (Figure 3). Trois d'entre eux se trouvent en Corse : E-Pirio: Lat 42.38; Long: 8.75; D-Muro: 42.55; 8.92; E-Muro: 42.59; 8.96. Le dernier est sur le continent dans le sud de la France : D-Rouviere: Lat 43.66; Long 3.67. Deux d'entre elles (stations dont le nom commence par « E_ ») sont situées dans un paysage dominé par les chênes verts (*Quercus ilex*), un arbre à feuilles persistantes (*Evergreen* en anglais). Les deux autres (stations dont le nom commence par « D_ ») sont situées dans des paysages dominés par les chênes pubescents (*Quercus pubescens*) à feuilles caduques (*Deciduous* en anglais).

Historiquement, le suivi a débuté en 1976 à Pirio, dans la vallée du Fango au nord de la Corse (Figure 3). Cette population se trouve dans une forêt ancienne de chênes verts, protégée par la réserve *Man and Biosphere* de la vallée du Fango (Figure 4 B).

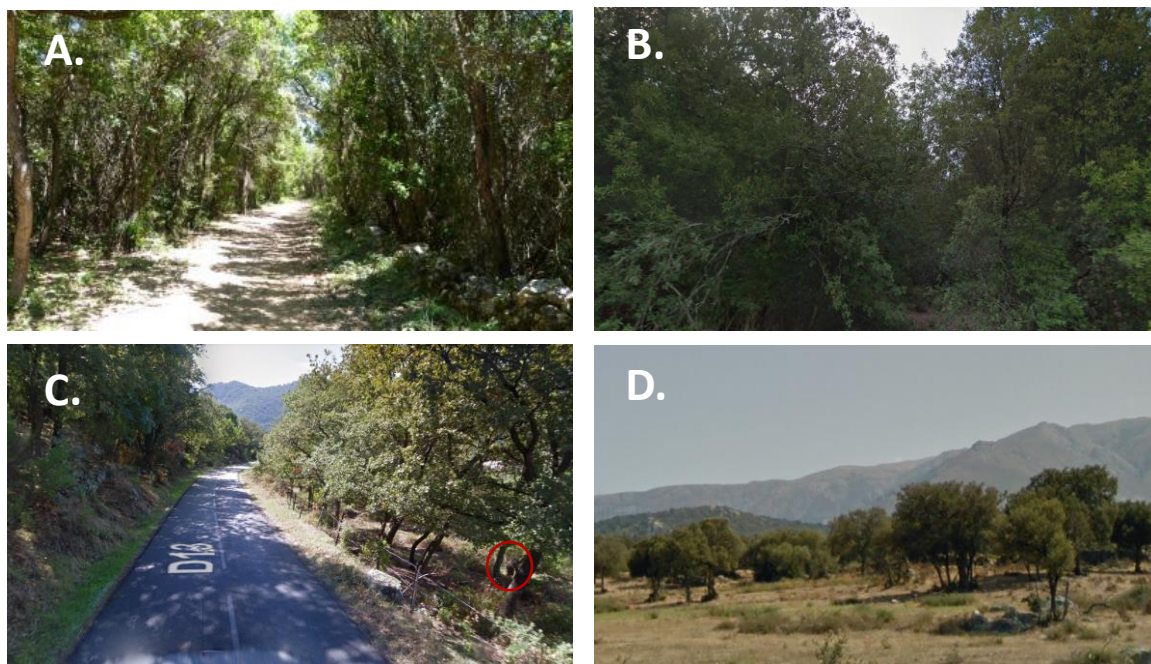


Figure 4 : Vue des quatre sites étudiés dans cette thèse. A : Chemin forestier dans la forêt de La Rouvière (Site D-Rouviere). B : Forêt de chênes verts ancien dans la réserve du Fango (Site E-Pirio). C : Chênes pubescents autour de la route départementale 13 en dessous du village de Muro. Un nichoir du suivi est entouré en rouge (Site D-Muro). D : Vue du champ du site Arinelle (Site E-Muro). Les images sont issues de Google Streetview ©Google2019.

La deuxième population à avoir été suivie est celle du bois de la Rouvière (station D-Rouviere) près de Montarnaud dans l'Hérault, depuis 1991. Cette station est située en forêt à dominante de chênes pubescents, traversée par de nombreux chemins forestiers empruntés surtout par les chasseurs et les sangliers qu'ils attirent et tirent (Figure 4 A). Certaines portions de cette forêt sont beaucoup plus épaisses, à dominante d'arbousiers. Ici pour éviter la prédation les nichoirs sont posés sur des poteaux en métal installés *ad hoc* et entourés d'une cage traversable aisément par les mésanges mais pas par les prédateurs (belettes, fouines, pic épeiche - bien que je l'aie personnellement observé posé sur un nichoir dans la cage - et geai des chênes).

Les deux autres stations D-Muro et E-Muro sont assez proches l'une de l'autre, dans la vallée du Reginu. D-Muro, suivie depuis 1993, est divisée en trois sous-stations : Avapessa sur les hauteurs de la vallée dans des champs et broussailles entrecoupés de chênes pubescents, Feliceto en dessous du village éponyme, dans des paysages également assez ouverts, et Muro en dessous du village éponyme, avec une partie des nichoirs le long de la route départementale bordée forêt de chênes pubescents très peu dense (Figure 4 C), l'autre partie dans ladite forêt, et quelques nichoirs dans des jardins de particuliers habitants le long de la route, souvent déplacés là à l'origine par les habitants en question.

E-Muro, suivie depuis 1998, est également divisée en trois sous-stations toutes situées en bas de la vallée, juste en dessous du lac artificiel de Condole : Arinelle, Filagna et Grassa (située un peu à l'écart des deux autres), tous les nichoirs se trouvant dans des pâturages à vaches très ouverts et autres champs moins entretenus, relativement riches en chênes verts (Figure 4 D).

c. Le suivi de terrain

Le suivi de terrain à proprement parler a lieu pendant la saison de reproduction, de Mars à Juin inclus. La présence des nichoirs et leur état est vérifiée à chaque début de saison. Ils sont de type Schwegler en béton, avec des trous d'entrée de 26 mm laissant passer uniquement les mésanges bleues et noires, ou 32 mm laissant nicher également les mésanges charbonnières (voir Table 1 pour les proportions respectives dans les différentes stations).

Dès le début de la saison de reproduction, tous les nichoirs de toutes les stations sont visités une fois par semaine pour noter l'avancement de la reproduction. Dans les cas normaux, la séquence est la suivante : construction d'un nid, présence d'œufs non couvés (estimation de la date de ponte), incubation en cours (estimation du début d'incubation), présence de poussins (estimation de la date d'éclosion), constat de l'envol, vidage du nichoir. Il peut arriver à toutes les étapes que les nids soient abandonnés, prédatés, que certains œufs n'éclosent pas ou que certains poussins meurent (notamment dans les cas où un seul parent nourrit les jeunes).

Lorsque les poussins ont entre 10 et 15 jours, les parents reproducteurs sont capturés dans le nichoir. La capture se fait de différentes manières : soit avec une simple trappe posée sur le trou d'entrée du nichoir et qui se déclenche quand l'adulte est à l'intérieur, soit avec la technique dite « en ninja » : le captureur caché guette l'entrée de l'oiseau au nid et court boucher le trou d'entrée (avec sa main ou un bâton dans le cas des nichoirs encagés de D-Rouviere), soit à l'aide d'une demi-sphère attachée par un fil à un moteur caché au pied de l'arbre où se trouve le nichoir : lorsque l'adulte désiré entre dans le nichoir (cette technique est surtout utilisée lorsque l'un des deux adultes est méfiant et n'entre pas quand il repère la présence d'une trappe au nichoir, ou d'humains à proximité), on déclenche le moteur, la boule est tirée et bouche le trou d'entrée. Les adultes capturés passent tout d'abord par une mesure d'agressivité (score d'agressivité selon leur comportement dans la main du captureur, et lorsqu'on approche un doigt de leur tête). Ils sont ensuite bagués (depuis 1979) par une bague en aluminium à numéro unique, fournie par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), puis âgés (la couleur des couvertures primaires indiquant s'ils ont déjà eu une mue ou non permet de discriminer entre adultes de 2 ans ou plus et adultes dans leur première année), sexés (présence d'une plaque incubatrice chez les femelles), mesurés (longueur des tarses, des ailes, de la queue, du bec), pesés, des plumes colorées sont prélevées et enfin une prise de sang est réalisée pour les analyses génétiques.

Lorsque les poussins atteignent 15 jours (Figure 2 C), on réalise une mesure d'agressivité pour les études concernant les personnalités, ils sont eux aussi bagués, puis ils sont mesurés (tarse), pesés et remis dans leur nichoir.

d. Construction des histoires de vie

Les analyses réalisées dans cette thèse se sont concentrées sur une partie des données récoltées dans le cadre de ce programme de suivi à long terme : le choix des histoires retenues est exposé ici.

Les analyses ont été faites uniquement sur les mésanges bleues : toutes les observations d'autres espèces ont été retirées. Il a été également décidé de ne travailler que sur les premières pontes : elles sont de loin les plus nombreuses, et permettent des comparaisons à l'échelle de toute la population. Les secondes pontes avérées, les secondes pontes supposées (ponte plus de 30 jours après la dernière première ponte) et les pontes de remplacement ont toutes été enlevées, soit 8.17% des observations gardées jusqu'ici. Certains oiseaux ont été capturés et ont subi des expériences en volière : leurs histoires ont été supprimées ($n = 241$ individus : 1.9% des données). Certains individus ont subi des blessures voir sont morts pendant les manipulations : leurs histoires n'ont pas été retenues. Les individus dont l'âge à la capture n'avait pas pu être estimé ont été retirés également ($n = 170$ histoires : 3% des données).

La question la plus épineuse dans l'exploitation des données a été celle des individus ayant subi des expériences. En effet, au cours des longues années de suivi des populations, une grande partie des individus a été affectée par des expériences de manipulation de taille de ponte, d'échanges de poussins entre stations, etc. Bien que nécessaires à l'établissement de démonstrations scientifiques dans divers domaines, ces expériences réalisées sur les mésanges ne pouvaient pas être ignorées dans nos analyses : en effet l'augmentation (ou la diminution) de la taille de ponte d'un oiseau peut causer une diminution (ou une augmentation) de sa probabilité de survie (Nur, 1984), la pratique d'expérimentations invasives peut stresser énormément les oiseaux, altérant par là également leur probabilité de survie. Etant donné que ces expériences concernaient 1448 individus sur les 5499 restants (soit 26.33% des individus), il était difficile de simplement les supprimer du jeu de données, d'autant qu'il n'y avait aucune preuve que ce sous-échantillon était représentatif de la population : il était tout à fait possible que les expériences de *cross-fostering* étant difficiles à réussir, elles aient à chaque fois été commencées tôt dans la saison, et qu'ainsi les individus « victimes » de ces manipulations aient toujours été les plus précoces.

Une solution visant à garder toutes les données a été explorée dans un premier temps : il s'agissait de prendre en compte, dans la construction de nos modèles, les effets des expérimentations sur les probabilités de survie et de recapture (voir explications sur cette construction dans l'Encadré 1). Cette solution n'a pas donné de résultats concluants sur les effets des expérimentations sur la survie et la recapture des adultes de nos populations. Ceci est potentiellement dû au fait que les différentes expériences réalisées sur les adultes n'avaient pas toujours le même impact sur leur survie : en particulier les pontes à taille diminuée artificiellement devraient produire un effet plutôt positif sur la survie adulte, alors que l'inverse est attendu pour les pontes à taille artificiellement augmentée. Cependant la prise en compte de tels effets différents cause trop de complexité dans nos modèles par rapport aux objectifs de recherche énoncés.

Nous avons donc décidé de censurer les histoires des individus lorsqu'ils subissaient une expérience : leur histoire restait valide jusqu'à l'observation réalisée au moment de la pratique de l'expérience, puis plus du tout prise en compte à partir de l'année suivante. Ainsi la structure des modèles a pu être

grandement simplifiée (voir Encadré 1). Cette solution, bien que forçant à perdre encore des observations, nous a paru le meilleur compromis entre tirer le maximum de ce jeu de données en évitant de trop le réduire, et pouvoir faire des modèles à la structure la plus simple possible, facilitant et accélérant à la fois les analyses et la compréhension. La prise en compte de ces expériences est importante, car elle pourrait expliquer une partie des différences observées entre nos analyses et celles conduites par le passé sur les mêmes données (voir en particulier la discussion du Chapitre 3).

Encadré 1 :

Matrices de construction des modèles de Capture-Marquage-Recapture utilisables dans E-Surge.

Les procédés méthodologiques décrits ici sont applicables dans le programme E-Surge (Choquet et al., 2009). Voir son manuel d'utilisateur (Choquet and Nogue, 2011) pour des précisions techniques propres au programme.

A. Prenant en compte les expériences sur adultes altérant potentiellement leurs taux de survie.

Pour arriver à écrire correctement ce que l'on souhaite ici, les probabilités de recapture (qui se produisent avant les expériences) seront traitées comme une transition, par exemple d'un site vers un autre. On part de l'hypothèse que potentiellement les expériences vont également affecter la survie à long terme des individus qui les subissent. On doit donc considérer 7 états différents : (1) En vie non capturé et n'ayant jamais subi d'expérience auparavant (NC (NFE)), (2) en vie capturé n'ayant pas subi d'expérience et n'ayant jamais subi d'expérience auparavant (CNE (NFE)), (3) en vie capturé, subissant une expérience et n'ayant jamais subi d'expérience auparavant (CE (NFE)), (4) en vie non capturé et ayant subi une expérience auparavant (NC (FE)), (5) en vie capturé ne subissant pas d'expérience et ayant déjà subi une expérience auparavant (CNE (FE)), (6) en vie capturé subissant une expérience et ayant déjà subi une expérience auparavant (CE (FE)). Et trois événements possibles correspondants : (0) pas de capture, (1) capture sans expérience, (2) capture en faisant subir une expérience.

7 States:	NC (NFE)	Alive not captured (no former experiment)
	CNE (NFE)	Alive captured but no experiment (no former experiment)
	CE (NFE)	Alice captured and experiment (no former experiment)
	NC (FE)	Alive not captured (former experiment)
	CNE (FE)	Alive captured but no experiment (former experiment)
	CE (FE)	Alive captured and experiment (former experiment)
	D	Dead

3 events:	0 not captured
	1 captured, no experiment
	2 captured and experiment

Au départ les individus sont tous forcément capturés, et certains vont subir une expérience directement probabilité $(1 - \pi)$ alors que d'autres non (probabilité π).

Initial State	NC (NFE)	CNE (NFE)	CE (NFE)	NC (FE)	CNE (FE)	CE (FE)	D
	-	π	*	-	-	-	-

On prend en compte un taux de survie potentiellement différent pour chaque état, qu'on pourra grouper dans E-Surge via GEMACO (matrice « Survival »). **Matrices de transitions :**

Survival		NC (NFE)	CNE (NFE)	CE (NFE)	NC (FE)	CNE (FE)	CE (FE)	D
	NC (NFE)	ϕ_1	-	-	-	-	-	*
	CNE (NFE)	-	ϕ_2	-	-	-	-	*
	CE (NFE)	-	-	ϕ_3	-	-	-	*
	NC (FE)	-	-	-	ϕ_4	-	-	*
	CNE (FE)	-	-	-	-	ϕ_5	-	*
	CE (FE)	-	-	-	-	-	ϕ_6	*
	D	-	-	-	-	-	-	*

Capture		NC (NFE)	C (NFE)	NC (FE)	C (FE)	D
	NC (NFE)	*	p	-	-	-
	CNE (NFE)	*	p	-	-	-
	CE (NFE)	-	-	*	p	-
	NC (FE)	-	-	*	p	-
	CNE (FE)	-	-	*	p	-
	CE (FE)	-	-	*	p	-
	D	-	-	-	-	*

Experiment		NC (NFE)	CNE (NFE)	CE (NFE)	NC (FE)	CNE (FE)	CE (FE)	D
	NC (NFE)	*	-	-	-	-	-	-
	C (NFE)	-	*	e	-	-	-	-
	NC (FE)	-	-	-	*	-	-	-
	C (FE)	-	-	-	-	*	e	-
	D	-	-	-	-	-	-	*

La probabilité de recapture était considérée constante entre les états. A cette étape les oiseaux qui ont été expérimentés l'année précédente changent de statut et passent du côté des FE (Former Experiment : ayant subi une expérience auparavant). Ensuite ceux qui sont capturés ont une probabilité e de ne pas subir d'expérience. Finalement comme la recapture a déjà été traitée, les événements sont assez simplement décrits : les non-capturés et morts ne pourront pas être capturés, et selon leur statut les autres pourront éventuellement changer de classe et appartenir au monde des « FE ».

Events		0	1	2
NC (NFE)	*	-	-	-
CNE (NFE)	-	*	-	-
CE (NFE)	-	-	*	-
NC (FE)	*	-	-	-
CNE (FE)	-	*	-	-
CE (FE)	-	-	*	-
D	*	-	-	-

B – En censurant les histoires de ces individus à partir du moment où ils subissent une expérience.

Lorsqu'on se débarrasse ainsi du problème, tout devient beaucoup plus simple : il ne reste plus que 2 états : mort ou vivant (éventuellement 4 ou 6 lorsqu'on fait tourner des modèles multi-états pour tenir compte de la phénologie et/ou du succès reproducteur, voir Chapitre 1). Et en conséquence uniquement deux événements possibles :

2 States: A Alive
D Dead

2 Events: 0 not captured
1 captured

Initial State A D
*

Survival A D
A ϕ *
D - *

Events 0 1
A * p
D * -

Ainsi dans ce cas on ne s'intéressera qu'à une variable de survie, et une seule de recapture, alors que le modèle précédent (voir A.), devait estimer un taux initial d'individus ayant subi une expérience (π), 6 probabilités de survie (ϕ) potentiellement différentes, un taux de capture (p) et un taux d'expérimentation (e). Rajouter à cela la nature des expériences (positives ou négatives pour la valeur sélective de l'individu) rendrait l'ensemble extrêmement compliqué et lourd, et peu adapté à répondre aux questions posées dans cette thèse.

CHAPITRE 1 :

ETUDE DE L'EFFET DE LA PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION SUR LA SURVIE ADULTE AUX ECHELLES POPULATIONNELLES ET INDIVIDUELLES



Ce premier chapitre a pour but d'étudier un lien entre traits d'histoires de vie encore assez peu décrit : la relation entre phénologie de la reproduction et survie adulte, deux traits particulièrement intéressants dans l'étude d'organismes de milieux tempérés (voir l'introduction générale de la thèse pour des précisions). Nous avons étudié cette relation à partir de l'exemple du lien entre date de ponte à une année t et survie adulte de l'année t à l'année $t+1$. Cette analyse a été faite à partir d'une des populations de mésanges bleues présente dans notre jeu de données : E-Pirio, la plus anciennement suivie (bagueage systématique des mésanges aux nicheris depuis 1979), qui nous a ainsi fourni un maximum d'années pour établir des relations entre différents traits d'histoire de vie. L'idée était donc tout d'abord de considérer à l'échelle de la population s'il est possible d'observer certains compromis évolutifs, comme le coût de la reproduction, puis d'examiner de plus près les relations entre date de ponte et survie consécutive à l'échelle individuelle : observe-t-on plutôt les compromis évolutifs ou bien de l'hétérogénéité dans la population ? Simultanément, comme dans de nombreuses espèces d'oiseaux une date de ponte tardive est liée à une reproduction faible, et que pourtant la phénologie n'avance pas continuellement, nous avons voulu savoir si une date de ponte tardive pouvait être un trait sélectionné via la survie adulte. Le cas échéant, cela qui contrebalancerait la contre-sélection par la reproduction, et expliquerait la stase de la date de ponte d'année en année chez nos mésanges, au lieu d'un emballement vers une ponte de plus en plus précoce.

L'étude présentée ici a été réalisée en collaboration avec Alexandre Robert, Anne Charmantier, Clotilde Biard, Suzanne Bonamour du Tartre et Céline Téplitsky.

Life-history traits correlations vary between the population and individual scales: the example of breeding phenology and adult survival in a blue tit population

Introduction

The phenological response of organisms to variation in their local environment is a major issue in evolutionary ecology and conservation research, both because the diversity of this response reflects differences in evolutionary potential and strategies between and within species (Thackeray et al., 2016), and because advances in reproductive phenology is seen as one of the universal ecological responses to global warming (Durant et al., 2007; Parmesan, 2007). Although it has been shown that phenology can respond to meteorological variations (noise and cycles) as well as climatic trends in many plant (Bjorkman et al., 2015; Diekmann, 1996) and animal (Duursma et al., 2018; Samplonius et al., 2018; Sheriff et al., 2015) species, little is known about the mechanisms of these responses and their effects on demography (Forrest and Miller-Rushing, 2010).

In particular, it is likely that phenological variations, which may involve variations in strategy within populations, are constrained by trade-offs (Diggle, 1999; Forrest and Miller-Rushing, 2010). For example, in birds, while early reproduction might be beneficial in terms of reproductive success (in the focal population: Marrot et al., 2018, and reviews in Charmantier and Gienapp, 2014; Verhulst and Nilsson, 2008), it is also potentially associated with subsequent survival cost for the breeders (e.g. Brinkhof et al., 2002; Nilsson, 1994). The presence of these trade-offs could partly explain phenological mismatches (*i.e.* a difference between a species phenology and its main resource phenology) frequently observed in bird populations (Visser et al., 2012). Although a review of the literature provides multiple estimations of reproductive selection acting on avian breeding phenology, similar links between survival and timing of breeding are too scarce to conclude on the presence of such trade-offs. One reason why survival has not been explored frequently in this context might be because it is often assumed that reproductive success will be affected by breeding phenology while survival will be influenced by migration phenology (e.g. Visser and Gienapp, 2019).

Additionally, demographic consequences of phenological variations are often influenced by other mechanisms, for instance population density: although high density is often related to high intrapopulation competition and therefore low survival (Fay et al., 2015; Le Cœur et al., 2016), population density can also be a factor maintaining a demographic stability in a changing environment. Reed and colleagues (Reed et al., 2013) showed that in a Great tit (*Parus major*) population, the reduced reproductive success observed in years with greater mismatch between the tits and their prey was compensated by a higher overwinter survival due to relaxed competition.

Overall, exploring these phenological responses and their associated demographic benefits and costs can be achieved at two distinct scales: a/ the population scale, by studying for example the overall response of a population (e.g. mean or median phenology, reproductive success or survival) to interannual environmental variation, or b/ the individual level, by focusing on the relative

position of each individual in the distribution of reproductive success, survival and phenology under particular conditions (e.g. for the same year). The first approach examines a set of common responses (behavioural, demographic) to environmental conditions, while the second approach focuses on the individual heterogeneity of a population in terms of fitness components. While some external constraints induced by the limitation of resources for survival and reproduction are shared by all individuals of the population, differences can arise in resource acquisition due to e.g. genotype or developmental conditions (Lindström, 1999; van Noordwijk and de Jong, 1986; Wilson and Nussey, 2010).

In the context of exploring demographic consequences of phenological changes, investigating variation within and between individuals is of primary importance as it occurs in virtually all traits, including demographic components such as reproduction and survival (Clutton-Brock, 1988). Between-individual variation may be linked with phenotypic attributes that change along an individual's life, such as age or breeding status, or with fixed attributes (such as sex or genotype, see Gimenez et al., 2018 and references therein). A significant part of the research on individual heterogeneity has focused on the covariation between demographic components such as reproduction and survival. In particular, a negative relationship between survival and reproduction is expected in the context of a trade-off (energetic or genetic) between these two components (Harshman and Zera, 2007; Roff, 1993; Stearns, 1992). On the contrary, a positive relationship is expected within the framework of dynamic (Tuljapurkar et al., 2009) and/or fixed (Cam et al., 2013) variations between individuals. Fixed individual heterogeneity is linked, for example, to intrinsic or resource acquisition differences early in life (Hamel et al., 2009; Lescroël et al., 2009), sometimes referred to as individual quality (Cam et al., 2002; Wilson and Nussey, 2010). Reproductive costs and individual quality are not mutually exclusive and have been suggested to interact with each other as well as with environmental (Robert et al., 2012) and individual (Robert et al., 2014) conditions.

Although phenological variation within populations has been well described in many organisms (Elzinga et al., 2007; Forrest and Miller-Rushing, 2010; Laaksonen et al., 2006), the relationship between such variation and demographic heterogeneity remains poorly understood both empirically and theoretically. Even in the well-studied context of temperate forest passerines where early seasonal breeding has been repeatedly associated with higher breeding success, the theoretical frameworks outlined above on trade-offs *versus* resource acquisition and individual heterogeneity can lead to two opposing predictions. First, one could predict that, in a given population a given year, the earliest breeders will show the lowest survival due to a reproduction-survival trade-off. Alternately, one could expect that the high "quality", earliest breeders (e.g. with highest resource acquisition), will exhibit the highest survival. Additionally, the question remains whether the observed phenology-survival pattern is consistent across years, in particular whether it is similar in years with early or late average breeding dates. Answering these questions requires studying the links between reproductive phenology and survival, first at the population level, second at the individual heterogeneity level, and third the links between these two levels.

In this study, using a long-term monitoring dataset, we investigated the effect of breeding phenology on adult survival in a population of a temperate passerine bird, the Blue tit (*Cyanistes caeruleus*). The data comprised 1562 adult individuals captured and ringed in nest boxes during the reproduction period across 38 years (1979-2016). In this population, breeding phenology is influenced by meteorological conditions. Median laying date is earlier in warmer years (Bonamour et al., 2019) and has an impact on breeding success: earlier breeding is correlated with higher number of fledglings at the individual and population scales (Marrot et al., 2018). Long-term effects of climate on the phenology of the studied population also occurred over the period of the study (Marrot et al., 2018), during which spring temperatures have significantly increased (1979-

2016: +0,49°C/decade; $p\text{-value} < 10^{-3}$) and median laying dates have significantly advanced (1979-2016: -2,97 days/decade; $p\text{-value} < 10^{-3}$).

Using flexible capture-mark-recapture multistate modelling (Lebreton et al., 2003), we addressed four different questions: First, is there a link between population-level phenology and average annual adult survival in the focal Blue tit population? Since previous experimental studies in birds (Brinkhof et al., 2002; Wiggins et al., 1998) including blue tits (Nilsson, 1994; Nilsson and Svensson, 1996) have revealed a cost of early breeding on adult survival, we predict a low average adult survival following early population breeding phenology. Second, within a given year, what is the link between individual timing of breeding (quantified as laying date quartiles of the population, hereafter *relative laying date*) and adult survival? We expect to find either a positive association between early breeding and survival if “good quality” individuals are those that invest in early breeding (Robb et al., 2008) or, on the contrary, a negative association if the cost of breeding earlier outweighs differences in individual heterogeneity (Tarwater and Arcese, 2017). Third, does the link between the relative laying date and adult survival vary depending on the conditions faced in a given year (e.g., population density)? Here we expect to find a weaker link between relative laying date and adult survival in years with low constraints on breeding (e.g. low population density) and therefore probable relaxed cost of breeding. Finally, since breeding early and having a high breeding success are correlated (*i.e.* early broods are larger: review in Klomp, 1970, in the focal population Delahaie et al., 2017) but may convey distinct costs or reflect distinct facets of individual heterogeneity, our last interrogation is about the link between relative laying date, survival and individual breeding success. Specifically, are large brood sizes relative to the population associated with high or low survival, and what is the magnitude of this effect relative to the effect of laying date?

Methods

1. Population Monitoring

Our data was collected over 38 years (1979-2016) in a natural population of blue tits *Cyanistes caeruleus* in an evergreen oak (*Quercus ilex*) forest on the Mediterranean island of Corsica (E-Pirio site: Lat 42.38; Long: 8.75; see Blondel et al., 2006 and Charmantier et al., 2016 for details). Blue tits are cavity-nesting non-migratory passerine birds that readily breed in nest boxes, which they often prefer to natural cavities (Newton, 1994). The high density of nest boxes compared to the rarity of natural cavities in the E-Pirio site (A.C., unpublished data) allowed us to monitor almost all breeding individuals in the E-Pirio study area. During the whole study period, nest boxes were checked every year at least weekly during the breeding season (March to June), allowing to accurately assess the date of the first laid egg for all clutches (hereafter, laying date), as well as the clutch size and the number of fledglings. Breeders were captured in the boxes when the chicks were 10-15 days old, *i.e.* late enough to avoid the risk of nest abandonment, but early enough to avoid early departure by the chicks. Parents were identified with a unique numbered metal ring provided by the Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO, which also provided the permits under which capture and handling of birds were conducted). Sex and age at first capture were determined by plumage patterns for every breeder. As these patterns cannot be used to age individuals older than two years, only two adult age classes were used in survival modelling: 1 year and 2 or more years. Individuals whose age at first capture had not be

assessed were removed (3.4% (n=55) of the individuals). In total, 1562 reproducing individuals were considered in this study. All data analysed concerned first broods only (second broods represent less than 2.5% of breeding events in this population).

2. Population-level annual covariates

For each year of the study, we computed the median of individual laying dates in the population (median laying date, medLD), the mean number of fledglings per attempted first brood in the population (reproductive success, repS) and the arcsine normalized density of the population (population density, popD).

Population density was obtained by measuring nest box occupation rates by blue tits in a defined area of the study site, where nest boxes number varied as little as possible over the 38 years of study (n=58 to 62 nest boxes). Only blue tit occupation was considered as the diameter of the nest boxes entry hole (26 mm) was too small to allow regular occurrence of Great tit (*Parus major*) nesting.

The meteorological variable (Temp) used to study how climate affects individual survival and reproduction is the average daily mean temperature during the period from March 31st to May 7th. This 38 day window has been identified in a previous study using a sliding window analysis, as the time window most correlated with the average annual laying date in the focal population (see Table 1 in Bonamour et al., 2019). The temperature data were obtained by regressing daily temperature measurements over 4 years in the E-Pirio station with temperature data from the meteorological station of Calvi (Lat: 42.52; Long: 8.79, 15.9 km away from the population) and inferring the temperature in E-Pirio over the remaining years.

3. Capture-Mark-Recapture modelling

Individual capture-recapture histories for the 1562 breeding individuals were analysed to provide robust estimates of survival rates and recapture probabilities (respectively ϕ and p , Lebreton et al., 1992), using a logit-link function. Monostate Capture-Mark-Recapture modelling was used for the assessment of the link between annual population-level phenology and annual survival, while multistate capture-mark-recapture models (Lebreton et al., 2003) were necessary for assessing the link between intra-population variation of phenology (i.e., relative laying date), breeding success and adult survival. All analyses were conducted using the program E-SURGE (Choquet et al., 2009b). Goodness-of-fit of models to the data was ensured for each dataset using the program U-CARE (Choquet et al., 2009a), based on the Cormack Jolly Seber model for monostate models and on the Jolly Move model for multistate models.

In several years, experiments were conducted in the population including brood size manipulations that can highly alter adult survival (Dijkstra et al., 1990; Nur, 1984). Capture-recapture histories of the corresponding individuals were censored right after the first time they experienced such a fitness-changing experiment. However nestlings born during these experiments and later recaptured as adults were not removed from the analysis. This necessary censoring resulted in a significant decrease in observation numbers (-23.6% from 2955 to 2258 capture and recapture events in the monostate dataset). Breeding events in experimental conditions were also removed for reproductive success estimations.

4. Data analysis and model selection

The Akaike's Information Criterion corrected for overdispersion and small sample size (QAICc) was used for model selection (Burnham and Anderson, 1998). A low QAICc was considered revealing a good compromise between the fit to the data (likelihood of the model) and the number of parameters used by the model. The threshold for significant difference between two models was set at two QAICc points. In case of lower difference, the model with the lowest number of parameters was selected (see tables 3 and 4). The four main questions addressed are summarised in Table 1 and details are provided in the sections below.

a) Link between population-level phenology and average annual adult survival

Prior to assessing the effects of population-level covariates on survival, a preliminary model selection assessed the effects of year, sex and age on recapture (p) and survival (ϕ) probabilities with the monostate dataset of capture histories (Table 2A). The starting model (Model 22) included potential effects of sex, age and yearly variations (hereafter, *year*) on survival and potential effects of sex and year on recapture probabilities. Only simple (first order) interactions between variables influencing survival and recapture probabilities were considered, to enable robust biological interpretation of the results and avoid overcomplexity. All subsequent models were nested in this one. The model selection started with simplifying constraints on p . As a second step, we retained the best model structure for recapture and considered simpler survival models. We then used the best model to test the effects of our three demographic temporal covariates (medLD, popD, repS) and their interactions (Table 2B) on survival.

b) Link between individual timing of breeding (relative laying date) and adult survival

To assess the effect of intra-population variation in laying dates, a multistate dataset of capture histories for our population was created. The different states were defined as the quartiles of laying date distribution of the population in a given year, for instance the 25% earliest breeders in the population for a given year were given the state "1" for this year, and the latest quarter were given state "4". Observations without any laying date information were removed (4 observations, 3 individuals, out of 2258 observations).

The starting model used for model selection (Table 3, Model 85) was set to have only sex allowed as a possible constraint for recapture probabilities (p) based on the above selection procedure on the monostate model. It included (1) all possible interactions between state, sex and age for the probability estimates of being in a given initial state (IS); (2) interactions between sex, age, departure and arrival state for between state transition probabilities (T); (3) interactions between state, sex and age for survival probabilities (ϕ). Selection was made sequentially (i.e. by retaining the best structure at each step for the next step) firstly on initial state distribution constraints, then on transition probabilities constraints. For survival constraints, the possible interactive effects of sex and age with the states were tested. Then various potential groupings of states were tested with the association of sex and age as in the best previous models, including grouping of quartiles 1 vs 2 3 4, 1 2 3 vs 4, 1 vs 2 3 vs 4, 1 2 vs 3 4, 1 vs 2 vs 3 4, 1 2 vs 3 vs 4.

c) Effects of population-level annual covariates on the relative laying date - adult survival link

Based on model selection described above, we started from a model taking into account differences in laying date quartiles (Tables 3 and 4: model 43), and ran further model selection by adding four population-level annual metrics (Temp, medLD, popD, repS) and their interactions as continuous temporal covariates (Table 4).

d) Links between individual breeding success, relative laying date and adult survival

To assess the role of intra-population reproductive investment in the system, another multistate dataset of capture histories was used. The 6 states took into account combinations of the individual differences in reproduction in three categories (Failure: clutch abandoned or predated, 0 fledglings; Low reproduction: number of fledglings below the median number of fledglings per brood in the population this year; High reproduction: number of fledglings above this median) and individual differences in phenology in two categories (Early breeders: first quartile of laying date (state 1 in the previous dataset), Late breeders: second to fourth quartiles of laying date (states 2,3 and 4 in the previous dataset)) (see Figure 5A).

The starting model for the selection included the interactive effects of age, sex and state for its various structural components (Table 5, model 276). Recapture probabilities were assumed to depend on sex only. The sequential selection procedure was the same as above. For survival rates, various groupings of states were tested (Table 5, Figure 5) including grouping of states 1 2 vs 3 4 5 6, 1 2 vs 3 4 vs 5 6, 1 3 5 vs 2 4 6, 1 2 vs 3 5 vs 4 6.

	Population-level analysis	Individual-level analysis	Additional annual population-level covariates tested on survival	Type of models used
a) Link between population-level phenology and average annual adult survival	Phenology ↔ Survival		Demographic covariates (median laying date, population density, mean reproductive success)	Monostate models
b) Link between individual timing of breeding (relative laying date) and adult survival		Relative Phenology ↔ Survival		Multistate models (4 relative laying date states)
c) Effects of population-level annual covariates on the relative laying date - adult survival link		Relative Phenology ↔ Survival	Demographic covariates and spring temperature	Multistate models (4 relative laying date states)
d) Links between individual breeding success, relative laying date and adult survival		Relative Laying date and Relative Reproductive Success ↔ Survival		Multistate models (6 relative laying date and reproductive success states)

Table 1: Summary of the four main types of questions addressed and models used in this study.

Results

Goodness-of-fit

No significant violation of standard models assumptions was found while performing the goodness-of-fit tests using program U-CARE (Choquet et al., 2009a): Detailed goodness-of-fit results are provided in Appendix 2.

a) Link between population-level phenology and average annual adult survival

The best model from our preliminary selection on the single state capture histories (without covariates) is presented in Table 2A (Model 1). This model assumes an effect of sex only on recapture probabilities, with higher recapture rates for females ($p_{males} = 0.673 [0.611; 0.729]_{95\%CI}$; $p_{females} = 0.859 [0.805; 0.899]_{95\%CI}$), and of age only on survival probabilities, with higher survival probabilities for first year adults than older adults ($\phi_{1year} = 0.597 [0.546; 0.645]_{95\%CI}$; $\phi_{2+years} = 0.526 [0.494; 0.558]_{95\%CI}$).

When adding the three population-level annual demographic covariates (median laying date of the population (medLD), population density (popD) and mean number of fledglings per attempted brood in the population (repS)) as determinants of survival, we observed that adding each covariate separately to Model 1 improved the fit to the data (Table 2B, models 35, 36 and 37). The best model from this selection was Model 23, which took into account the effects of the medLD, popD and their interaction.

All models show a positive relationship between the median laying date and adult survival and a negative relationship between density and survival, which means that a late reproduction of the population is associated with a high subsequent adult survival, and that a high density of the population is associated with a low subsequent survival (Figure 1A and B). The interaction between population density and median laying date is negative: when population density increases, the strength of the (positive) relationship between median laying date and adult survival decreases and it almost becomes negative; when median laying date increases, the strength of the (negative) relationship between population density and adult survival decreases and it almost becomes positive.

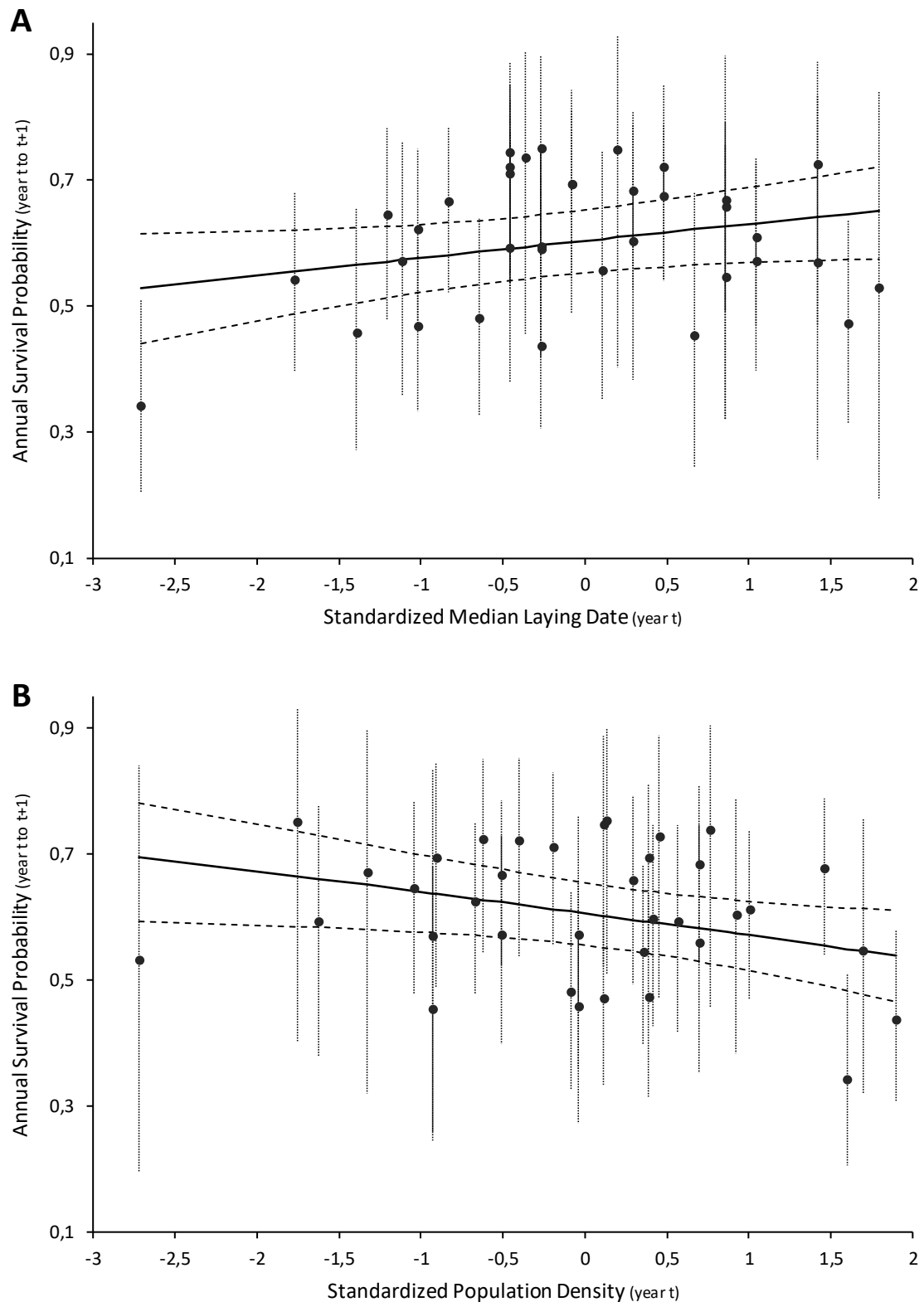


Figure 1: Relation between annual survival probabilities and two demographic parameters. A: Survival is positively correlated with median laying date of the population in the previous spring ($\beta=0.11$; $SE=0.06$). The points are the estimates of Model 3 (Table 2A) for age 1 with 95% confidence intervals, the solid line is for age 1 from Model 36 (Table 2B) which has a continuous effect of median laying date on survival, its 95% CI are represented by the dashed lines. B: Survival is negatively correlated with population density during the previous spring ($\beta=-0.14$; $SE=0.07$). The points are the estimates of Model 3 (Table 2A) for age 1 with 95% confidence intervals, the solid line is for age 1 from Model 35 (Table 2B) which has a continuous effect of population density on survival, its 95% CI are represented by the dashed lines.

TABLE 2 A

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	ΔQAICc
1	$\phi(\text{age}) P(\text{sex})$	5	2540.2929	0
2	$\phi(\text{sex} + \text{age}) P(\text{sex})$	6	2540.2025	1.9193
3	$\phi(\text{age} + \text{year}) P(\text{sex})$	41	2470.4757	3.5672
4	$\phi(.) P(\text{sex})$	4	2545.7377	3.4367
5	$\phi(\text{sex.age}) P(\text{sex})$	7	2540.1151	3.8431
6	$\phi(\text{sex} + \text{age} + \text{year}) P(\text{sex})$	42	2470.3746	5.5354
7	$\phi(\text{sex}) P(\text{sex})$	5	2545.7185	5.4256
8	$\phi(\text{sex.age} + \text{year}) P(\text{sex})$	43	2470.1824	7.4142
...				
18	$\phi(\text{sex.age} + \text{sex.year} + \text{age.year}) P(\text{sex})$	112	2407.8799	92.2250
...				
22	$\phi(\text{sex.age} + \text{sex.year} + \text{age.year}) P(\text{sex.year})$	180	2305.7482	143.6878

TABLE 2 B

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	ΔQAICc
23	$\phi(\text{age} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	8	2525.3938	0
24	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	9	2523.5997	0.2205
25	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{repS}*\text{popD}) P(\text{sex})$	8	2527.0215	1.6277
26	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	10	2523.0285	1.6654
27	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{popD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	10	2523.5981	2.2350
28	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{popD}) P(\text{sex})$	9	2526.3613	2.9820
29	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{LEDmed} + \text{repS}*\text{popD} + \text{repS}*\text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	11	2523.0106	3.6654
...				
35	$\phi(\text{age} + \text{popD}) P(\text{sex})$	6	2535.6175	6.1994
36	$\phi(\text{age} + \text{medLD}) P(\text{sex})$	6	2536.8621	7.4441
37	$\phi(\text{age} + \text{repS}) P(\text{sex})$	6	2537.0717	7.6536
...				
1	$\phi(\text{age}) P(\text{sex})$	5	2540.2929	8.8652
...				

Table 2: Monostate model selection assessing the link between population-level phenology and average annual survival. Full tables are provided in Appendix 1. A: Preliminary model selection assessing the effects of year, sex and age on recapture (p) and survival (ϕ) probabilities. Starting model: Model 22, best model: Model 1. QAICc(Model 1) = 2550.3171. B: Secondary model selection assessing the effect of three annual population-level demographic covariates (repS= reproductive success, popD = population density, medLD = median laying date) on survival probabilities. The covariates and their interactions were added to preliminary selected model 1. Starting model: Model 1, best model: Model 23. QAICc(Model 23) = 2541.4519.

b) Link between individual timing of breeding (relative laying date) and adult survival

The model selection on the state-separated laying date quartiles capture histories dataset did not show any model stand out in terms of QAICc. Seven different models were included within the first 2 points of QAICc of our selection (Table 3). All differ only by their constraints on survival estimates, differences among phenological quartiles are included in 5 of these models and the effect of sex is included in only one of them. A model averaging conducted on these models provided an accurate graphic representation of the estimates they produced (Figure 2). While little differences occurred for first year adults, survival for older adults decreased very consistently from the first to the last laying date quartile.

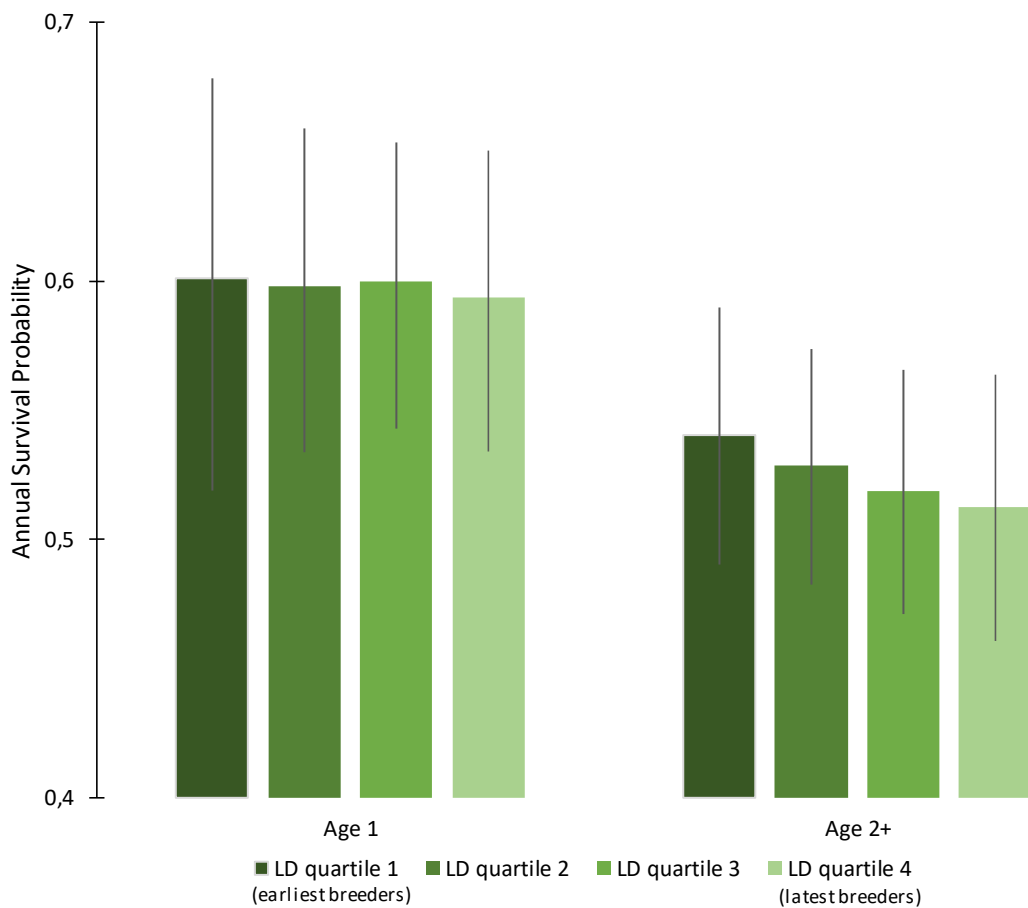


Figure 2: Survival associated with different laying date quartiles (LD quartile) of the population obtained by model averaging of the first seven models of our selection (Table 3). For both age classes, each bar represents a different quartile, lines indicate the 95% confidence intervals of the estimates.

TABLE 3

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	$\Delta QAI Cc$
41	IS(to.age) ϕ (age) T(f.to + age) P(sex)	23	8539.8297	0
42	IS(to.age) ϕ (f(1 2 3,4) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8538.5821	0.7885
43	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8538.5896	0.7960
44	IS(to.age) ϕ (f(1 2,3 4) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8539.1739	1.3803
45	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4).age) T(f.to + age) P(sex)	25	8537.5055	1.7496
46	IS(to.age) ϕ (sex + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8539.7733	1.9797
47	IS(to.age) ϕ (f(1 4,2 3) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8539.8296	2.0360
48	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3,4) + age) T(f.to + age) P(sex)	25	8538.015	2.2591
49	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4) + sex + age) T(f.to + age) P(sex)	25	8538.5418	2.7859
...				
74	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + age) P(sex)	37	8528.262	17.0781
...				
84	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	72	8491.6054	53.3756
85	IS(to.sex.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	78	8483.6279	58.1008
...				
101	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(.) P(sex)	25	8666.1608	130.4050
...				

Table 3: Multistate model selection assessing the link between relative laying date and subsequent adult survival. Full table is provided in Appendix 1. The four states represent laying date quartiles (an individual in state 1 has laid in the earliest 25% of the population). All models have sex as only constraint on recapture probabilities (P). Selection was made sequentially (by retaining the best structure at each step for the next step), firstly on initial state distribution constraints (IS), then on transition probabilities constraints (T), then on survival constraints (ϕ). Starting model: Model 85, best model: Model 41. $QAI Cc(\text{Model 41}) = 8586.2435$. For initial state distribution: to = initial state. For between states transitions probabilities: f = departure state, to = arrival state. For survival: f = state of the individual.

c) Effects of population-level annual covariates on the relative laying date - adult survival link

Performing a new model selection after adding one meteorological (Temp) and three demographic (medLD, popD and repS) continuous temporal covariates affecting survival to our models yielded the same results as in the single state model selection (see a)): the most important temporal covariates were the median laying date, population density and their interaction, all included in the best model (Table 4, model 104).

In all models of this selection, the survival estimates associated with laying date quartile 1 (25% earliest breeders of the population for a given year) were higher than those associated with grouped laying date quartiles 2, 3 and 4 (e.g. Model 43 gives $\phi_{\text{Age1,LD1}} = 0.628 [0.553; 0.698]_{95\%CI}$; $\phi_{\text{Age1,LD234}} = 0.592 [0.541; 0.641]_{95\%CI}$).

Overall, while adult survival was globally positively correlated with median laying date, we observed differences in the slope of this correlation between early breeders and the other individuals: early breeders tended to be almost unaffected by the median laying date ($\beta_{LD1} = 0.02$; $SE = 0.13$ for early breeders (laying date quartile 1) and $\beta_{LD234} = 0.14$; $SE = 0.07$ for others in model 154, Figure 3). The correlation between adult survival and population density remained almost equal for both categories of laying date ($\beta_{LD1} = -0.19$; $SE = 0.14$ and $\beta_{LD234} = -0.13$; $SE = 0.07$ in model 139, Table 4).

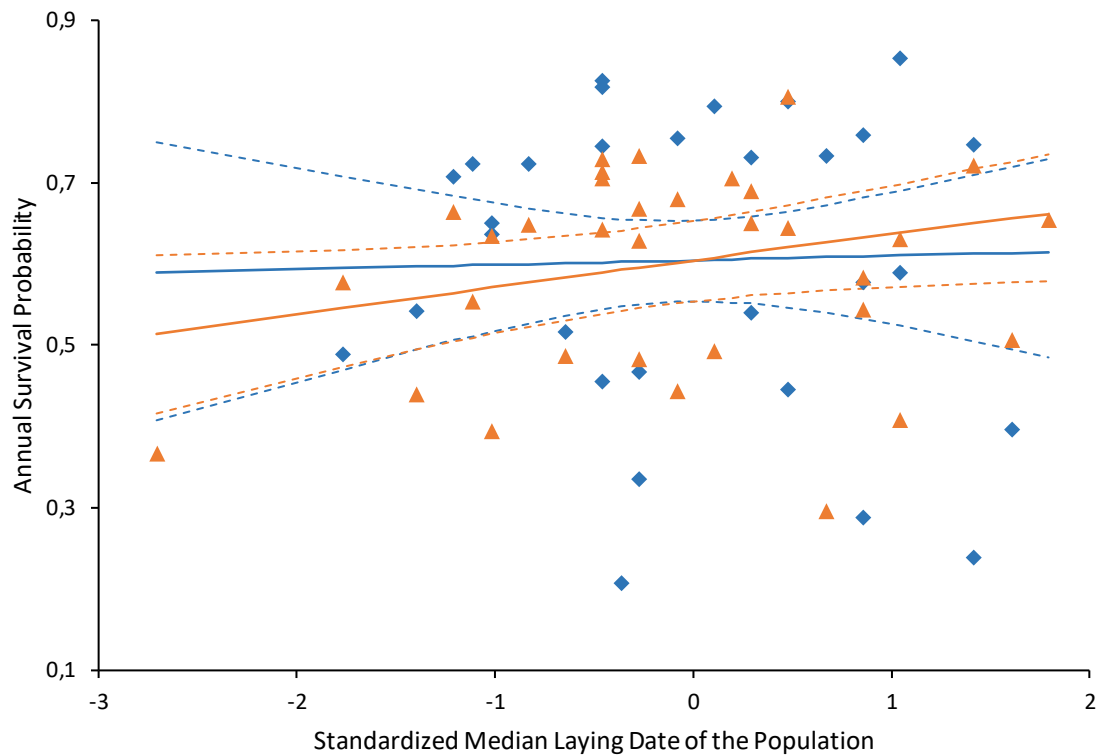


Figure 3: Annual survival probabilities as functions of the median laying date of the population for early breeders (laying date quartile 1, in blue) and for other individuals (laying date quartiles 2, 3 and 4, in orange). Points are the annual survival estimates for age 1 from Model 219 (Table 4), solid lines are the slopes for age 1 of both laying date quartile groups (1 vs 2,3 and 4) from Model 154 (Table 4), their 95% confidence intervals are represented by the dashed lines.

When looking at the same correlations of annual demographic covariates with survival, but taking the most important covariates namely median laying date, population density and their interaction into account at the same time, different effects arose (Figure 4): For all relative laying date states, at high population density, the positive correlation between survival and the median laying date still occurred. At low population density, the correlation became negative. This pattern was qualitatively similar but stronger for early breeders than for others.

TABLE 4

Model Number	Model Description				Number of Parameters	Deviance	ΔQAIC
	IS	ϕ	T	P			
103	to.age	(medLD + popD + medLD*popD) + f(1,2 3 4) + age)	f.to + age	sex	27	8523.965	0
104 (Figure 4)	"	(medLD + popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8520.1337	0.2548
105	"	(Temp + medLD + popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8516.6351	0.8483
106	"	(medLD + popD + repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8518.0671	2.2803
107	"	(popD + repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8522.5685	2.6895
108	"	(Temp + medLD + popD + repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8515.5744	3.8861
		...					
139	"	(popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8535.0067	6.9617
		...					
154 (Figure 3)	"	(medLD).f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8536.0373	7.9923
		...					
43	"	f(1,2 3 4) + age	"	"	24	8538.5896	8.5069
		...					
219	"	year.f(1,2 3 4) + age	"	"	97	8406.1028	28.899

Table 4: Multistate model selection assessing the effects of population-level annual covariates on the relative laying date - adult survival link. Full table is provided in Appendix 1. The effects of 4 annual covariates (Temp = mean daily mean temperature from March 31st to May 7th, repS = reproductive success, popD = population density, medLD = median laying date) and their first-order interactions as continuous temporal covariates on survival probabilities are tested on one of the best models from the precedent selection (Table 3): Model 43. Starting model: Model 43, best model: Model 103. QAICc(Model 103) = 8578.5326. For initial state distribution: to = initial state. For between states transitions probabilities: f = departure state, to = arrival state. For survival: f = state of the individual.

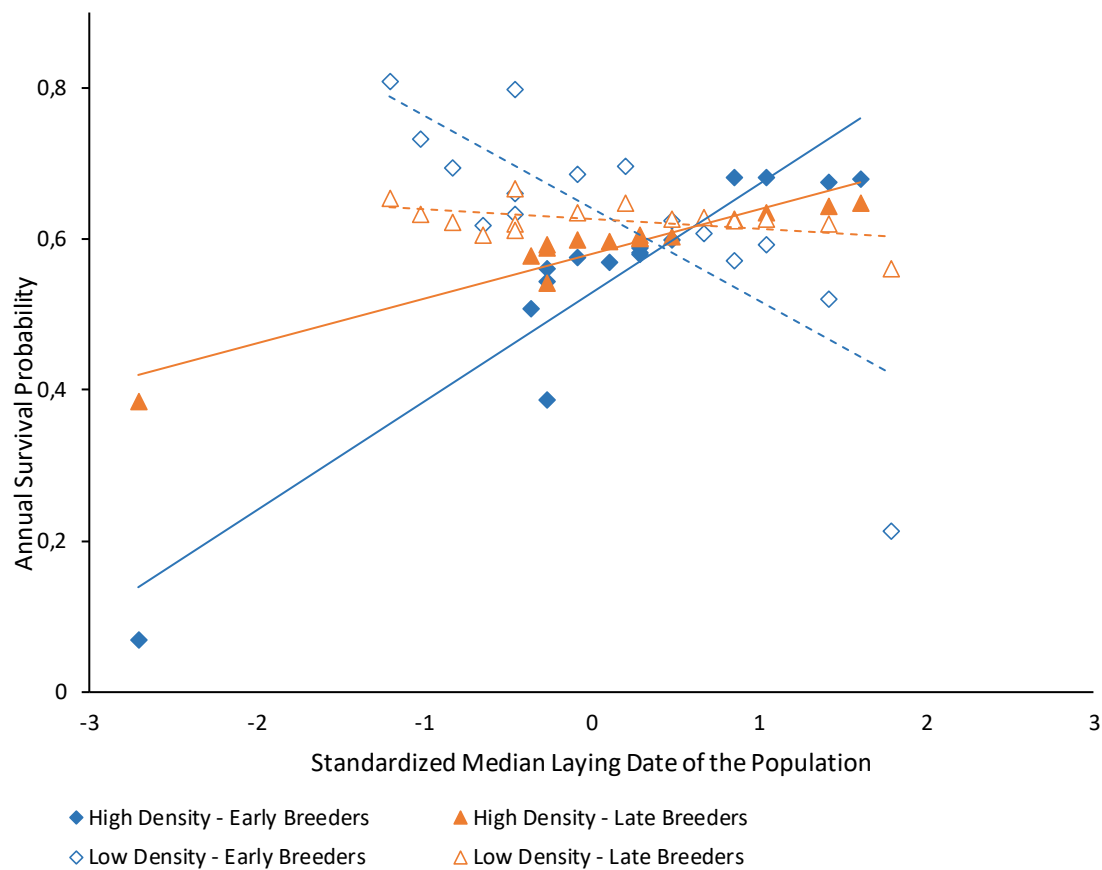


Figure 4: Annual survival probabilities as functions of the median laying date of the population at high (full points, solid lines) and low (empty points, dashed lines) population density, for early breeders (LD quartile 1, blue) and later breeders (LD quartiles 2, 3 and 4, orange). High/low density years are the 15 years of monitoring with highest/lowest population densities. Estimates are from the best Model 104 (Table 4).

d) Links between individual breeding success, relative laying date and adult survival

When considering combinations of breeding success and relative laying date states (Figure 5A for a description of the states) on subsequent survival probability, model selection resulted in four models differing from less than two points of QAICc (Table 5, Figure 5C), clearly indicating that the most important survival variation within our combined states occurred between individuals failing to reproduce and those that succeed (regardless of their relative laying date, Figure 5D). The average survival estimates were respectively 0.614 [0.562; 0.664]_{95%CI} for successful breeders and 0.481 [0.387; 0.576]_{95%CI} for failed breeders (estimates from model 220). While early breeders exhibited slightly higher survival probabilities than late breeders for the two categories of successful breeders (Figure 5C and D), our analysis indicated that the magnitude of this difference was small as compared with the difference in survival between failed and successful breeders.

Our analysis also revealed that transitions were asymmetrical with respect to the breeding state: both failed and successful breeders tended to transition preferentially to successful breeding states (model 265, comparison with null model 284 of equal transition probabilities: $\Delta\text{QAICc}=138.95$, see Figure 5B for transition estimates).

A.

State	Reproductive Success	Relative laying date
1	Failure	Early Breeding (quartile 1)
2	no fledglings	Late Breeding (quartiles 2, 3 and 4)
3	Low Success	Early Breeding (quartile 1)
4	less fledglings than median of the population	Late Breeding (quartiles 2, 3 and 4)
5	High Success	Early Breeding (quartile 1)
6	more fledglings than median of the population	Late Breeding (quartiles 2, 3 and 4)

B. Transition probabilities:

		to					
		state 1	state 2	state 3	state 4	state 5	state 6
from	state 1	NA	0.085	0.270	0.370	0.275	NA
	state 2	NA	NA	0.116	0.184	0.294	0.272
	state 3	0.079	0.067	0.314	0.198	0.224	0.118
	state 4	0.023	0.123	0.144	0.384	0.140	0.186
	state 5	0.042	0.035	0.244	0.162	0.409	0.108
	state 6	0.022	0.096	0.143	0.288	0.232	0.219

(mean transition probability: 0,167)

C.

Model Number	Model Description	$\Delta Q A I C c$	Signification of grouped states for Survival	Number of different Survival Estimates	Annual Survival at age 1					
					State 1	State 2	State 3	State 4	State 5	State 6
220	f(12,3456)+age	0	Reproduction Failure, Reproduction Success (<i>Additive age effect</i>)	2	0.481		0.614			
221	f(12,35,46)+age	1.1828	Reproduction Failure, Reproduction Success and Early Breeding, Reproduction Success and Late Breeding	3	0.484		0.639	0.608		
222	f(12,3456).age	1.8208	Reproduction Failure, Reproduction Success (<i>Interactive age effect</i>)	2	0.458		0.618			
223	f(12,34,56)+age	1.8468	Reproduction Failure, Reproduction with Low Success, Reproduction with High Success	3	0.48		0.62		0.605	
233	age	5.7687	No states	1	0.597					
235	from+age	6.7108	No grouping	6	0.465	0.489	0.658	0.61	0.617	0.603
236	f(135,246)+age	6.7556	Early Breeding, Late Breeding	2	0.623	0.591				

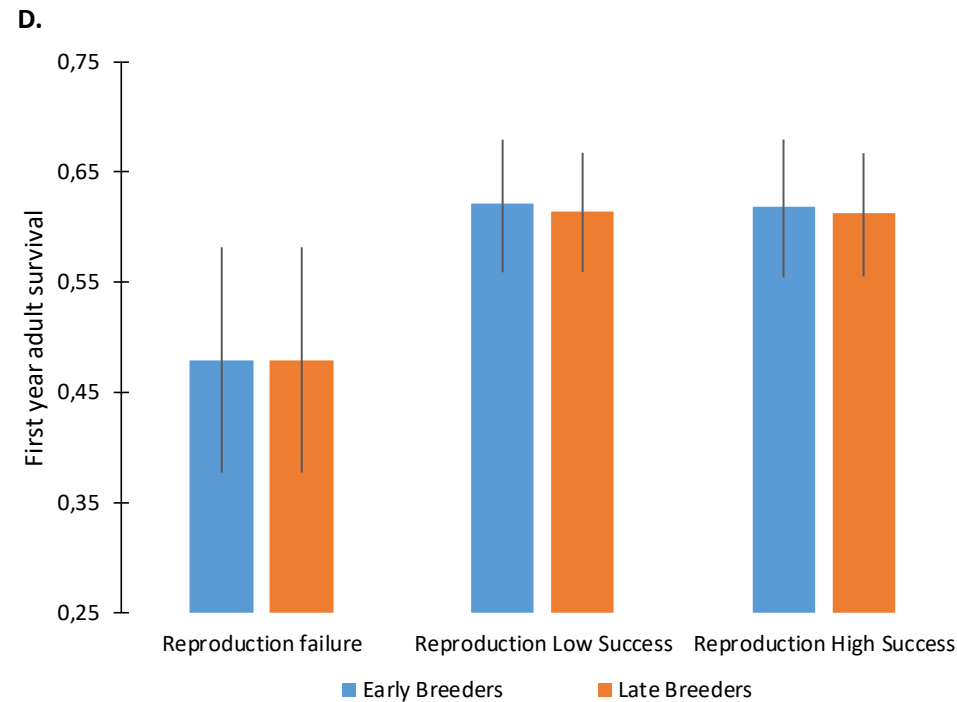


Figure 5: Links between individual breeding success, relative laying date and subsequent adult survival. A: Description of the reproductive success and laying date states used in the multistate models. B: Estimates of transition probabilities among breeding success and relative laying date states (model 220, Table 5 and C). For example, the probability of transitioning from state 3 to state 4 is 0.198. NA correspond to transitions that could not be estimated due to insufficient data. C: Models of significant interest from the model selection (Table 5) with the interpretation of the provided estimates. D: Estimates of first year adult survival in the year following a given breeding success and relative laying date. The provided estimates were obtained by model averaging on the 4 best models of our selection (Table 5), 95% CIs are represented by the grey lines.

TABLE 5

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	ΔQAICc
220	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	45	9508.2521	0
221	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,35,46) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	46	9507.3651	1.1828
222	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456).\text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	46	9508.0031	1.8208
223	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,34,56) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	46	9508.0291	1.8468
224	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456) + \text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	46	9508.196	2.0137
225	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456).\text{age} + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	47	9507.9551	3.8442
226	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,34,56) + \text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	47	9507.976	3.8651
227	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456).\text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	47	9507.9806	3.8697
228	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456) + \text{sex}.\text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	47	9508.1567	4.0458
229	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456)) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	44	9514.2306	3.9101
...				
233	<i>IS(to.age) $\phi(\text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	44	9516.0891	5.7687
...				
235	<i>IS(to.age) $\phi(\text{from} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	49	9506.6743	6.7108
236	<i>IS(to.age) $\phi(f(135,246) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	45	9515.0078	6.7556
...				
265	<i>IS(to.age) $\phi(f.\text{age}.\text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	66	9498.2507	33.7948
...				
274	<i>IS(to.age) $\phi(f.\text{age}.\text{sex}) T(f.to.\text{age}.\text{sex}) P(\text{sex})$</i>	153	9414.8768	139.547
...				
276	<i>IS(to.sex.age) $\phi(f.\text{age}.\text{sex}) T(f.to.\text{age}.\text{sex}) P(\text{sex})$</i>	163	9408.5465	155.786
...				
284	<i>IS(to.age) $\phi(f.\text{age}.\text{sex}) T(.) P(\text{sex})$</i>	37	9697.4963	172.741
...				

Table 5: Multistate model selection assessing the links between individual breeding success, relative laying date and adult survival. Full table is provided in Appendix 1. The 6 states represent different categories of individual breeding success and relative laying date (see Figure 5 for details). Starting model: Model 276 included the interactive effects of age, sex and state for its various structural components. Recapture probabilities were assumed to depend on sex only. Sequential selection procedure was the same as in the precedent model selection (Table 4). Best model: Model 220. $\text{QAICc}(\text{Model 220}) = 9599.8097$.

Discussion

The analysis conducted on the links between reproductive phenology and subsequent adult survival in a Mediterranean forest Blue tit (*Cyanistes caeruleus*) population revealed that (a) at the population scale, early median breeding years are followed by lower average adult survival, (b) at the individual level, relative early breeders within the population have higher subsequent survival than relative late breeders, (c) population density influences the relative phenology ↔ survival relationship, (d) individual relative reproductive success also influences subsequent adult survival in our population, in particular a failed reproduction is linked to a lower subsequent survival. Taken together, these results inform us on the individual-level and population-level determinants of over-winter survival in this blue tit population, and they reveal a potential trade-off between early reproduction and adult survival. As discussed below, this knowledge brings a new light to our understanding of the evolutionary potential of avian phenology in the context of a warming world.

a. At the population scale, early breeding years are followed by low average survival

We showed that at the population level, advanced phenology is associated with lower overall subsequent survival in breeders (Table 2, Figure 1A). Although the link between avian breeding phenology and survival has not been examined nearly as much as the link between phenology and reproductive success, this first result is in agreement with previous results in birds (Brinkhof et al., 2002; Nilsson, 1994) and other vertebrates. Such inter-annual, population-level variation in phenology reflects the average, or common response of breeders in the year t to environmental conditions, including spring temperatures (Bonamour et al., 2019). Similarly, reduced survival between year t and $t+1$ reflects the average demographic response of breeders to these conditions, regardless of their relative position in the laying date distribution of year t . Reduced average survival may be the consequence of a high energetic cost of early breeding itself in addition to the cost of high reproduction associated with early breeding (Brinkhof et al., 2002). These results are highly compatible with our preliminary hypothesis of the importance of a cost of reproduction in our population, as well as with the general prediction that, in short-lived species, costs of reproduction mainly occur on survival (rather than on future reproduction, Hamel et al., 2010; Le Coeur et al., 2018). However, it is important to note that the correlative nature of our analysis prevents us from demonstrating fully this hypothesis. We could be observing, for example, the consequences on adult survival of a high hydric or energetic stress in warm years, or of high predation (due to favourable meteorological conditions for predators) in these years of early avian phenology. Another explanation for the observed pattern could be the existence of phenological mismatches: in particularly warm years, the advance of phenology of the tit population could be insufficient compared to the advance of their prey (Visser and Gienapp, 2019). However, such predator-prey mismatch would also result in a lower reproduction for blue tits, which is not what is generally observed for early years: on the contrary, in the E-Pirio population, the mean number of fledglings per attempted brood increased when the median laying date decreased (+0.12 fledglings/earlier day, $p\text{-value} < 10^{-3}$).

b. At the individual level, relative early breeders have higher survival the following year

Interestingly, when examining the relationship between survival and relative laying date (i.e., the position of the focal individual within the laying date distribution in a given year), the opposite result was obtained compared to the population scale. Regardless of the median laying date of the

population, individuals that breed early in the population have higher subsequent survival than others (for ages of two years or more) (Figure 2). This result suggests that some individual heterogeneity (Gimenez et al., 2018) occurs within our study population: while breeding early can be seen as a strategy to improve breeding success (Marrot et al., 2018) that may convey some survival cost (as suggested by our present population-level results), early breeders may be more prone to survive in spite of this cost. Similar results have been obtained by previous studies on the cost of reproduction: while reproduction is expected to be costly, positive covariation between breeding success and subsequent survival is frequently observed in free ranging animal populations (Robert et al., 2014; van Noordwijk and de Jong, 1986). In our blue tit population, the high repeatability of the rank of laying date among years ($R = 0.406 [0.316; 0.493]_{95\%CI}$ for females, see Appendix 3 for details) suggests indeed the occurrence of some intrapopulation heterogeneity regarding the phenological strategy. This result is confirmed by the analysis of the transitions among states of relative laying date, which are not random (comparison of model 74 and model 101, $\Delta QAICc = 113.33$, Table 3). In particular, the earliest breeders (quartile 1 of the laying date distribution at year t) have a very high probability (52%) to remain in quartile 1 at year $t+1$ (see transition probabilities matrix in Appendix 4). These results are in line with previous findings in many bird species that breeding phenology is repeatable and heritable (see e.g. Postma, 2014, for the focal population Delahaie et al., 2017 estimate a heritability of laying date of $0.125 [0.059; 0.199]_{95\%CI}$).

When considering both the absolute (median of the population) and the relative laying date, we found that the strength of the correlation between survival and the median laying date varies between early breeders and later breeders (Figure 3). Early breeders, on top of having higher survival rates, are less affected by the “quality” of the year (warm or cold spring resulting in early or late median laying date). Later breeders, on the contrary, have lower survival in warm years but higher survival in colder years (late median laying date).

c. Population density influences the relative phenology ↔ survival relationship

Population density was another important factor (negatively) correlated with annual subsequent survival (Figure 1B), presumably reflecting the intensity of intraspecific competition for food resources (Gamelon et al., 2016). We thus included density in the multistate individual model to test whether population breeding density modulated the relationship between phenology and survival probability. Results show that at high breeding population density the suspected potential trade-off between early reproduction and subsequent survival becomes apparent (Figure 4): this suggests that the unfavourable environment of high intra-population competition increases the costs of early breeding. On the contrary, at low population density, the constraints of the trade-off seem to be relaxed: no cost in survival of breeding early can be observed, and in warm years (early median laying date), on top of having better reproduction (Delahaie et al., 2017), early breeding individuals have higher survival rates (Figure 4).

Two main conclusions can be drawn from these results. First, the cost of breeding early is modulated by environmental conditions. Although, to our knowledge, it has never been applied to phenology, this finding is in agreement with previous results showing that costs of reproduction may be modulated by age (Rauset et al., 2015), resource availability (Le Coeur et al., 2018) or meteorological conditions (Stoelting et al., 2014). Second, while the cost of breeding earlier than the other breeders in a given year may be hidden by demographic heterogeneity under average conditions (Figure 2), it becomes apparent under very harsh conditions (here, a combination of warm spring and high population density, which are both correlated to low adult survival). Under such harsh conditions, individuals that invest in early breeding show particularly low survival

probabilities (Figure 4). Again, similar interplays between demographic heterogeneity, reproduction cost and environmental conditions have been found in previous studies (Robert et al., 2012). For example, in the Alpine ibex (*Capra ibex*), survival probabilities were found higher for successfully breeding females than for unsuccessful females under average conditions. However, during a severe disease outbreak, survival patterns according to reproductive state were reversed, with lower survival for successful than unsuccessful females (Garnier et al., 2016).

d. Both relative laying date and relative breeding success impact survival

Life-history theory predicts that, at the scale of organisms, investment in the current reproduction may constrain the energy available for maintenance, leading to trade-offs with survival and/or future reproduction (Roff, 1993; Stearns, 1992), referred to as the cost of reproduction. In the context of our blue tit population, if early breeding is a strategy for breeders to improve their reproductive success, the survival cost associated with early reproduction can be considered a form of reproductive cost. However, it is notoriously difficult to disentangle the cost of early reproduction *per se* from the cost associated with high reproductive success. Previous analyses in our study population indicate that early breeders are generally more successful than late breeders (Porlier et al., 2012), which implies that the effects of breeding success and laying date on survival are partially confounded. When considering combinations of reproductive success and relative laying date in the survival models, results uncover strong differences in survival probabilities between individuals with reproduction success (at least one fledgling) or failure (Figure 5). All individuals of our datasets were captured in the nest boxes during reproduction: they have all at least attempted reproduction and reached the nestling stage, i.e. successfully hatched at least one nestling. This means that individuals with failed reproduction (0 fledglings) encountered strong impediments during the breeding event (scarceness of resources, harsh climatic events, predation of the brood, abandonment by one or the other parent, or death).

A high proportion of these brood failures may be linked to the death of one or both parents: as it occurs after the recapture and identification of the parents (otherwise they would not be in the dataset), it will be analysed as death during the subsequent year and therefore we expected to observe low survival for adults with failed reproduction compared to others. However, the positive effect of being an early breeder is still observed here, on top of the effects of reproductive success. Model selection indicates that (1) models assuming survival differences between early and late breeders are part of the set of best models ($\Delta\text{QAICc} < 2$) (2) among breeders that fledged at least one chick, the relative laying date explains more deviance than the breeding success (model 221 vs. 223).

e. Evolutionary perspectives in a context of climate change

Previous selection analyses using reproductive success as fitness estimator concluded that early breeding individuals are favoured by selection (e.g. Klomp, 1970; Marrot et al., 2018 in the focal population). As laying date is a heritable trait (Delahaie et al., 2017; Postma, 2014), and as it stands under negative selection, many studies using reproductive success were surprised by the absence of evolution of laying date in the context of climate change (e.g. Price et al., 1988). An often suggested explanation to this evolutionary stasis is the potential presence of a positive selection on laying date via survival, opposed to and compensating the negative selection via reproductive success (Merilä et al., 2001). Here, we showed that this cannot be the case in our population, as early breeding individuals have not only higher reproductive success, but also higher survival, which also increases the selection for early breeding.

Another explanation behind common evolutionary stasis in heritable selected traits is the spatio-temporal fluctuations of selection. In our study population, the only case in which selection on survival was inversed was in harsh condition years (early median laying date and high population density), whereby later laying individuals had higher survival rates: If the frequency of such years were to increase in the context of climate change, the selection regime of the focal population might face significant changes.

However, while recent climate change occurring in our study site (1) has a direct impact on adult survival (Grosbois et al., 2006) and (2) increases selection via reproductive success on early laying dates (Marrot et al., 2018), we could not observe the same pattern of increasing selection via adult survival. The observed warming of spring temperatures on our study site ($+0,49^{\circ}\text{C}/\text{decade}$) and the correlated advancement of median laying dates ($-2,97$ days/decade) in our population result in an increasing number of years with early median laying dates, but no overall increase in population density could be observed during the monitoring of our population. As warmer years alone do not favour selection of later breeders via adult survival (in early median laying date years, relative early breeders have higher survival than the others), it is likely that climate change will not change the direction of selection on laying date via adult survival in our population.

References

- Bjorkman, A.D., Elmendorf, S.C., Beamish, A.L., Vellend, M., Henry, G.H.R., 2015. Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades. *Glob. Change Biol.* 21, 4651–4661. <https://doi.org/10.1111/gcb.13051>
- 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. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[661:ATSOPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[661:ATSOPA]2.0.CO;2)
- Bonamour, S., Chevin Luis-Miguel, Charmantier Anne, Teplitsky Céline, 2019. Phenotypic plasticity in response to climate change: the importance of cue variation. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 374, 20180178. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0178>
- Brinkhof, M.W.G., Cavé, A.J., Daan, S., Perdeck, A.C., 2002. Timing of Current Reproduction Directly Affects Future Reproductive Output in European Coots. *Evolution* 56, 400–411. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01349.x>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1998. Practical Use of the Information-Theoretic Approach, in: Burnham, K.P., Anderson, D.R. (Eds.), *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer New York, New York, NY, pp. 75–117. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2917-7_3
- Cam, E., Gimenez, O., Alpizar-Jara, R., Aubry, L.M., Authier, M., Cooch, E.G., Koons, D.N., Link, W.A., Monnat, J.-Y., Nichols, J.D., Rotella, J.J., Royle, J.A., Pradel, R., 2013. Looking for a needle in a haystack: inference about individual fitness components in a heterogeneous population. *Oikos* 122, 739–753. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20532.x>
- Cam, E., Link, W.A., Cooch, E.G., Monnat, J., Danchin, E., 2002. Individual Covariation in Life-History Traits: Seeing the Trees Despite the Forest. *Am. Nat.* 159, 96–105. <https://doi.org/10.1086/324126>
- Charmantier, A., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevieille, A., Szulkin, M., 2016. Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evol. Appl.* 9, 135–152. <https://doi.org/10.1111/eva.12282>
- Charmantier, A., Gienapp, P., 2014. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evol. Appl.* 7, 15–28. <https://doi.org/10.1111/eva.12126>
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., Pradel, R., 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32, 1071–1074. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x>
- Choquet, R., Rouan, L., Pradel, R., 2009b. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models, in: Thomson, D.L., Cooch, E.G., Conroy, M.J. (Eds.), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, Environmental and Ecological Statistics. Springer US, Boston, MA, pp. 845–865. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8_39
- Clutton-Brock, T.H., 1988. *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. University of Chicago Press.
- Delahaie, B., Charmantier, A., Chantepie, S., Garant, D., Porlier, M., Teplitsky, C., 2017. Conserved G-matrices of morphological and life-history traits among continental and island blue tit populations. *Heredity* 119, 76–87. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.15>
- Diekmann, M., 1996. Relationship between flowering phenology of perennial herbs and meteorological data in deciduous forests of Sweden. *Can. J. Bot.* 74, 528–537. <https://doi.org/10.1139/b96-067>
- Diggle, P.K., 1999. Heteroblasty and the Evolution of Flowering Phenologies. *Int. J. Plant Sci.* 160, S123–S134. <https://doi.org/10.1086/314217>

- Dijkstra, C., Daan, S., Tinbergen, J.M., 1990. Family Planning in the Kestrel (*Falco Tinnunculus*): the Ultimate Control of Covariation of Laying Date and Clutch Size. *Behaviour* 114, 83–116. <https://doi.org/10.1163/156853990X00068>
- Durant, J.M., Hjermann, D.Ø., Ottersen, G., Stenseth, N.C., 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.* 33, 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Duursma, D.E., Gallagher, R.V., Griffith, S.C., 2018. Effects of El Niño Southern Oscillation on avian breeding phenology. *Divers. Distrib.* 24, 1061–1071. <https://doi.org/10.1111/ddi.12750>
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E., Bernasconi, G., 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 432–439. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.006>
- Fay, R., Weimerskirch, H., Delord, K., Barbraud, C., 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *J. Anim. Ecol.* 84, 1423–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12390>
- Forrest, J., Miller-Rushing, A.J., 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 3101–3112. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0145>
- Gamelon, M., Grøtan, V., Engen, S., Bjørkvoll, E., Visser, M.E., Sæther, B.-E., 2016. Density dependence in an age-structured population of great tits: identifying the critical age classes. *Ecology* 97, 2479–2490. <https://doi.org/10.1002/ecy.1442>
- Garnier, A., Gaillard, J.-M., Gauthier, D., Besnard, A., 2016. What shapes fitness costs of reproduction in long-lived iteroparous species? A case study on the Alpine ibex. *Ecology* 97, 205–214. <https://doi.org/10.1890/15-0014.1>
- Gimenez, O., Cam, E., Gaillard, J.-M., 2018. Individual heterogeneity and capture-recapture models: what, why and how? *Oikos* 127, 664–686. <https://doi.org/10.1111/oik.04532>
- 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. *Glob. Change Biol.* 12, 2235–2249. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01286.x>
- Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., 2009. Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *J. Anim. Ecol.* 78, 143–151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01459.x>
- Hamel, S., Gaillard, J.-M., Yoccoz, N.G., Loison, A., Bonenfant, C., Descamps, S., 2010. Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecol. Lett.* 13, 915–935. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01478.x>
- Harshman, L.G., Zera, A.J., 2007. The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends Ecol. Evol.* 22, 80–86. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.008>
- Klomp, H., 1970. The Determination of Clutch-Size in Birds a Review. *Ardea* 55, 1–124. <https://doi.org/10.5253/arde.v58.p1>
- Laaksonen, T., Ahola, M., Eeva, T., Väisänen, R.A., Lehikoinen, E., 2006. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher. *Oikos* 114, 277–290. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14652.x>
- Le Coeur, C., Chantepie, S., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., Robert, A., 2016. Inter-annual and inter-individual variations in survival exhibit strong seasonality in a hibernating rodent. *Oecologia* 181, 795–807. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3597-2>
- Le Coeur, C., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., Robert, A., 2018. Within- and between-year variations of reproductive strategy and cost in a population of Siberian chipmunks. *Oecologia* 188, 765–776. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4259-3>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecol. Monogr.* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>

- Lebreton, J.D., Hines, J.E., Pradel, R., Nichols, J.D., Spendelov, J.A., 2003. Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos* 101, 253–264. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.11848.x>
- Lescroël, A., Dugger, K.M., Ballard, G., Ainley, D.G., 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *J. Anim. Ecol.* 78, 798–806. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01542.x>
- Lindström, J., 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.* 14, 343–348. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01639-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01639-0)
- Marrot, P., Charmantier, A., Blondel, J., Garant, D., 2018. Current Spring Warming as a Driver of Selection on Reproductive Timing in a Wild Passerine. *J. Anim. Ecol.* 87, 754–764. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12794>
- Merilä, J., Sheldon, B.C., Kruuk, L.E.B., 2001. Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations. *Genetica* 112, 199–222. <https://doi.org/10.1023/A:1013391806317>
- Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biol. Conserv.* 70, 265–276. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90172-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90172-4)
- Nilsson, J.-Å., 1994. Energetic Bottle-Necks During Breeding and the Reproductive Cost of Being Too Early. *J. Anim. Ecol.* 63, 200–208. <https://doi.org/10.2307/5595>
- Nilsson, J.-Å., Svensson, E., 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 263, 711–714. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0106>
- Nur, N., 1984. The Consequences of Brood Size for Breeding Blue Tits I. Adult Survival, Weight Change and the Cost of Reproduction. *J. Anim. Ecol.* 53, 479–496. <https://doi.org/10.2307/4529>
- Parmesan, C., 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Glob. Change Biol.* 13, 1860–1872. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x>
- 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: Variation in plasticity among populations. *J. Anim. Ecol.* 81, 1041–1051. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01996.x>
- Postma, E., 2014. Four decades of estimating heritabilities in wild vertebrate populations: improved methods, more data, better estimates?, in: Charmantier A, Garant D, Kruuk LEB (Eds). *Quantitative Genetics in the Wild*. Oxford University Press: Oxford, UK, p. pp 16–33.
- Price, T., Kirkpatrick, M., Arnold, S.J., 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240, 798–799. <https://doi.org/10.1126/science.3363360>
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rauset, G.R., Low, M., Persson, J., 2015. Reproductive patterns result from age-related sensitivity to resources and reproductive costs in a mammalian carnivore. *Ecology* 96, 3153–3164. <https://doi.org/10.1890/15-0262.1>
- Reed, T.E., Grotan, V., Jenouvrier, S., Saether, B.-E., Visser, M.E., 2013. Population Growth in a Wild Bird Is Buffered Against Phenological Mismatch. *Science* 340, 488–491. <https://doi.org/10.1126/science.1232870>
- Robb, G.N., McDonald Robbie A, Chamberlain Dan E, Reynolds S. James, Harrison Timothy J.E, Bearhop Stuart, 2008. Winter feeding of birds increases productivity in the subsequent breeding season. *Biol. Lett.* 4, 220–223. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0622>
- Robert, A., Paiva, V.H., Bolton, M., Jiguet, F., Bried, J., 2012. The interaction between reproductive cost and individual quality is mediated by oceanic conditions in a long-lived bird. *Ecology* 93, 1944–1952. <https://doi.org/10.1890/11-1840.1>
- Robert, A., Paiva Vítor H., Bolton Mark, Jiguet Frédéric, Bried Joël, 2014. Nest fidelity is driven by multi-scale information in a long-lived seabird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20141692. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1692>

- Roff, D., 1993. *Evolution Of Life Histories: Theory and Analysis*. Springer Science & Business Media.
- Samplonius, J.M., Bartošová, L., Burgess, M.D., Bushuev, A.V., Eeva, T., Ivankina, E.V., Kerimov, A.B., Krams, I., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Potti, J., Török, J., Trnka, M., Visser, M.E., Zang, H., Both, C., 2018. Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. *Glob. Change Biol.* 24, 3780–3790. <https://doi.org/10.1111/gcb.14160>
- Sheriff, M.J., Buck, C.L., Barnes, B.M., 2015. Autumn conditions as a driver of spring phenology in a free-living arctic mammal. *Clim. Change Responses* 2, 4. <https://doi.org/10.1186/s40665-015-0012-x>
- Stearns, S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Stoelting, R.E., Gutiérrez, R.J., Kendall, W.L., Peery, M.Z., 2014. Life-history tradeoffs and reproductive cycles in Spotted Owls. *Compromisos en la historia de vida de Strix occidentalis*. *The Auk* 132, 46–64. <https://doi.org/10.1642/AUK-14-98.1>
- Stoffel, M.A., Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2018. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 1639–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12797> @10.1111/(ISSN)2041-210X.CODEVI2018
- Tarwater, C.E., Arcese, P., 2017. Young females pay higher costs of reproduction in a short-lived bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71, 84. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2309-1>
- Thackeray, S.J., Henrys, P.A., Hemming, D., Bell, J.R., Botham, M.S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D.G., Jones, I.D., Leech, D.I., Mackay, E.B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P.J., Brereton, T.M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T.H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J.M., Hall, S.J.G., Harrington, R., Pearce-Higgins, J.W., Høye, T.T., Kruuk, L.E.B., Pemberton, J.M., Sparks, T.H., Thompson, P.M., White, I., Winfield, I.J., Wanless, S., 2016. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* 535, 241–245. <https://doi.org/10.1038/nature18608>
- Tuljapurkar, S., Steiner, U.K., Orzack, S.H., 2009. Dynamic heterogeneity in life histories. *Ecol. Lett.* 12, 93–106. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01262.x>
- van Noordwijk, A.J., de Jong, G., 1986. Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *Am. Nat.* 128, 137–142. <https://doi.org/10.1086/284547>
- Verhulst, S., Nilsson, J.-Å., 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 399–410. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2146>
- Visser, M.E., Gienapp, P., 2019. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 879. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>
- Visser, M.E., te Marvelde, L., Lof, M.E., 2012. Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *J. Ornithol.* 153, 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0770-6>
- Wiggins, D.A., Pärt, T., Gustafsson, L., 1998. Timing of Breeding and Reproductive Costs in Collared Flycatchers. *The Auk* 115, 1063–1067. <https://doi.org/10.2307/4089524>
- Wilson, A.J., Nussey, D.H., 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends Ecol. Evol.* 25, 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.002>

Appendix 1: Full model selection tables (Tables 2-5)

TABLE 2 A

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	$\Delta QAI C_c$
1	ϕ (age) P(sex)	5	2540.2929	0
2	ϕ (sex + age) P(sex)	6	2540.2025	1.9193
3	ϕ (age + year) P(sex)	41	2470.4757	3.5672
4	ϕ (.) P(sex)	4	2545.7377	3.4367
5	ϕ (sex.age) P(sex)	7	2540.1151	3.8431
6	ϕ (sex + age + year) P(sex)	42	2470.3746	5.5354
7	ϕ (sex) P(sex)	5	2545.7185	5.4256
8	ϕ (sex.age + year) P(sex)	43	2470.1824	7.4142
9	ϕ (year) P(sex)	40	2476.4947	7.5185
10	ϕ (sex + year) P(sex)	41	2476.4745	9.560
11	ϕ (age.year) P(sex)	74	2440.6839	42.9688
12	ϕ (age.year + sex) P(sex)	75	2440.6271	45.0384
13	ϕ (sex.age + age.year) P(sex)	76	2440.6032	47.1425
14	ϕ (sex.year + age) P(sex)	78	2439.6521	50.4530
15	ϕ (sex.age + sex.year) P(sex)	79	2439.2175	52.1518
16	ϕ (sex.year) P(sex)	77	2444.3866	53.0558
17	ϕ (sex.year + age.year) P(sex)	111	2408.4087	90.5606
18	ϕ(sex.age + sex.year + age.year) P(sex)	112	2407.8799	92.2250
19	ϕ (sex.age + sex.year + age.year) P(sex + year)	147	2337.963	100.2488
20	ϕ (sex.age + sex.year + age.year) P(.)	111	2427.1605	109.3125
21	ϕ (sex.age + sex.year + age.year) P(year)	146	2361.0062	121.0327
22	ϕ(sex.age + sex.year + age.year) P(sex.year)	180	2305.7482	143.6878

TABLE 2 B

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	ΔQAICc
23	$\phi(\text{age} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	8	2525.3938	0
24	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	9	2523.5997	0.2205
25	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{repS}*\text{popD}) P(\text{sex})$	8	2527.0215	1.6277
26	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	10	2523.0285	1.6654
27	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{popD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	10	2523.5981	2.2350
28	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{popD}) P(\text{sex})$	9	2526.3613	2.9820
29	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{LEDmed} + \text{repS}*\text{popD} + \text{repS}*\text{medLD} + \text{popD}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	11	2523.0106	3.6654
30	$\phi(\text{age} + \text{popD} + \text{medLD}) P(\text{sex})$	7	2531.0657	3.6590
31	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD}) P(\text{sex})$	7	2531.1089	3.7021
32	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD}) P(\text{sex})$	8	2529.7736	4.3798
33	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{popD} + \text{repS}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	10	2526.3472	4.9841
34	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{popD} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	9	2529.5683	6.1891
35	$\phi(\text{age} + \text{popD}) P(\text{sex})$	6	2535.6175	6.1994
36	$\phi(\text{age} + \text{medLD}) P(\text{sex})$	6	2536.8621	7.4441
37	$\phi(\text{age} + \text{repS}) P(\text{sex})$	6	2537.0717	7.6536
38	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{medLD}) P(\text{sex})$	7	2536.0202	8.6135
1	$\phi(\text{age}) P(\text{sex})$	5	2540.2929	8.8652
40	$\phi(\text{age} + \text{repS} + \text{medLD} + \text{repS}*\text{medLD}) P(\text{sex})$	8	2535.4539	10.0601

Table 2: Monostate model selection assessing the link between population-level phenology and average annual survival. A: Preliminary model selection assessing the effects of year, sex and age on recapture (p) and survival (ϕ) probabilities. Starting model: Model 22, best model: Model 1. $\text{QAICc}(\text{Model 1}) = 2550.3171$. B: Secondary model selection assessing the effect of three annual population-level demographic covariates (repS= reproductive success, popD = population density, medLD = median laying date) on survival probabilities. The covariates and their interactions were added to preliminary selected model 1. Starting model: Model 1, best model: Model 23. $\text{QAICc}(\text{Model 23}) = 2541.4519$.

TABLE 3

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	$\Delta QAI Cc$
41	IS(to.age) ϕ (age) T(f.to + age) P(sex)	23	8539.8297	0
42	IS(to.age) ϕ (f(1 2 3,4) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8538.5821	0.7885
43	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8538.5896	0.7960
44	IS(to.age) ϕ (f(1 2,3 4) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8539.1739	1.3803
45	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4).age) T(f.to + age) P(sex)	25	8537.5055	1.7496
46	IS(to.age) ϕ (sex + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8539.7733	1.9797
47	IS(to.age) ϕ (f(1 4,2 3) + age) T(f.to + age) P(sex)	24	8539.8296	2.0360
48	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3,4) + age) T(f.to + age) P(sex)	25	8538.015	2.2591
49	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4) + sex + age) T(f.to + age) P(sex)	25	8538.5418	2.7859
50	IS(to.age) ϕ (f(1 2,3,4) + age) T(f.to + age) P(sex)	25	8538.5476	2.7917
51	IS(to.age) ϕ (f(1,2,3 4) + age) T(f.to + age) P(sex)	25	8538.5728	2.8169
52	IS(to.age) ϕ (.) T(f.to + age) P(sex)	22	8545.1046	3.2403
53	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4).sex + age) T(f.to + age) P(sex)	26	8537.4156	3.6989
54	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4).age + sex) T(f.to + age) P(sex)	26	8537.439	3.7223
55	IS(to.age) ϕ (sex.age) T(f.to + age) P(sex)	25	8539.6636	3.9078
56	IS(to.age) ϕ (f(1 4,2,3) + age) T(f.to + age) P(sex)	25	8539.7597	4.0038
57	IS(to.age) ϕ (f + age) T(f.to + age) P(sex)	26	8537.935	4.2183
58	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4).[age + sex]) T(f.to + age) P(sex)	27	8536.1855	4.5096
59	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4)+ sex.age) T(f.to + age) P(sex)	26	8538.4551	4.7384
60	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4)) T(f.to + age) P(sex)	23	8544.7966	4.9669
61	IS(to.age) ϕ (sex) T(f.to + age) P(sex)	23	8545.0674	5.2377
62	IS(to.age) ϕ (f + sex + age) T(f.to + age) P(sex)	27	8537.8912	6.2153
63	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4) + sex) T(f.to + age) P(sex)	24	8544.7447	6.9511
64	IS(to.age) ϕ (f.age) T(f.to + age) P(sex)	29	8534.6326	7.0427
65	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4).sex.age) T(f.to + age) P(sex)	29	8535.4482	7.8584
66	IS(to.age) ϕ (f.sex + age) T(f.to + age) P(sex)	30	8533.7193	8.1748
67	IS(to.age) ϕ (f + sex.age) T(f.to + age) P(sex)	28	8537.8241	8.1905
68	IS(to.age) ϕ (f(1,2 3 4).sex) T(f.to + age) P(sex)	25	8543.9551	8.1992
69	IS(to.age) ϕ (f) T(f.to + age) P(sex)	25	8544.41	8.6542
70	IS(to.age) ϕ (f.age + sex) T(f.to + age) P(sex)	30	8534.5992	9.0547
71	IS(to.age) ϕ (f.[age + sex]) T(f.to + age) P(sex)	33	8529.7103	10.3111
72	IS(to.age) ϕ (f + sex) T(f.to + age) P(sex)	26	8544.3494	10.6327
73	IS(to.age) ϕ (f.sex) T(f.to + age) P(sex)	29	8540.3676	12.7777
74	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + age) P(sex)	37	8528.262	17.0781
75	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + sex + age) P(sex)	38	8526.562	17.4357
76	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to) P(sex)	36	8531.581	18.3408
77	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + sex.age) P(sex)	39	8526.2699	19.2028
78	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + sex) P(sex)	37	8530.3885	19.2045
79	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.sex + age) P(sex)	49	8507.3425	20.9537
80	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.sex) P(sex)	48	8510.5964	22.1327
81	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age) P(sex)	48	8519.7588	31.2951
82	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age + sex) P(sex)	49	8518.1484	31.7595
97	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(age) P(sex)	26	8649.2906	115.5739
98	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(s + age) P(sex)	27	8647.8374	116.1614
99	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(s.age) P(sex)	28	8646.9144	117.2808

101	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(.) P(sex)	25	8666.1608	130.4050
102	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(sex) P(sex)	26	8665.6917	131.9751
83	IS(to.age + sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	73	8488.6101	52.4934
84	IS(to.age) ϕ(f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	72	8491.6054	53.3756
85	IS(to.sex.age) ϕ(f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	78	8483.6279	58.1008
86	IS(to.sex + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	73	8514.1425	78.0258
87	IS(to + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	70	8525.5063	83.0553
88	IS(age.sex + to) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	72	8522.4819	84.2522
89	IS(sex + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	69	8529.5746	85.0153
90	IS(age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	68	8532.5699	85.9040
91	IS(sex.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	70	8529.5455	87.0945
92	IS(to + sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	70	8530.1577	87.7067
93	IS(to.sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	72	8527.8684	89.6387
94	IS(to) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	69	8542.9053	98.3460
95	IS(sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	68	8545.8293	99.1634
96	IS(.) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	67	8558.5769	109.8059
100	IS(to + s + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	70	8561.7448	119.2937

Table 3: Multistate model selection assessing the link between relative laying date and subsequent adult survival. The four states represent laying date quartiles (an individual in state 1 has laid in the earliest 25% of the population). All models have sex as only constraint on recapture probabilities (P). Selection was made sequentially (by retaining the best structure at each step for the next step), firstly on initial state distribution constraints (IS), then on transition probabilities constraints (T), then on survival constraints (ϕ). Starting model: Model 85, best model: Model 41. QAICc(Model 41) = 8586.2435. For initial state distribution: to = initial state. For between states transitions probabilities: f = departure state, to = arrival state. For survival: f = state of the individual.

TABLE 4

Model Number	Model Description				Number of Parameters	Deviance	Δ QAIC
	IS	ϕ	T	P			
103	to.age	(medLD + popD + medLD*popD) + f(1,2 3 4) + age	f.to + age	sex	27	8523.965	0
104 (Figure 4)	"	(medLD + popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8520.1337	0.2548
105	"	(Temp + medLD + popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8516.6351	0.8483
106	"	(medLD + popD + repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8518.0671	2.2803
107	"	(popD + repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8522.5685	2.6895
108	"	(Temp + medLD + popD + repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8515.5744	3.8861
109	"	(Temp + medLD + popD + Temp*medLD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8515.6038	3.9155
110	"	(Temp + medLD + popD + Temp*popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8515.6208	3.9324
111	"	(Temp + popD + repS + Temp*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8515.8095	4.1211
112	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8512.3527	4.7689
113	"	(Temp + medLD + popD + repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8516.4028	4.7145
114	"	(Temp + medLD + popD + Temp*medLD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8520.734	4.9473
115	"	(medLD + popD + repS + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8516.7619	5.0735
116	"	(medLD + popD + repS + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8516.9091	5.2208
117	"	(Temp + popD + repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8521.1416	5.3548
118	"	(Temp + medLD + popD + repS + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8513.2214	5.6376
119	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8513.5727	5.9889
120	"	(Temp + medLD + popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8525.6016	5.7227
121	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8513.6066	6.0228
122	"	(Temp + medLD + popD + Temp*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8521.6727	5.8859
123	"	(medLD + popD + repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8521.8014	6.0147
124	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8514.0934	6.5095
125	"	(popD) + f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8534.0994	6.0544
126	"	(popD + repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	27	8530.2092	6.2441
127	"	(Temp + popD + Temp*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8526.2893	6.4104
128	"	(medLD + popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	27	8530.298	6.333
129	"	(Temp + medLD + popD + repS + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8514.3368	6.753
130	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*repS + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8510.3806	6.9076
131	"	(Temp + medLD + popD + Temp*medLD + Temp*popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8514.4832	6.8994

132	"	(Temp + medLD + popD + repS + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8510.5333	7.0602
133	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*repS + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8510.5631	7.0901
134	"	(Temp + medLD + popD + repS + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8514.6428	7.059
135	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8506.7718	7.4157
136	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8514.7946	7.2108
137	"	(medLD + popD + repS + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8514.8547	7.2709
138	"	(Temp + medLD + Temp*medLD).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8526.898	7.0191
139	"	(popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8535.0067	6.9617
140	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8511.0617	7.5887
141	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8511.2235	7.7504
142	"	(Temp + medLD + popD + Temp*medLD + Temp*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8519.2298	7.5414
143	"	(Temp + popD + repS + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8523.2734	7.4867
144	"	(Temp + repS + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8527.3389	7.4599
145	"	(medLD) + f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8535.5391	7.4941
146	"	(Temp + popD + repS + Temp*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8523.5916	7.8049
147	"	(Temp + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8515.6077	8.0239
148	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8511.6874	8.2143
149	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8511.7441	8.2711
150	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8511.9347	8.4616
151	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8511.9924	8.5194
152	"	(Temp + medLD).f(1,2 3 4) + age	"	"	27	8532.0243	8.0593
153	"	(Temp + popD + repS + Temp*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8520.0311	8.3427
154	"	(medLD).f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8536.0373	7.9923
(Figure 3)							
155	"	(repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8536.0558	8.0108
156	"	(Temp + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8520.2224	8.5341
157	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8520.2459	8.5575
158	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8512.254	8.781
159	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8512.4215	8.9484
160	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8508.4286	9.0725
161	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8520.4411	8.7527
43	"	f(1,2 3 4) + age	"	"	24	8538.5896	8.5069
162	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	41	8504.677	9.444

163	"	(medLD + popD + repS + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8520.8345	9.1461
164	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8508.8815	9.5253
165	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8508.9088	9.5527
166	"	(medLD + popD + repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8528.9099	9.0309
167	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8520.9308	9.2425
168	"	(Temp + popD + repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8528.9416	9.0627
169	"	(Temp + medLD + popD + repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8524.9719	9.1852
170	"	(Temp + popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	27	8533.0555	9.0905
171	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8513.182	9.7089
172	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8513.2294	9.7563
173	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8513.2389	9.7658
174	"	(Temp + medLD + repS + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8525.2494	9.4627
175	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8509.2565	9.9004
176	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8509.2653	9.9091
177	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8513.336	9.8629
178	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8509.8919	10.536
179	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8517.9218	10.338
180	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8509.9381	10.582
181	"	(Temp).f(1,2 3 4) + age	"	"	25	8537.961	9.916
182	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	36	8516.0448	10.516
183	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8514.1331	10.66
184	"	[(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + medLD*popD + popD*repS)].f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8510.1716	10.816
185	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8518.2245	10.641
186	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	41	8506.2686	11.036
187	"	(Temp + medLD + repS + Temp*medLD).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8526.4326	10.646
188	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8518.6963	11.113
189	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8510.7425	11.386
190	"	(Temp + repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	27	8534.7905	10.826
191	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8510.8769	11.521
192	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	41	8506.9826	11.75
193	"	(medLD + repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	27	8534.9993	11.034
194	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8511.0974	11.741
195	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8519.1506	11.567

196	"	(Temp + medLD + repS + Temp*medLD + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8523.3757	11.687
197	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8511.4152	12.059
198	"	(Temp + medLD + repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8531.4405	11.562
199	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8511.5693	12.213
200	"	(Temp + medLD + repS + Temp*repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8523.8376	12.149
201	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8519.9807	12.397
202	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	43	8504.0491	12.946
203	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	41	8508.0683	12.835
204	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS + medLD*repS + popD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	41	8508.2979	13.065
205	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8516.3075	12.834
206	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + Temp*repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8516.3075	12.834
207	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8516.6136	13.141
208	"	(medLD + popD + repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8528.6562	12.869
209	"	(Temp + medLD + popD + repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8524.7168	13.028
210	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8520.7317	13.148
211	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8516.7999	13.327
212	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS + medLD*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	41	8508.9408	13.708
213	"	(Temp + medLD + repS + Temp*medLD + Temp*repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	35	8521.607	14.023
214	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	37	8518.2251	14.752
215	"	(Temp + medLD + repS + Temp*medLD + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	33	8526.2584	14.57
216	"	(medLD + repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	29	8534.6143	14.735
217	"	(Temp + medLD + popD + repS + Temp*medLD + Temp*popD + Temp*repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	39	8515.0512	15.695
218	"	(Temp + medLD + repS + medLD*repS).f(1,2 3 4) + age	"	"	31	8531.1107	15.324
219	"	year.f(1,2 3 4) + age	"	"	97	8406.1028	28.899

Table 4: Multistate model selection assessing the effects of population-level annual covariates on the relative laying date - adult survival link. The effects of 4 annual covariates (Temp = mean daily mean temperature from March 31st to May 7th, repS = reproductive success, popD = population density, medLD = median laying date) and their first-order interactions as continuous temporal covariates on survival probabilities are tested on one of the best models from the precedent selection (Table 3): Model 43. Starting model: Model 43, best model: Model 103. QAICc(Model 103) = 8578.5326. For initial state distribution: to = initial state. For between states transitions probabilities: f = departure state, to = arrival state. For survival: f = state of the individual.

TABLE 5

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	ΔQAICc
220	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	45	9508.2521	0
221	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,35,46) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	46	9507.3651	1.1828
222	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,3456).age) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	46	9508.0031	1.8208
223	<i>IS(to.age) $\phi(f(12,34,56) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	46	9508.0291	1.8468
224	IS(to.age) $\phi(f(12,3456) + \text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	46	9508.196	2.0137
225	IS(to.age) $\phi(f(12,3456).age + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	47	9507.9551	3.8442
226	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56) + \text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	47	9507.976	3.8651
227	IS(to.age) $\phi(f(12,3456).sex + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	47	9507.9806	3.8697
228	IS(to.age) $\phi(f(12,3456) + \text{sex.age}) T(f.to) P(\text{sex})$	47	9508.1567	4.0458
229	IS(to.age) $\phi(f(12,3456)) T(f.to) P(\text{sex})$	44	9514.2306	3.9101
230	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56).age) T(f.to) P(\text{sex})$	48	9507.7921	5.7542
231	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56)) T(f.to) P(\text{sex})$	45	9513.8136	5.5615
232	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56) + \text{sex.age}) T(f.to) P(\text{sex})$	48	9507.9342	5.8962
233	<i>IS(to.age) $\phi(\text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	44	9516.0891	5.7687
234	IS(to.age) $\phi(f(12,3456) + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	45	9514.1778	5.9256
235	<i>IS(to.age) $\phi(\text{from} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	49	9506.6743	6.7108
236	<i>IS(to.age) $\phi(f(135,246) + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$</i>	45	9515.0078	6.7556
237	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56).sex + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	49	9507.4503	7.4869
238	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56).age + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	49	9507.7465	7.783
239	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56) + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	46	9513.7615	7.5792
240	IS(to.age) $\phi(\text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	45	9515.9987	7.7465
241	IS(to.age) $\phi(f(12,3456).sex) T(f.to) P(\text{sex})$	46	9514.043	7.8607
242	IS(to.age) $\phi(\text{from} + \text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	50	9506.6294	8.7421
243	IS(to.age) $\phi(f(12,3456).sex.age) T(f.to) P(\text{sex})$	50	9506.7437	8.8563
244	IS(to.age) $\phi(f(135,246).age) T(f.to) P(\text{sex})$	46	9514.8384	8.6561
245	IS(to.age) $\phi(f(135,246) + \text{sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	46	9514.9274	8.7451
246	IS(to.age) $\phi(i) T(f.to) P(\text{sex})$	43	9521.5337	9.1466
247	IS(to.age) $\phi(\text{sex.age}) T(f.to) P(\text{sex})$	46	9515.911	9.7287
248	IS(to.age) $\phi(f(135,246).sex + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	47	9514.4167	10.3058
249	IS(to.age) $\phi(\text{from} + \text{sex.age}) T(f.to) P(\text{sex})$	51	9506.5928	10.7831
250	IS(to.age) $\phi(f(135,246).age + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	47	9514.7505	10.6396
251	IS(to.age) $\phi(f(135,246) + \text{sex.age}) T(f.to) P(\text{sex})$	47	9514.8592	10.7483
252	IS(to.age) $\phi(\text{from}) T(f.to) P(\text{sex})$	48	9513.2343	11.1963
253	IS(to.age) $\phi(f(135,246)) T(f.to) P(\text{sex})$	44	9521.3105	10.9901
254	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56).sex) T(f.to) P(\text{sex})$	48	9513.377	11.339
255	IS(to.age) $\phi(\text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	44	9521.5145	11.1941
256	IS(to.age) $\phi(\text{from} + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	49	9513.1681	13.2047
257	IS(to.age) $\phi(f(135,246) + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	45	9521.2824	13.0303
258	IS(to.age) $\phi(\text{from.age}) T(f.to) P(\text{sex})$	54	9503.6213	14.054
259	IS(to.age) $\phi(f(135,246).sex) T(f.to) P(\text{sex})$	46	9520.9741	14.7918
260	IS(to.age) $\phi(\text{from.age} + \text{sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	55	9503.5912	16.1078
261	IS(to.age) $\phi(f(123,456).sex.age) T(f.to) P(\text{sex})$	50	9513.7747	15.8874
262	IS(to.age) $\phi(f(12,34,56).sex.age) T(f.to) P(\text{sex})$	54	9505.8775	16.3101
263	IS(to.age) $\phi(\text{from.sex} + \text{age}) T(f.to) P(\text{sex})$	55	9505.1502	17.6668
264	IS(to.age) $\phi(\text{from.sex}) T(f.to) P(\text{sex})$	54	9512.0547	22.4874

265	IS(to.age) ϕ(f.age.sex) T(f.to) P(sex)	66	9498.2507	33.7948
266	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + sex) P(sex)	67	9497.1115	34.7585
267	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + age) P(sex)	67	9498.1474	35.7945
268	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + sex + age) P(sex)	68	9496.8917	36.6433
269	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to + sex.age) P(sex)	69	9495.9065	37.7642
270	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age) P(sex)	96	9465.5578	64.892
271	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age + sex) P(sex)	97	9464.0037	65.4894
272	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.sex) P(sex)	96	9475.3581	74.6923
273	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.sex + age) P(sex)	97	9475.1296	76.6154
284	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(.) P(sex)	37	9697.4963	172.741
285	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(sex) P(sex)	38	9696.7668	174.069
286	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(age) P(sex)	38	9696.8966	174.199
287	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(sex + age) P(sex)	39	9695.9724	175.334
288	IS(to.age) ϕ (f.age.sex) T(sex.age) P(sex)	40	9695.3651	176.787
274	IS(to.age) ϕ(f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	153	9414.8768	139.547
275	IS(to.age + sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	154	9414.4983	141.418
276	IS(to.sex.age) ϕ(f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	163	9408.5465	155.786
277	IS(to.sex + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	154	9445.4892	172.408
278	IS(to + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	149	9455.9498	171.642
279	IS(to) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	147	9461.2166	172.43
	IS(to + sex + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex)			
280	P(sex)	150	9455.5713	173.505
281	IS(to.sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	153	9451.1234	175.794
282	IS(age.sex + to) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	151	9455.5588	175.737
283	IS(to + sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	149	9461.2055	176.898
289	IS(age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	145	10238.6248	945.367
290	IS(sex + age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	146	10238.2464	947.224
291	IS(.) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	144	10243.8916	948.401
292	IS(sex.age) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	147	10238.234	949.448
293	IS(sex) ϕ (f.age.sex) T(f.to.age.sex) P(sex)	145	10243.8806	950.623

Table 5: Multistate model selection assessing the links between individual breeding success, relative laying date and adult survival. The 6 states represent different categories of individual breeding success and relative laying date (see Figure 5 for details). Starting model: Model 276 included the interactive effects of age, sex and state for its various structural components. Recapture probabilities were assumed to depend on sex only. Sequential selection procedure was the same as in the precedent model selection (Table 4). Best model: Model 220. QAICc(Model 220) = 9599.8097.

Appendix 2: Goodness-of-fit

No significant violation of standard models assumptions was found while performing the goodness-of-fit tests using program U-CARE (Choquet et al., 2009a): for the monostate dataset $\chi^2(df=184)=85.34$, $P\text{-level}=1$; for the multistate dataset with relative laying date states: $\chi^2(df=98)=21.289$ for group 1, $\chi^2(df=131)=26.885$ for group 2, $\chi^2(df=57)=14.276$ for group 3, $\chi^2(df=36)=2.808$ for group 4, $p\text{-value}=1$ for all groups; for the multistate dataset with breeding success and relative laying date states: $\chi^2(df=83)=21.318$ for group 1, $\chi^2(df=132)=36.779$ for group 2, $\chi^2(df=51)=13.323$ for group 3, $\chi^2(df=30)=4.530$ for group 4, $p\text{-value}=1$ for all groups.

Appendix 3: Repeatability of laying date percentile in the E-Pirio population

A significant repeatability was found for males and females using package rptR (Stoffel et al., 2018) on the R-software v3.5.1 (R Core Team, 2018).

For males: 712 observations, 382 individuals, $R = 0.124$ [0.027; 0.220]_{95%CI}, likelihood ratio test: $D=8.51$, $df=1$, $P=0.02$

For females: 818 observations, 410 individuals, $R = 0.406$ [0.316; 0.493]_{95%CI}, likelihood ratio test: $D=95.1$, $df=1$, $P=0$

Appendix 4: Transition probabilities matrix between the different relative laying date states as described in Table 3 and Figure 2.

	to quartile 1	to quartile 2	to quartile 3	to quartile 4
from laying date quartile 1	0.5186	0.2495	0.1103	0.1215
from laying date quartile 2	0.4582	0.2705	0.1861	0.0852
from laying date quartile 3	0.3151	0.2722	0.2103	0.2025
from laying date quartile 4	0.1843	0.2610	0.3560	0.1986
mean transition probability: 0.25				

Quartile 1 corresponds to the 25% earliest breeders of the population, quartile 4 to the latest. From all starting laying date quartiles, the probability of transitioning to the same or an earlier quartile are higher than transitioning to a later quartile.

Nous avons donc vu dans ce chapitre que la phénologie de la reproduction influençait la survie adulte dans la population de E-Pirio. A l'échelle populationnelle, cette influence est positive : plus la date de ponte médiane est tardive, plus la survie de l'année suivante est élevée. Nous avons montré que l'inverse se produisait à l'échelle individuelle : au sein de la population, les individus qui se reproduisent le plus tôt par rapport aux autres ont en général une survie plus élevée l'année suivante. Il s'agit donc d'un cas où l'on observe probablement de l'hétérogénéité dans notre population, avec des individus qui pondent plus tôt (donc avec un succès reproducteur plus élevé) et qui survivent mieux que d'autres. Une exception est atteinte les années où les conditions sont particulièrement difficiles, lorsque la date de ponte médiane est précoce et la densité de population importante : dans ces cas-là, les individus qui pondent plus tôt que les autres ont une survie inférieure.

Ainsi la prise en compte de différentes échelles dans l'étude des covariations entre traits d'histoires de vie peut s'avérer cruciale, puisqu'ici alors qu'à l'échelle de la population la survie adulte semble favoriser les pontes tardives, l'échelle individuelle nous montre que la sélection via la survie adulte se fera dans la direction inverse, vers un avancement des pontes. Ces relations étant modulables par la densité de population, nous sommes amenés à nous poser le même type de question pour des relations entre d'autres traits d'histoire de vie, notamment entre le succès reproducteur et la survie adulte : ce lien a été exploré dans ce chapitre, mais pas en lien avec d'autres covariables populationnelles qui pourraient l'influencer.

D'autre part et surtout nous avons pu nous rendre compte de l'importance des effets et des corrélations au niveau populationnel : outre la date de ponte médiane, nous avons en effet vu que la densité de population pendant la reproduction était fortement, négativement corrélée avec la survie adulte dans notre population. Nous savons en outre qu'il existe des corrélations entre conditions environnementales (notamment températures au printemps) et date de ponte, ainsi qu'entre date de ponte et succès reproducteur. Dès lors, il semble important, pour augmenter notre compréhension des mécanismes à l'œuvre dans le lien à l'échelle populationnelle entre date de ponte médiane et survie adulte, de prendre en compte toutes ces covariables et leurs interactions en même temps : c'est cet objectif qui sera poursuivi dans le chapitre 2 de cette thèse.

CHAPITRE 2 :

INTEGRATION DU LIEN ENTRE PHENOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET SURVIE ADULTE DANS L'ENVIRONNEMENT ET LA DEMOGRAPHIE DE LA POPULATION



Le Chapitre 1 a révélé un lien fort entre phénologie de la reproduction et survie adulte dans la population de E-Pirio. A l'échelle populationnelle, les années à date de ponte médiane tardive sont suivies d'années à forte survie adulte ; à l'échelle individuelle, les individus qui pondent plus tôt que les autres ont une survie plus importante. Ces liens entre phénologie de la reproduction et survie adulte s'inscrivent dans des relations complexes impliquant d'autres composantes : la température par exemple peut influencer la date de ponte, qui elle-même est corrélée au succès reproducteur ; on peut supposer de même l'existence de nombreux autres liens du même type, comme entre densité de population et succès reproducteur. Mais comment savoir si ces covariations sont toutes causales ou directes ? La température influence la survie à travers son effet sur la date de ponte, mais a-t-elle un effet direct en plus ? Pour répondre à ces questions, nous avons réalisé dans ce Chapitre 2 une analyse de pistes (*path analysis*) qui permet de prendre en compte de façon simultanée de nombreux modèles de relations entre variables et d'en conclure quels sont les chemins qui expliquent la majorité des covariations observées. Cette analyse a été conduite dans un cadre statistique bayésien, toujours sur la population de E-Pirio, et elle nous a permis d'identifier des relations complexes entre variables tout en intégrant la survie adulte.

D'autre part, constatant que les températures et le succès reproducteur ont augmenté, et les dates de pontes médianes diminué au cours des 38 années de suivi, il nous a paru envisageable que les relations entre ces différentes variables et celles qu'elles influencent aient pu varier aussi. C'est pourquoi, en séparant temporellement notre jeu de données, nous avons étudié l'évolution dans le temps des pistes entre covariables explorées.

L'étude présentée ici a été réalisée en collaboration avec Christophe Bonenfant, Alexandre Robert et Anne Charmantier.

How environmental and demographic covariates shape life-history traits covariations: the example of breeding phenology and adult survival in a blue tit population

Introduction

The links between breeding phenology and subsequent adult survival at the population and individual scales in the E-Pirio population were extensively studied in the Chapter 1 of this thesis. While the conducted analysis took into account the potential effect of several environmental and demographic variables on adult survival, it did not discriminate the effect of phenology per se on survival from the effects of the other variables potentially correlated with phenology.

As a matter of fact, the covariation between breeding phenology and adult survival may be driven by complex interactions between various life history traits (Diggle, 1999; Forrest and Miller-Rushing, 2010), e.g. trade-offs such as the well-documented cost of reproduction between reproduction investment and subsequent survival (e.g. Brinkhof et al., 2002; Nilsson, 1994). These interactions between life-history traits can furthermore be influenced by external conditions such as meteorological or climatic variations (Erikstad et al., 1998; Sletvold and Ågren, 2015) that result in an environmental forcing of the whole system. Furthermore, even in the absence of cost of reproduction (or any other causal relationship between reproduction and survival), meteorological or climatic conditions may have direct effects on both survival (Robinson et al., 2007) and reproduction outcomes (Lehikoinen et al., 2006), which is expected to create spurious correlations between them. The same kind of issue is expected for the phenology-reproduction and phenology-survival relationships. The complete understanding of the link between our variables of interest (i.e., laying date and survival) can only be achieved if the causal pathways between the others are studied and accounted for at the same time (e.g., meteorological conditions and breeding success).

Finally, in a context of global changes, long-term temporal variations and trends are other important aspects of the study of such a system. While temporal variations may be driven by many different factors (e.g. changes in habitats due to human activities (Horak and Lebreton, 1998)), they can also be a consequence of the current large scale climate change, that is known to impact numerous biological processes (Parmesan and Yohe, 2003; Williams et al., 2017). In this context, environmental forcing on the system is more than likely to change over long periods of time, with potential important repercussions on the covariations between phenology and demography.

Here, we aimed to achieve this understanding of the breeding phenology ↔ adult survival relationship by using structural equation modelling in a Bayesian framework with Markov chain Monte Carlo (MCMC) methods on the Mediterranean blue tit (*Cyanistes caeruleus*) population of E-Pirio, taking one environmental (spring temperature) and several demographic (population density, median laying date, mean reproductive success) variables into account and linking them to adult survival. We also assessed the temporal variations of this system during 38 years from 1979 to 2016.

The structure of our system (which variables influence each other) was determined by following the chronological sequence of a breeding season in our population (Figure 1). Population parameters followed the sequence: population density → laying date → reproductive success. Spring temperatures were not expected to be affected by any blue tit demographic parameter, and they were not considered potentially influencing population density, as the selection of territories begins as early as the autumn of the previous year, meaning that spring temperature cannot be a driver of population density in our system. The chosen structure and the expectation for each of the tested links are presented in Figure 2.

Methods

a. Variables of the path analysis

The different variables of our path analysis were chosen according to the effect they were suspected to have either on breeding phenology or on adult survival in the E-Pirio population. In particular, the only abiotic variable used to assess the environmental forcing on our system (Temperature ($Temp_t$): defined as the average daily mean temperatures between March 31st and May 7th of year t in E-Pirio) was chosen because it had been found to be the time window most correlated to breeding phenology in the E-Pirio population by a previous sliding-window analysis (see Table 1 in Bonamour et al., 2019).

Population density ($popD_t$) was defined as the nest-box occupation rate in a fixed area of the monitored site during the breeding season of year t . Median laying date of year t ($medLD_t$) could be estimated because every year nest boxes were checked weekly during the whole breeding season: laying dates correspond to the day the first egg of a brood was laid, assuming that the usual rate of one egg laid per day was respected. Reproductive success in year t ($repS_t$) was defined as the number of successfully raised fledglings. For all variables, only first broods were considered.

b. Structural equation modelling and Bayesian fitting using MCMC methods

The structure of our model and the analysis were derived from the method established by Gimenez and colleagues to explore causal pathways between covariates in a capture-mark-recapture framework (Gimenez et al., 2012). Goodness-of-fit of the Cormack-Jolly-Seber model (Lebreton et al., 1992) to our data was ensured using program U-CARE (Choquet et al., 2009): no violation of standard model assumptions was found ($\chi^2(df=184)=85.34$, $P\text{-level}=1$). Our model (see Figure 2 for the considered links between covariates) took into account direct effects of covariates on adult survival from year t to $t+1$ ($\phi_{t \rightarrow t+1}$), represented by the greek letter β , as well as indirect effects between covariates, represented by the letter Θ . Effects of sex and age (one year old adults versus adults of 2 years or more) on survival were also considered. The model for the recapture parameter (P) assumed a constant value for this parameter.

The model was constructed with three equations:

$$(1) \text{Logit}(\varphi_{t \rightarrow t+1}) = \beta_1 + \beta_2.\text{sex} + \beta_3.\text{age} + \beta_4.\text{Temp}_t + \beta_5.\text{repS}_t + \beta_6.\text{popD}_t + \beta_7.\text{medLD}_t$$

$$(2) \text{medLD}_t = \Theta_1 + \Theta_2.\text{Temp}_t + \Theta_3.\text{popD}_t$$

$$(3) \text{repS}_t = \Theta_4 + \Theta_5.\text{medLD}_t + \Theta_6.\text{Temp}_t + \Theta_7.\text{popD}_t$$

To estimate the parameters, MCMC methods were used to carry out inference (McCarthy 2007). To specify our model, non-informative prior distributions were provided for all parameters. A uniform distribution on the interval $[0, 100]$ was used as prior for standard deviation of recapture probabilities and a normal distribution with mean 0 and variance 0.001 for regression parameters (β and Θ). Three chains of length 10 000 were considered, with a burn-in of 7000. Analyses were performed using JAGS, with packages rjags (Plummer, 2018) and R2jags (Su and Yajima, 2015) in the software R (R Core Team, 2018).

c. Temporal variations of the system

To assess temporal variations of our system, life histories ranging from 1979 to 2016 were divided into three parts: first (13 recapture occasions in 12 years from 1979 to 1991), middle (14 recapture occasions in 13 years from 1991 to 2004) and recent years (13 recapture occasions in 12 years from 2004 to 2016). For each part, the same model as presented before was tested and regression parameters were estimated to see if they had changed between the different periods.

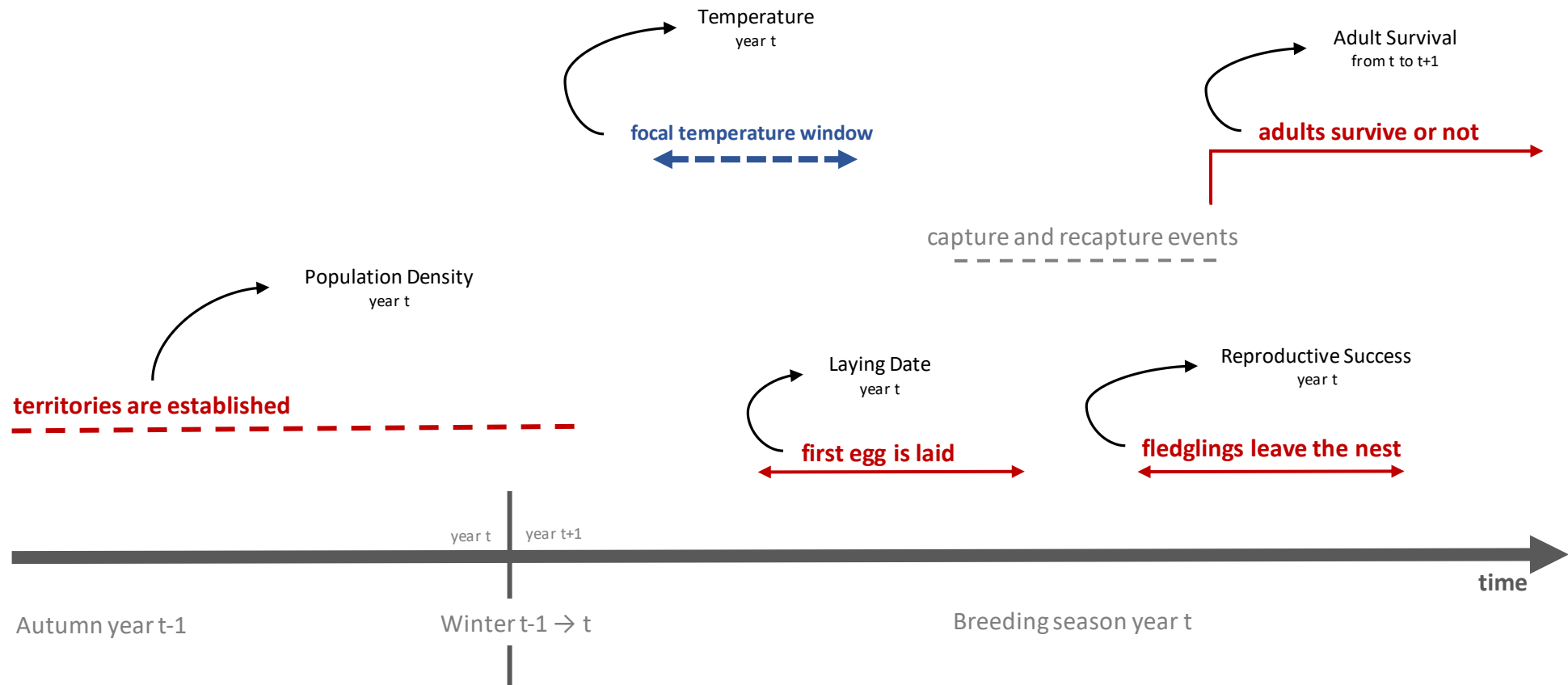


Figure 1: Chronological order during a breeding season of the events corresponding to the variables used in our path analysis. Events are in red, the variables they influence are specified in black. The observed sequence is Population Density → Temperature → Laying Date → Reproductive Success → Adult survival from t to t+1. Note that population density is measured by nest-box occupation rate during the breeding season but is determined earlier in the previous autumn and winter, when breeding territories are established.

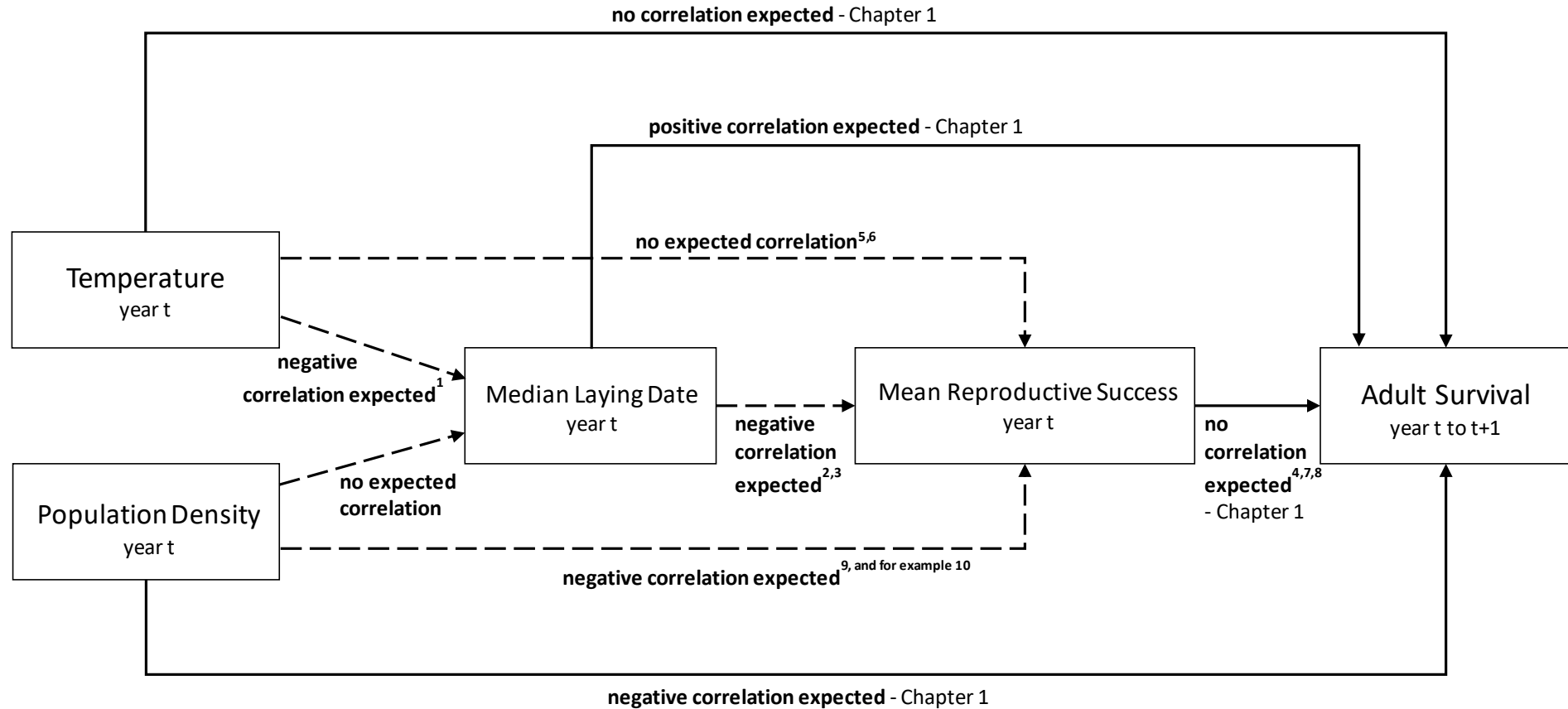


Figure 2: Structure of our path analysis system with expected correlations according to the results exposed in Chapter 1, or references from the same E-Pirio population (references 1, 2, 3 and 4) or from other populations or bird species (references 5, 6, 7, 8, 9 and 10). Direct effects on adult survival are represented by plain arrows, indirect effects between covariates by dotted arrows. For the link between temperature and reproductive success, while some studies suggest a potential positive effect (e.g. Sokolov, 2000), other expect a negative one (e.g. Cooper et al., 2005). For the link between mean reproductive success and adult survival, the cost of reproduction hypothesis would suggest the existence of a negative correlation. However on the E-Pirio population, correlative studies (see Chapter 1 and Cubaynes et al. 2012) found no evidence of any significant correlation between the two variables. Even when considering more robust experimental studies (with brood size manipulation), the evidence of a link between reproductive success and subsequent adult survival is not clearly observed (e.g. Gustafsson and Sutherland, 1988, see Nur, 1988 for a study on blue tits). References: 1: Bonamour et al., 2019; 2: Porlier et al., 2012; 3: Delahaie et al., 2017; 4: Cubaynes et al., 2012; 5: Sokolov, 2000; 6: Cooper et al., 2005; 7: Nur, 1988; 8: Gustafsson and Sutherland, 1988; 9: Sinclair, 1989; 10: Arcese and Smith, 1988.

Results

a. Estimation of the parameters

Estimates were considered significantly differing from 0 when both limits of the 95% confidence interval given by the posterior distribution of our model were of the same sign (either positive or negative). For the global model on the entire studied period (1979-2016), no significant effect of sex nor age was found by our estimations (Table 1). Only two considered covariates (medLD and popD) had a significant effect on subsequent adult survival, a positive and negative one, respectively (Table 1 and Figure 3). The correlations between phenology (*medLD_t*), breeding success (*repS_t*) and their respective covariates were all found significantly negative.

In total, adult survival was impacted a) positively directly by the median laying date, b) negatively by the population density, directly as well as through the negative impact of density on median laying date, c) negatively by spring temperature through the negative impact of temperature on median laying date (Figure 3).

b. Temporal variation of the system

Three of the four studied covariates displayed a linear trend of variation during the 38 years of study: Spring temperatures increased ($+0.49^{\circ}\text{C}/\text{decade}$; $p\text{-value} < 10^{-3}$), median laying dates decreased (earlier breeding, $-2.97 \text{ days}/\text{decade}$; $p\text{-value} < 10^{-3}$) and mean reproductive success increased ($+0.41 \text{ fledgling}/\text{decade}$; $p\text{-value} = 0.012$).

Detected interactions between covariates varied a lot between the three separated periods of study (Table 1). For direct effects of covariates on survival, spring temperatures had an important positive impact on survival during the first years of study (1979-1991) that they do not have in most recent years. On the contrary, the negative effect of population density on survival is not significant in any of the three time periods (likely due to a lack of statistical power), but seems to be mostly driven by the recent years where it has become more important.

For indirect effects between covariates, the negative effect of spring temperatures on laying dates has increased with time, as well as the negative effect of laying dates on reproductive success. Over the same period, the direct effect of temperature on reproductive success has changed from a positive one to a strongly negative one.

Discussion

Our path-analysis of the potential interactions involved in the breeding phenology $\leftrightarrow$ adult survival relationship suggests that several population covariates (reproductive success, population density) and environmental forcing (through spring temperatures) have an important impact on the studied Mediterranean blue tit population of E-Pirio.

We confirmed that the important drivers of adult survival in our system are population density and breeding phenology and also that mere correlations between laying dates, breeding success and survival are insufficient to understand the complex causal effects of phenology on fitness related demographic variables. Many observed correlations were expected based on previous works on

this population (including in Chapter 1 of this thesis, see Figure 2 for descriptions and references). Some others had not been described before in this population: the negative impact of spring temperature on reproductive success, and the negative impact of population density on median laying dates.

The impact of spring temperature on reproductive success can be direct via resource-related or other constraints on parents, or on eggs (Cooper et al., 2005) and fledglings. Its strong negative value could also be the result of an unknown other cause influenced by temperature and influencing reproductive success, for instance the presence of predators or parasites, for which we have no data available on the studied population. However, this effect of temperature is still small compared to the indirect effect it has on reproductive success via median laying date. As a matter of fact, the indirect effect $\Theta_2 \cdot \Theta_5 = 1.032$ is bigger than the opposite direct $\Theta_6 = -0.785$. In other words, when de-scaling the covariates, an increase of spring temperature of 1°C at fixed median laying date would decrease mean reproductive success by 0.944 fledglings. However, when adding the indirect, opposite effect of temperature via median laying date, an increase in spring temperature of 1°C would result in an increased mean reproductive success of 0.297 fledglings.

The negative impact of population density on median laying dates (which means that high population density induces early breeding) could be explained by intraspecific competition induced by increasing densities: the importance of being the first breeder to access first to resources might increase with competition for these resources (Kokko, 1999). It may also be linked to the fact that high population density is a consequence of high overwinter survival, and therefore might be correlated to mild winters and springs (Woodworth et al., 2017), also favouring an early phenology of the population. The effect of density on median laying dates leads density to have an indirectly positive impact on reproductive success. However, this effect is slightly lower than its direct effect on reproductive success in our population, most likely through competition for resources (Arcese and Smith, 1988): $\Theta_3 \cdot \Theta_5 = 0.120$ is smaller than the opposite direct effect $\Theta_7 = -0.169$. In other words, an increase of nest boxes occupation rates by 10% at fixed median laying date would decrease mean reproductive success by 0.176 fledglings, and still by 0.051 fledglings when accounting for the indirect path via median laying date. Overall, our results suggest that high density per se has a substantial negative impact on fledging success, that remains present even when the relationships between density and phenology are considered.

In total, the observed correlations remained quite constant throughout the years of monitoring: for instance, the effect of median laying dates on subsequent adult survival appears to have stayed the same (although they are not significant because of the reduced number of individuals and recapture occasions when separating the data, estimates are similar in all three periods). However, some effects have undergone important changes between the three periods of our analysis: for instance, strengths of the effects of population density on all covariates including survival appear to have increased: in all cases they became more strongly negative. This may be a consequence of different levels of saturation of the study area between the three periods considered. Although no significant linear density trend occurred over the whole 38 year study period, previous analyses showed that population density has increased during the first 20 years of monitoring (see Chapter 3 of this thesis for details on population density): at low densities in the first years of study, no difference in competition occurred between years even if density varied; since the 2nd half of the monitoring period, densities were globally high enough to observe demographic feedbacks in years with particularly high densities.

The positive impact of spring temperatures on survival in the first years could be explained by more favourable breeding conditions in years with high spring temperatures. As temperatures

globally increased, even the coldest springs could have become favourable enough, explaining why in recent years spring temperature has no effect on subsequent survival anymore.

Overall, our results suggest complex causal relationships involving the environment, the demography and the phenology of our blue tit population. Although these relationships remained relatively stable over time, the increase in temperature over the past four decades raises the question of the limits of passerine populations' response to global warming. In particular, our results suggest that the direct effects of spring temperature on vital rates have varied over the three periods of our study, not in absolute terms, but relative to the average for each period. It appears that high temperatures had a direct positive effect on survival in the 1980s, which was no longer the case in more recent decades. The direction of this effect could therefore be reversed if temperatures continue to rise. Similarly, although the overall effect of high temperatures on reproductive success appears to be positive, this overall effect is essentially related to the phenotypic response of the population. The direct effect of temperature on reproductive success is negative, and the magnitude of this negative effect has increased significantly over time (Table 1). In a context of global warming, this result raises questions about the limits of the phenological response and the ability of populations to maintain their reproductive success.

		Entire period (1979 - 2016)			First years (1979 - 1991)			Middle years (1991 - 2004)			Recent years (2004 - 2016)		
<i>Covariates affecting $\text{Logit}(\varphi_{t \rightarrow t+1})$ - Equation (1)</i>		Parameter	Estimate	95% distr.									
Intercept		β_1	0.233	-0.01 0.47	0.209	-0.28 0.73		0.576	0.09 1.16		0.283	-0.11 0.73	
Sex		β_2	0.086	-0.12 0.29	0.185	-0.27 0.61		0.029	-0.34 0.39		0.157	-0.16 0.46	
Age		β_3	-0.066	-0.32 0.18	-0.197	-0.73 0.29		-0.449	-1.02 0.03		-0.378	-0.76 0.03	
Temp _t		β_4	0.183	-0.06 0.42	0.782	0.23 1.33		0.293	-0.36 0.97		0.306	-0.21 0.86	
repS _t		β_5	0.039	-0.11 0.18	-0.52	-1.28 0.11		0.176	-0.09 0.42		0.12	-0.19 0.44	
popD _t		β_6	-0.16	-0.29 -0.03	-0.042	-0.30 0.19		0.023	-0.38 0.41		-0.375	-0.75 0.00	
medLD _t		β_7	0.375	0.12 0.62	0.391	-0.16 0.99		0.356	-0.10 0.82		0.385	-0.18 0.95	
<i>Covariates affecting medLD_t - Equation (2)</i>													
Intercept		Θ_1	0.077	0.06 0.09	0.007	-0.02 0.03		0.041	0.01 0.07		-0.083	-0.14 -0.03	
Temp _t		Θ_2	-0.953	-0.97 -0.94	-0.394	-0.44 -0.35		-1.121	-1.17 -1.07		-0.827	-0.87 -0.78	
popD _t		Θ_3	-0.111	-0.13 -0.10	0.073	0.05 0.09		0.148	0.10 0.19		-0.43	-0.47 -0.39	
<i>Covariates affecting repS_t - Equation (3)</i>													
Intercept		Θ_4	0.178	0.16 0.192	-0.167	-0.19 -0.15		-0.004	-0.04 0.03		0.251	0.20 0.31	
medLD _t		Θ_5	-1.083	-1.10 -1.06	0.049	-0.01 0.10		-0.652	-0.71 -0.60		-1.582	-1.62 -1.54	
Temp _t		Θ_6	-0.785	-0.81 -0.76	0.323	0.28 0.37		-0.467	-0.55 -0.39		-1.385	-1.44 -1.33	
popD _t		Θ_7	-0.169	-0.19 -0.15	-0.148	-0.17 -0.12		0.076	0.03 0.12		-0.622	-0.67 -0.58	

Table 1: Estimates of the parameters of our models as provided by the posterior distributions of our MCMC procedures. Estimates significantly different from 0 (95% posterior distribution either positive or negative) are highlighted in bold. Parameters are grouped by equation in which they occur

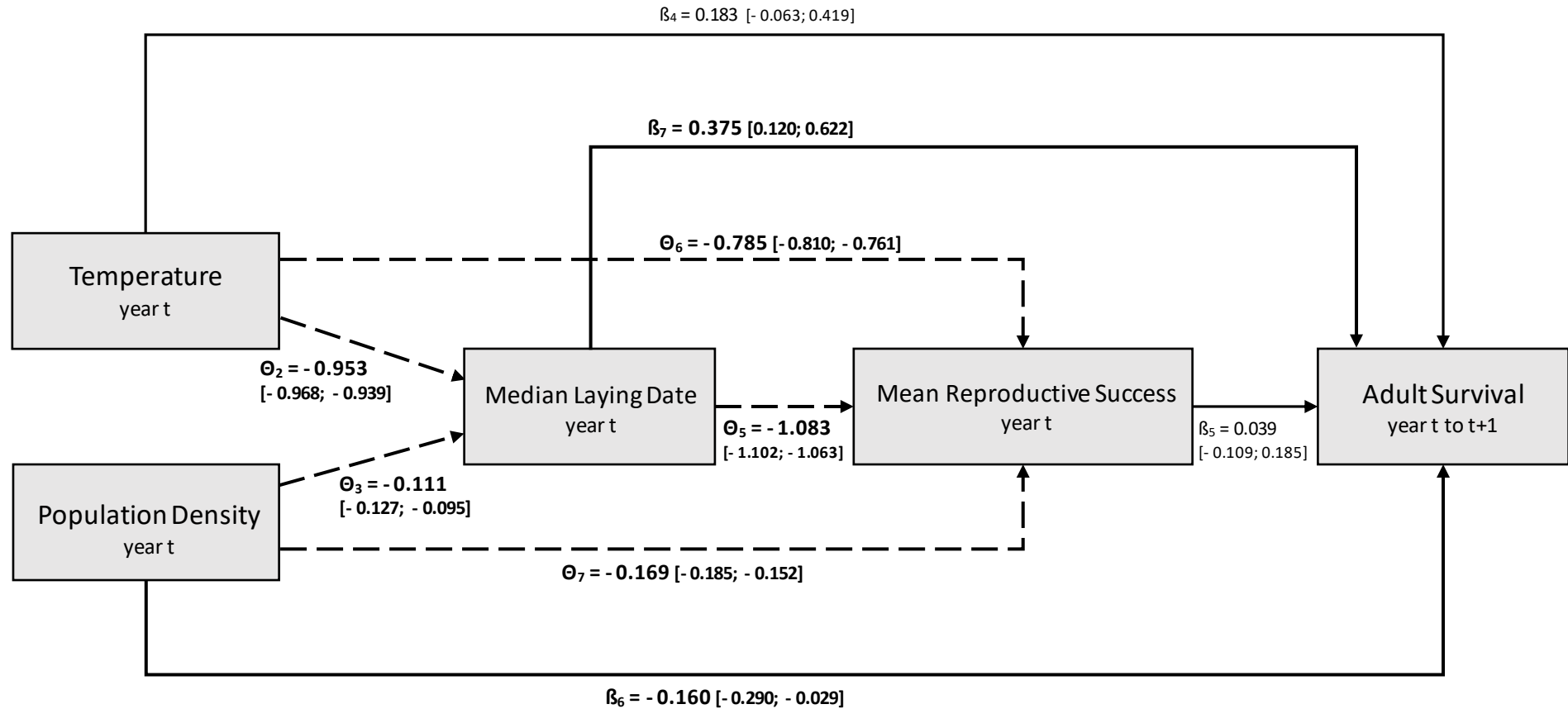


Figure 3: Correlations between environmental and population variables in the E-Pirio blue tit population from 1979 to 2016. Slope estimates of the correlations are specified for each path. For the sake of clarity intercepts estimates (β_1 , Θ_1 and Θ_4) are not represented. Paths are considered significant and highlighted in bold when both limits of the 95% confidence interval of the estimate have the same sign as the estimate.

References

- Arcese, P., Smith, J.N.M., 1988. Effects of Population Density and Supplemental Food on Reproduction in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology* 57, 119–136. <https://doi.org/10.2307/4768>
- Bonamour, S., Chevin Luis-Miguel, Charmantier Anne, Teplitsky Céline, 2019. Phenotypic plasticity in response to climate change: the importance of cue variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374, 20180178. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0178>
- Brinkhof, M.W.G., Cavé, A.J., Daan, S., Perdeck, A.C., 2002. Timing of Current Reproduction Directly Affects Future Reproductive Output in European Coots. *Evolution* 56, 400–411. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01349.x>
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., Pradel, R., 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32, 1071–1074. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x>
- Cooper, C.B., Hochachka, W.M., Butcher, G., Dhondt, A.A., 2005. Seasonal and Latitudinal Trends in Clutch Size: Thermal Constraints During Laying and Incubation. *Ecology* 86, 2018–2031. <https://doi.org/10.1890/03-8028>
- Cubaynes, S., Doutrelant, C., Grégoire, A., Perret, P., Faivre, B., Gimenez, O., 2012. Testing hypotheses in evolutionary ecology with imperfect detection: capture–recapture structural equation modeling. *Ecology* 93, 248–255. <https://doi.org/10.1890/11-0258.1>
- Delahaie, B., Charmantier, A., Chantepie, S., Garant, D., Porlier, M., Teplitsky, C., 2017. Conserved G-matrices of morphological and life-history traits among continental and island blue tit populations. *Heredity* 119, 76–87. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.15>
- Diggle, P.K., 1999. Heteroblasty and the Evolution of Flowering Phenologies. *International Journal of Plant Sciences* 160, S123–S134. <https://doi.org/10.1086/314217>
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T., Steen, H., 1998. On the Cost of Reproduction in Long-Lived Birds: The Influence of Environmental Variability. *Ecology* 79, 1781–1788. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1781:OTCORI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1781:OTCORI]2.0.CO;2)
- Forrest, J., Miller-Rushing, A.J., 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3101–3112. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0145>
- Gimenez, O., Anker-Nilssen, T., Grosbois, V., 2012. Exploring causal pathways in demographic parameter variation: path analysis of mark–recapture data. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 427–432. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00150.x>
- Gustafsson, L., Sutherland, W.J., 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335, 813. <https://doi.org/10.1038/335813a0>
- Horak, P., Lebreton, J.-D., 1998. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations. *Ibis* 140, 205–209. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1998.tb04380.x>
- Kokko, H., 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 68, 940–950. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00343.x>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lehikoinen, A., Kilpi, M., Öst, M., 2006. Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology* 12, 1355–1365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01162.x>
- Nilsson, J.-Å., 1994. Energetic Bottle-Necks During Breeding and the Reproductive Cost of Being Too Early. *Journal of Animal Ecology* 63, 200–208. <https://doi.org/10.2307/5595>

- Nur, N., 1988. The Consequences of Brood Size for Breeding Blue Tits. iii. Measuring the Cost of Reproduction: Survival, Future Fecundity, and Differential Dispersal. *Evolution* 42, 351–362. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb04138.x>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Plummer, M., 2018. rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC. R package version 4-8. <https://CRAN.R-project.org/package=rjags>.
- 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: Variation in plasticity among populations. *Journal of Animal Ecology* 81, 1041–1051. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01996.x>
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Robinson, R.A., Baillie, S.R., Crick, H.Q.P., 2007. Weather-dependent survival: implications of climate change for passerine population processes. *Ibis* 149, 357–364. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00648.x>
- Sinclair, A.R.E., 1989. Population regulation in animals. *Ecological Concepts*. Black well Scientific, Oxford 197–241.
- Sletvold, N., Ågren, J., 2015. Climate-dependent costs of reproduction: Survival and fecundity costs decline with length of the growing season and summer temperature. *Ecology Letters* 18, 357–364. <https://doi.org/10.1111/ele.12417>
- Sokolov, L.V., 2000. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic.
- Su, Y.-S., Yajima, M., 2015. R2jags: Using R to Run “JAGS”. R package version 0.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=R2jags>.
- Williams, J.L., Jacquemyn, H., Ochocki, B.M., Brys, R., Miller, T.E.X., 2017. Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant. *Journal of Ecology* 798–808. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12369>
- Woodworth, B.K., Wheelwright, N.T., Newman, A.E., Schaub, M., Norris, D.R., 2017. Winter temperatures limit population growth rate of a migratory songbird. *Nature Communications* 8, 14812. <https://doi.org/10.1038/ncomms14812>

Nous avons donc vu dans ce chapitre qu'il existe de nombreuses covariations entre l'environnement, la démographie et les traits d'histoires de vie de notre population d'étude. Les seules variables influençant directement la survie adulte restent comme attendu la date de ponte médiane et la densité de population. La température au printemps, qui peut changer par exemple à la faveur du réchauffement climatique actuel, a-t-elle un effet indirect sur la survie à travers la date de ponte. Ceci est également le cas de la densité, en plus de son effet direct sur la survie. D'autre part nous avons pu observer que la date de ponte n'influence pas la survie via son effet sur le succès reproducteur : elle a uniquement un effet direct (ou via une autre cause non identifiée à ce jour). Les variations au cours de ces quatre dernières décennies de l'ensemble de ces relations sont de faible ampleur. La plupart des relations sont restées inchangées, exceptés principalement les effets de la densité de population qui sont devenus plus importants : dans un environnement de plus en plus chaud et donc éventuellement de plus en plus contraignant, il est possible que ces variations démographiques à l'origine peu influentes aient acquis un poids important dans les relations entre traits d'histoire de vie.

Précisons que pour l'instant, toutes les relations décrites l'ont été avec 38 points (un par année de suivi), mais qu'une étude plus fine va être réalisée en prenant en compte les valeurs de date de ponte et de succès reproducteur chaque année et pour chaque individu.

Au travers ce chapitre, nous avons décrit de nombreux liens entre traits d'histoire de vie, environnement et démographie, et de leur variation dans le temps à une échelle large (3 étapes de plus de 10 ans chacune). Qu'en est-il des variations dans le temps à une échelle plus fine pour les traits d'histoire de vie eux-mêmes, et notamment la survie ? Et les constatations faites au cours des deux premiers chapitres sur la population de E-Pirio sont-elles valides lorsqu'on change de population et/ou de type d'habitat ?

Le Chapitre 3 cherchera à répondre à ces questions en explorant les variations temporelles de la survie adulte et leurs causes dans quatre populations de mésanges bleues méditerranéennes.

CHAPITRE 3 :

ETUDE DES VARIATIONS SPATIO- TEMPORELLES DE LA SURVIE ADULTE ET DE LEURS CAUSES



Les études décrites dans les Chapitres 1 et 2 nous ont montré qu'il y avait un lien entre phénologie de la reproduction et survie adulte à l'échelle populationnelle : les années de pontes tardives sont suivies de fortes probabilités de survie. A l'échelle individuelle le contraire est observé : les individus les plus précoces de la population sont ceux qui survivent le mieux. La relation phénologie – survie est influencée par d'autres covariables dont la température printanière : cette relation est donc une des voies par laquelle le climat influence la survie adulte dans la population étudiée. La densité de population, en plus d'influencer négativement et directement la survie, a aussi un lien direct avec la date de ponte et le succès reproducteur.

Si toutes ces variables influencent la survie, et qu'elles varient au cours du temps, quelles sont les conséquences de ces variations temporelles sur la survie adulte ? Comment la survie adulte varie-t-elle dans le temps et dans l'espace ? Ce sont ces questions auxquelles nous allons tenter de répondre dans ce Chapitre 3, en étudiant les variations de survie au cours du temps dans 4 populations différentes, et en relation avec différentes covariables populationnelles (comme la densité de population) et climatiques.

L'étude présentée ici a été réalisée en collaboration avec Anne Charmantier et Alexandre Robert.

Identifying drivers of spatio-temporal variation in survival in four blue tit populations

Introduction

Many temporal variations in ecological systems can be decomposed in cycles (e.g. daily, seasonal, multi-annual), longer term trends and remaining 'noise' (e.g. year-to-year variation) (Wolkovich et al., 2014). A lot of these variations are caused by abiotic environmental changes over time, such as climate or local weather variations, which in turn result in biotic responses to these changes (e.g. behavioural, physiological, phenological and demographic variations at the population scale). This is also the case for climate change, which affects numerous biological processes and biodiversity patterns (Norberg et al., 2012). In particular, the recent ecological literature informs us that meteorological year-to-year variations can influence population demography in plants (Chang-Yang et al., 2016) and animals (Selonen et al., 2016; Wood et al., 2016), while climate change mostly causes temporal trends in demographic components and changes in their temporal variance across many different taxa of plants (Williams et al., 2017) and animals (Massardier-Galatà et al., 2017) including birds (Wegge and Rolstad, 2017). However, the demographic consequences of climate change, and the link between ecological, evolutionary and demographic effects is still insufficiently explored (see review by Visser and Gienapp, 2019 and Chevin et al., 2013).

Recent studies have shown that the density of a population or species can play a major role in the impact of climate change and climate-induced changes in traits on population dynamics. In particular, McLean and colleagues have argued that species (or populations) with strong density-dependent effects on the population dynamics will have more robust demographic rates when facing strong climate fluctuations because density-dependence processes can counteract negative demographic consequences of climate change (McLean et al., 2016). An elegant demonstration of such buffering effects of density comes from a study of Dutch great tits *Parus major*, where warmer springs result in a detrimental mismatch between the bird breeding phenology and their main prey seasonal peak (Visser et al., 2006). While the phenology mismatch has fitness consequences for the birds, such that climate change translates into stronger selection for earlier breeding, increased mismatch does not result in decreased population growth (Reed et al., 2013) because of density-dependent regulation. During warm springs, great tits have a reduced breeding success, yet their fledglings show increased survival due to relaxed competition. Such examples highlight the importance of considering density-dependent effects when exploring demographic consequences of climate change.

In addition to local, density-dependent demographic feedbacks, many parameters associated with local environmental conditions are likely to affect the demography of a population and its variation over time. Demographic parameters, including survival, can vary significantly within the same species from one population to another, depending on local climatic conditions and resource availability (Senner et al., 2017; Winkler et al., 2014), predation and parasitism (Donovan et al., 1995), interspecific competition (Gustafsson, 1987), and many factors related to human activities (Horak and Lebreton, 1998; Porneluzi and Faaborg, 1999). In particular, in a context of large-

scale climate change, it seems important to understand whether the meteorological and climatic variations with which populations are (and will be) confronted are likely to have a similar impact on their demography depending on their location. The spatial synchrony of demographic parameters and local population dynamics (Robert, 2009), or on the contrary their divergence (Cuervo and Møller, 2013), is a key element of species dynamics on a large spatial and temporal scale (Siriwardena et al., 1998).

Here, using a long-term monitoring dataset on four Mediterranean populations studied across 19 to 38 years, we investigated the effects of sex, age class, climate temporal variations and population density on adult survival in a temperate passerine bird, the Blue tit (*Cyanistes caeruleus*). Two of these populations are located in habitats dominated by the evergreen holm oak (*Quercus ilex*) and the two others in habitats dominated by the deciduous downy oak (*Quercus humilis*). This environmental heterogeneity has been linked to the phenotypic variation of blue tits, whereby birds from the two habitats differ in their morphology, their behaviours, their colour ornamentation, their physiology and their life histories (Blondel et al., 2006). Overall, the phenotypic divergence between the two types of habitats is consistent with a divergence in pace-of-life syndrome (Réale et al., 2010), with individuals in the deciduous habitat displaying a faster pace-of-life (e.g. bolder personalities and higher reproductive investment) and individuals in evergreen populations having a slower pace-of-life (Charmantier et al., 2016; Dubuc-Messier et al., 2017). Although survival has never been formally compared across these four populations, preliminary results suggest that survival probabilities are concordant with a faster pace-of-life syndrome in deciduous habitats, with lower adult survival (see Table 1 in Dubuc-Messier et al., 2017).

A previous study by Grosbois and colleagues analyzed blue tit survival in three of our four study populations over a more limited period of time (1985-2000) (Grosbois et al., 2006). Results of this study indicated that adult survival differed considerably both among years and among populations and that the pattern of interannual variation in survival was similar among populations, suggesting that adult survival in these blue tit populations was influenced by environmental factors, such as climate, that operate at a relatively large spatial scale. In particular, adult survival was correlated with both local scale weather conditions and a large-scale tropical index in early summer: rainfall in the Sahel.

Based on this context of a divergence in pace-of-life across habitats and on past investigations, we expected to find a difference in adult survival between habitat types (with lower survival rates in deciduous habitats), as well as between age classes (Bouwhuis et al., 2012) and sexes (Clobert et al., 1988). We also expected year-to-year adult survival variations to be correlated among populations as well as with large-scale and local climatic indices (Grosbois et al., 2006). Finally, population density during the breeding season is also expected to have a negative impact on subsequent adult survival (e.g. Frederiksen and Bregnballe, 2000, and Chapter 1 of this thesis).

Methods

1. Monitored populations

Data was collected in four Mediterranean wild populations of blue tits *Cyanistes caeruleus*, a European cavity-nesting non-migratory passerine bird, with landscapes dominated either by the deciduous downy oak (*Quercus pubescens*, site names starting with D-) or by the evergreen holm oak (*Quercus ilex*, site names starting with E-). All sites are situated in the Mediterranean region, three of them (E-Pirio: Lat 42.38; Long: 8.75; D-Muro: 42.55; 8.92; E-Muro: 42.59; 8.96) on the island of Corsica and one (D-Rouviere: Lat 43.66; Long 3.67) on the Mainland in southern France (Figure 1, see Blondel et al., 2006 and Charmantier et al., 2016 for details). All four populations were monitored as part of the same long-term research program, but monitoring did not begin at the same time in each site (E-Pirio: 38 years of monitoring from 1979 to 2016, D-Rouviere: 26 years (1991-2016), D-Muro: 24 years (1993-2016), E-Muro: 19 years (1998-2016)).

Populations were monitored using nest boxes, which blue tits readily use for breeding and generally prefer to natural cavities (Newton, 1994). The monitoring of almost all breeding individuals in the focal populations was ensured by using a high density of nest boxes compared to the abundance of natural cavities in the various sites (A.C., unpublished data). Every year, nest boxes were checked at least weekly during the blue tit breeding season (March to June). Adult breeders were captured in the boxes when the chicks were 10-15 days old. The Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) provided the permits under which capture and handling of birds were conducted, as well as unique numbered metal rings that were used to identify every bird of the four populations. Plumage patterns were used to determine sex and age at first capture (1 year adults vs adults of 2 or more years) for every breeder. Individuals whose age at first capture had not been assessed were removed (3% (n=170) of the individuals). In total, 5499 reproducing individuals were considered in this study (E-Pirio: 1562 individuals, D-Rouviere: 1947, D-Muro: 1408, E-Muro: 582).

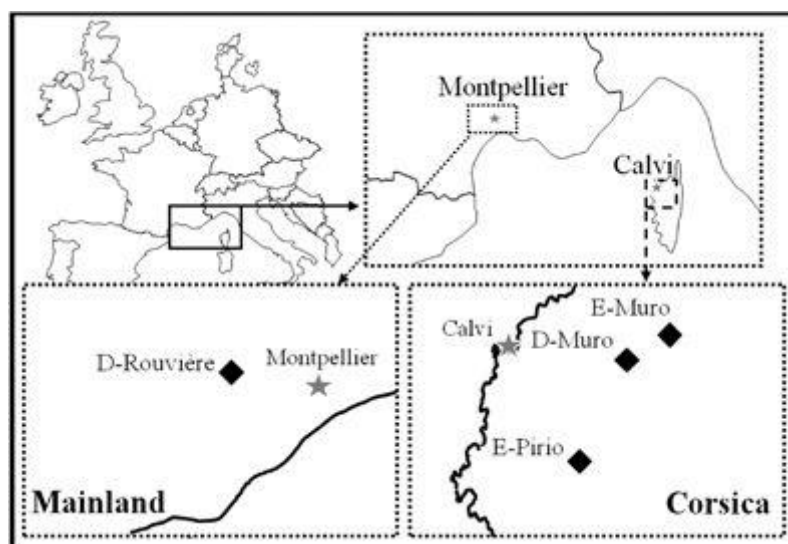


Figure 1: Localisation of the four populations of our study system. The three Corsican sites (E-Pirio, D-Muro and E-Muro) are located ~440km away from the mainland site (D-Rouviere). E-Muro is located ~6km away from D-Muro and ~30km from E-Pirio. Two sites are in a deciduous oak *Quercus pubescens* forest (D-Rouviere and D-Muro), and two in an evergreen oak *Quercus ilex* forest (E-Pirio and E-Muro).

2. Large scale climatic covariates

Two large scale climatic indices were considered in this study as potentially influencing adult blue tit survival in our populations:

- The Mediterranean Oscillation Index (hereafter MOI, defined by Palutikof et al., 1996 and Conte et al., 1989 as the normalized pressure difference between Algiers (36.4°N, 3.1°E) and Cairo (30.1°N, 31.4°E)). The MOI is a large scale climate index correlated to the North Atlantic Oscillation index (NAO) (Lionello et al., 2006), but more precisely linked to rainfall and climate in the Mediterranean basin. Daily MOI data were obtained on <https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/moi/>.
- The Sahel Rainfall index (monthly data obtained on <http://research.jisao.washington.edu/data/sahel/>), a tropical climate index.

The MOI was aggregated in two separate covariates: winter MOI (from December 1st year t to February 28th year t+1) and summer MOI (from June 15th to September 15th year t). A yearly aggregation (from March 2nd year t to March 1st year t+1) was rejected as it was strongly correlated to winter MOI (Pearson's correlation coefficient = 0.857). The Sahel Rainfall index was aggregated in an early summer Sahel rainfall index (hereafter SRF) by adding the monthly values of June and July of each year, as has been done by Grosbois and colleagues on three of these blue tit populations (Grosbois et al., 2006).

3. Population density index

Population density was obtained by measuring nest box occupation rates by blue tits in a defined area of each study site, where nest boxes were present over all years of study (E-Pirio: n=26 nest boxes in the first 6 years of monitoring (1979-1984), then 54 to 62 nest boxes, D-Rouviere: n=65 nest boxes, D-Muro: n=20 nest boxes the first year (1993), 32 to 38 boxes from 1997 to 1999 and 49 to 53 nest boxes in the remaining years, E-Muro: n=20 to 44 nest boxes during the first 3 years of monitoring (1998-2000), then 54 to 55 nest boxes).

4. Local meteorological covariates

Four local climatic covariates were used in this study to test for meteorological conditions as a driver of the differences in survival rate variability in each population:

- Spring and summer rainfall (hereafter SpringRF: aggregated rainfall between March 2nd and September 15th of year t)
- Autumn and winter rainfall (hereafter AutumnRF: aggregated rainfall between September 16th of year t to March 1st of year t+1)
- Extreme heat events during the summer (hereafter EHE, number of extremely hot days (average daily temperature in the 5% hottest of average daily temperatures in the studied summers on this site) between June 15th and September 15th of year t), which indicates if extreme climatic situations have been encountered during the considered summer
- Hottest summer temperatures (hereafter HST, average mean daily temperature during the 10 hottest days between June 15th and September 15th of year t), which represents the global harshness of the considered summer

Rainfall data were obtained by measurements from the meteorological station of Saint-Martin de Londres (Lat: 43.78 Long: 3.73, approximately 14 km away from the D-Rouviere site) for the mainland, and Calvi (Lat: 42.52; Long: 8.79, approximately 16 km away from E-Pirio, 11 km from D-Muro and 16 km from E-Muro) for the Corsican sites. Temperature data at the Corsican sites were obtained by regressing daily temperature measurements in the different sites with temperature data from the meteorological station of Calvi over 4 years, and inferring the temperature in the sites over the remaining years (see details in Appendix 1). At the D-Rouviere mainland site, temperature data was obtained from the meteorological station of Saint-Martin de Londres.

5. Capture-Mark-Recapture modelling

Individual capture-recapture histories for the 5499 breeding individuals were analysed to provide robust estimates of survival rates and recapture probabilities (respectively ϕ and p , Lebreton et al., 1992), using a logit-link function.

All analyses were conducted using the program E-SURGE (Choquet et al., 2009b). Goodness-of-fit of models to the data was ensured for each dataset using the program U-CARE (Choquet et al., 2009a), based on the Cormack Jolly Seber model for monostate models.

In several years, experiments were conducted in the population including brood size manipulations that can highly alter adult survival (Dijkstra et al., 1990; Nur, 1984). Capture-recapture histories of the corresponding individuals were censored right after the first time they experienced such a fitness-changing experiment. However nestlings born during these experiments and later recaptured as adults were not removed from the analysis. This necessary censoring resulted in a significant decrease in observation numbers (-14.95% from 12 131 to 10 316 capture and recapture events in the dataset).

6. Model selection

The Akaike's Information Criterion corrected for overdispersion and small sample size (QAICc) was used for model selection (Burnham and Anderson, 1998). A low QAICc was considered revealing a good compromise between the fit to the data (likelihood of the model) and the number of parameters used by the model. The threshold for significant difference between two models was set at two QAICc points. In case of lower difference, the model with the lowest number of parameters was selected.

An index has been assigned to each of the different models tested. The first models (models integrating the four populations together, without temporal covariate) are numbered from 1 to 73 (Table 1). Covariate models (models integrating the four populations, with meteorological and population yearly covariates) are numbered 74 to 79 (Fig. 3B). Finally, additional models have been implemented separately for each population (models 80 to 111, Table 3 and Fig. 4B).

A first model selection was conducted on the four populations together, assessing the effects of population, year, sex and age on recapture (p) and survival (ϕ) probabilities (Table 1). The starting model (Model 72) included potential effects of population, sex, age and yearly variations (hereafter, *year*) on survival and potential effects of population, sex and year on recapture probabilities. Only simple (first order) interactions between variables influencing survival and recapture probabilities were considered, to enable robust biological interpretation of the results and avoid overcomplexity. All subsequent models were nested in this one. The model selection

started with simplifying constraints on p . The best model structure for recapture (Model 56) was then retained and simpler survival models were considered, removing step by step first order interactions between variables until reaching a model with only 3 interactions (Model 12). All models nested in this one were then tested.

To assess the potential effect of large-scale climatic covariates on survival in our populations, three potential large scale climatic variables (summer MOI, winter MOI, early summer Sahel Rainfall) were tested on the four populations together. An analysis of deviance (hereafter *ANODEV*, Skalski et al., 1993) was conducted for each candidate covariate to test for a linear or quadratic temporal effect of this covariate (Figure 3B). It used as starting model the best model from the previous selection (Model 1) including additive effects of age, population and yearly variations on survival, and as constrained model the same without the temporal effect (Model 19). The *ANODEV* test allows to reject the null hypothesis H_0 , assuming that the considered temporal covariate does not explain a significant proportion of the deviance reduction between the temporally free model and the constrained model. The null hypothesis was considered rejected when $p\text{-ANODEV} < 0.05$.

An analysis of deviance was also conducted to assess the effect of population density on survival in the different populations (Figure 4B). In each population separately, the model including additive effects of age and yearly variations on survival was considered as the starting model, while the constrained model included only an effect of age on survival. The effect of density on survival was considered significant if $p\text{-ANODEV} < 0.05$ or if the difference in QAICc between the best model and the population density model was higher than 2. The same analysis was conducted in each population separately to test for the effect of local climatic covariates (Table 3). A linear effect of time was also tested in this selection, to assess the existence of a potential temporal trend of survival rates in the different populations.

Results

1. Goodness of fit

No significant violation of standard model assumptions was found while performing the goodness-of-fit tests using program U-CARE (Choquet et al., 2009a): for the 4-populations monostate dataset $\chi^2(df=602)=366.499$, $P\text{-level}=1$; for each population separately: $\chi^2(df=184)=85.346$, $P\text{-level}=1$ for E-Pirio; $\chi^2(df=140)=117.024$, $P\text{-level}=0.922$ for D-Rouviere; $\chi^2(df=149)=101.227$, $P\text{-level}=0.999$ for D-Muro; $\chi^2(df=129)=62.903$, $P\text{-level}=1$ for E-Muro.

2. Effects of population, age and sex on recapture and survival probabilities

Our model selection indicated that recapture probabilities differ across populations and sexes (Table 1). In our best models, age and sex appeared as having an additive impact on survival across populations, which means that adult survival is different in each population, and that the effect of age and sex on this survival is likely similar across populations (Table 1). In particular, 1st year adults have consistently markedly higher survival than adults aged 2 or more in all populations. In contrast, the comparison of survival estimates for the two sexes with models not constrained to additivity indicates that the survival differences among sexes is weak and that the sex with the highest survival actually varies among populations (Table 2).

3. Temporal variation in adult survival

When considering the effects of yearly variations on survival rates, our model selection indicated that these variations have an important impact across populations (Table 1, Figure 2). This effect is additive (see Table 1: Models 9, 23, 27, 44 and 51 for a comparison of additive and interactive effects of population and year on survival. $\Delta\text{QAICc}(\text{Model 9} - \text{Model 23}) = 33.59$), which means that survival probabilities covaried across time in our 4 study populations. This result suggests that a large-scale climatic covariate might be the driver of interannual variations in survival.

4. Effects of large-scale climatic covariates on adult survival

The temporal variations during the study period of the three considered large scale climatic covariates (summerMOI, winterMOI and SRF) are presented in Figure 3A. Among these covariates, only a small positive correlation was found between summerMOI and SRF (Pearson's correlation coefficient_{summerMOI-SRF} = 0.362; $p\text{-value} = 0.03$, $r^2 = 0.11$). No other correlation could be found between winterMOI and the other climatic covariates ($P_{\text{CCsummerMOI-winterMOI}} = 0.094$, $P_{\text{CCwinterMOI-SRF}} = 0.025$). No significant linear nor quadratic effect of any of the tested large-scale climatic covariates could be found on survival probability (Figure 3B).

5. Effect of population density on adult survival

Only one correlation was found between population density estimates from two distinct populations: population density in E-Pirio and D-Muro were negatively correlated (slope = -0.533, $p\text{-value} = 0.007$) (Figure 4A). A linear temporal trend of population density estimates was found in the two most recent populations: D-Muro and E-Muro. In both populations, population density has

increased during the study period. However, further analysis indicated that in all populations, density estimates showed a significant linear increase over the first 20 years of the local study program (see Fig. 4A).

In only one of the four populations (E-Muro), the population density covariate significantly decreased the deviance of the model (Figure 4B, p -ANODEV = 0.042). However, in the E-Pirio population, even though the ANODEV test did not yield any significant result, the QAICc was significantly decreased by the population density covariate. In both cases, population density had a negative correlation with adult survival: in these two populations, springs with high nest box occupation were followed by a year of low adult survival (Figure 4C).

6. Effect of local meteorological covariates

Despite the apparent similar temporal variations among populations, the results of our model selection suggested an important effect of yearly variations of survival only in the D-Rouviere population: $\Delta\text{QAICc} = 47.61$ between Model 80 and Model 82 (Figure 3B, see Figure 2 for the graphical representation of these variations).

To try to account for this difference, the effect of some meteorological covariates (spring and summer rainfall, autumn and winter rainfall, extreme heat events, hottest summer temperatures, see Methods for details), which displayed a difference in variability between the Corsican (E-Pirio, D-Muro, E-Muro) and the mainland (D-Rouviere) populations, was tested (Table 3). The existence of linear temporal trends in survival was also tested.

While significant effects were found for a negative linear trend in survival estimates in D-Rouviere and E-Muro, no effect of the tested meteorological covariates could be detected in any of the populations.

	D-Rouviere	E-Pirio	D-Muro	E-Muro
	26 years of monitoring 1947 individual histories	38 years of monitoring 1562 individual histories	24 years of monitoring 1408 individual histories	19 years of monitoring 582 individual histories
A) Annual Survival Estimates (ϕ)				
Adult survival (ϕ) (estimates from Model 24)	0.473 [0.453 , 0.493]	0.548 [0.521 , 0.574]	0.424 [0.397 , 0.451]	0.575 [0.539 , 0.609]
ϕ (1 year adults) (estimates from Model 21)	0.491 [0.459 , 0.522]	0.597 [0.547 , 0.645]	0.449 [0.400 , 0.498]	0.596 [0.522 , 0.666]
ϕ (2+ years adults) (estimates from Model 21)	0.458 [0.430 , 0.486]	0.526 [0.494 , 0.558]	0.412 [0.380 , 0.445]	0.567 [0.525 , 0.608]
ϕ (Males) (estimates from Model 33)	0.479 [0.450 , 0.509]	0.546 [0.508 , 0.583]	0.429 [0.390 , 0.467]	0.556 [0.505 , 0.606]
ϕ (Females) (estimates from Model 33)	0.467 [0.439 , 0.495]	0.549 [0.513 , 0.585]	0.419 [0.382 , 0.457]	0.591 [0.543 , 0.638]
B) Recapture Rates Estimates (p)				
p (Males) (estimates from Model 1)	0.821 [0.772 , 0.861]	0.673 [0.611 , 0.729]	0.749 [0.672 , 0.812]	0.693 [0.606 , 0.768]
p (Females) (estimates from Model 1)	0.866 [0.819 , 0.902]	0.857 [0.804 , 0.898]	0.701 [0.625 , 0.767]	0.740 [0.664 , 0.803]

Table 2: Survival and recapture probability estimates and the influence of age and sex in the four studied populations. 95% confidence intervals are enclosed in square brackets.

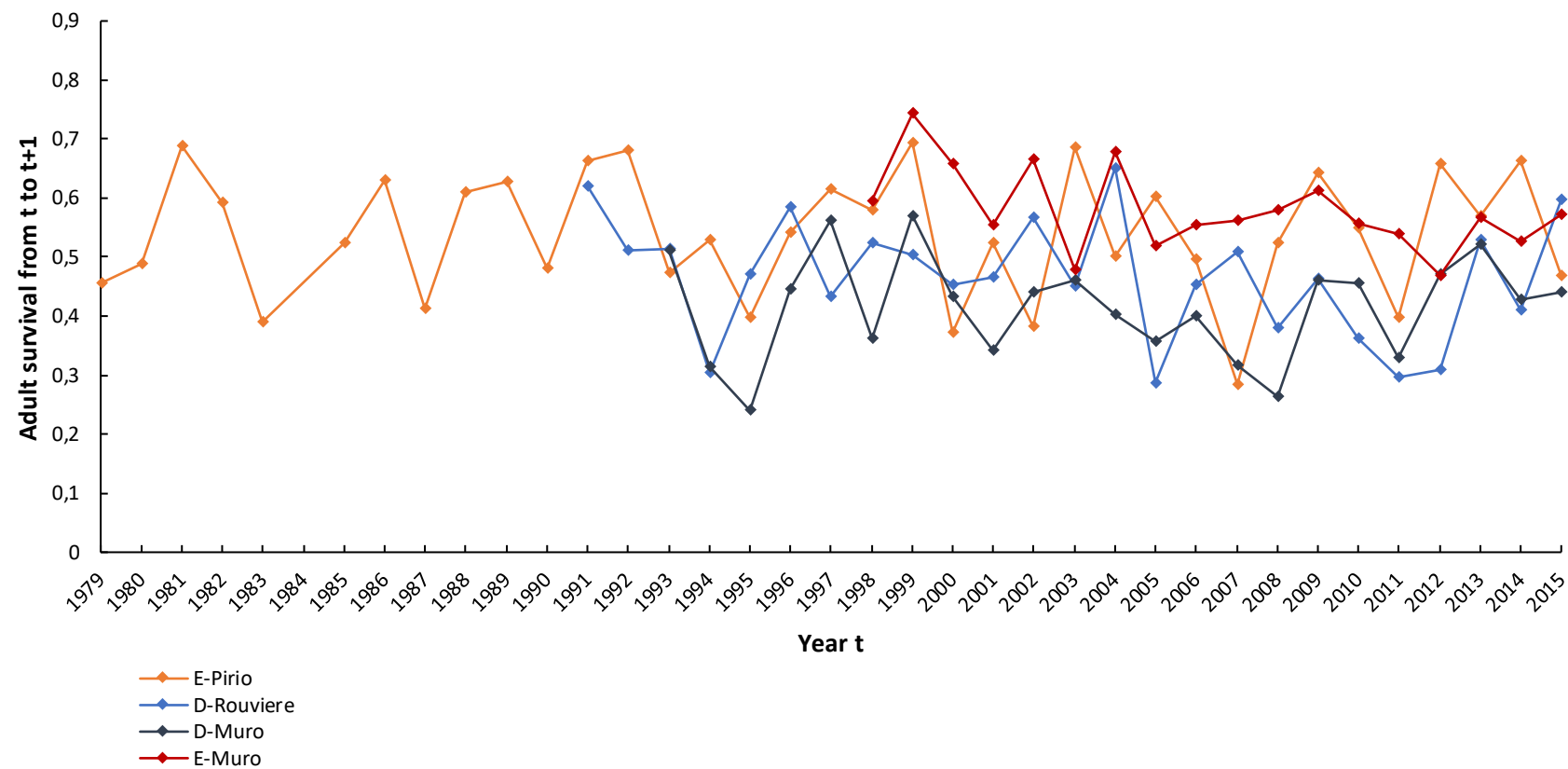
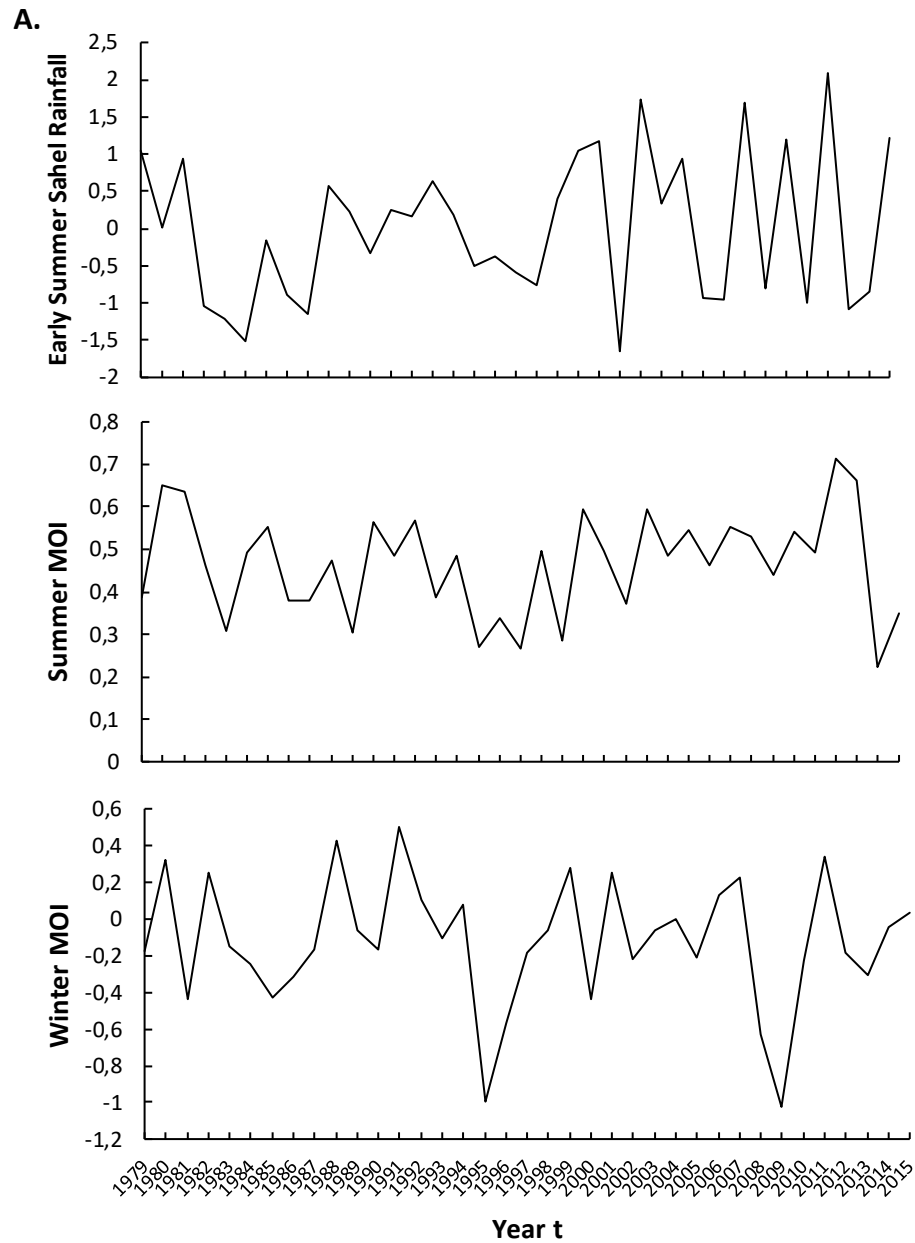


Figure 2: Annual survival for 2+ years adults in the four studied blue tit populations since 1979 between breeding events in year t and $t+1$. 95% confidence intervals are not represented for the sake of readability. Estimates are from Model 18 (Table 1).



B.

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	Δ QAICc	p -ANODEV
1	ϕ (age + pop + year) P (sex.pop)	49	10320.7472	0	
74	ϕ (age + pop + q_SRF) P (sex.pop)	14	10425.4624	34.198	0.1148
75	ϕ (age + pop + summerMOI) P (sex.pop)	14	10427.5694	36.305	0.1797
76	ϕ (age + pop + q_summerMOI) P (sex.pop)	14	10428.1527	36.8882	0.2042
19	ϕ (age + pop) P (sex.pop)	13	10433.2892	40.0183	
77	ϕ (age + pop + SRF) P (sex.pop)	14	10432.8102	41.5458	0.7013
78	ϕ (age + pop + q_winterMOI) P (sex.pop)	14	10432.9938	41.7294	0.7633
79	ϕ (age + pop + winterMOI) P (sex.pop)	14	10433.2112	41.9467	0.8771

Figure 3: Effect of large scale climatic covariates on blue tit adult survival. A: Yearly variations of the three considered covariates during the study period. B: Model selection procedure and significance of the effects of the considered covariates on adult survival (ϕ). Starting yearly dependant and constrained model for the ANODEV are highlighted in bold. Quadratic effects are labelled with a "q_". QAICc of best model (Model 1) is 10421.3358. SRF = Early Summer Sahel Rainfall.

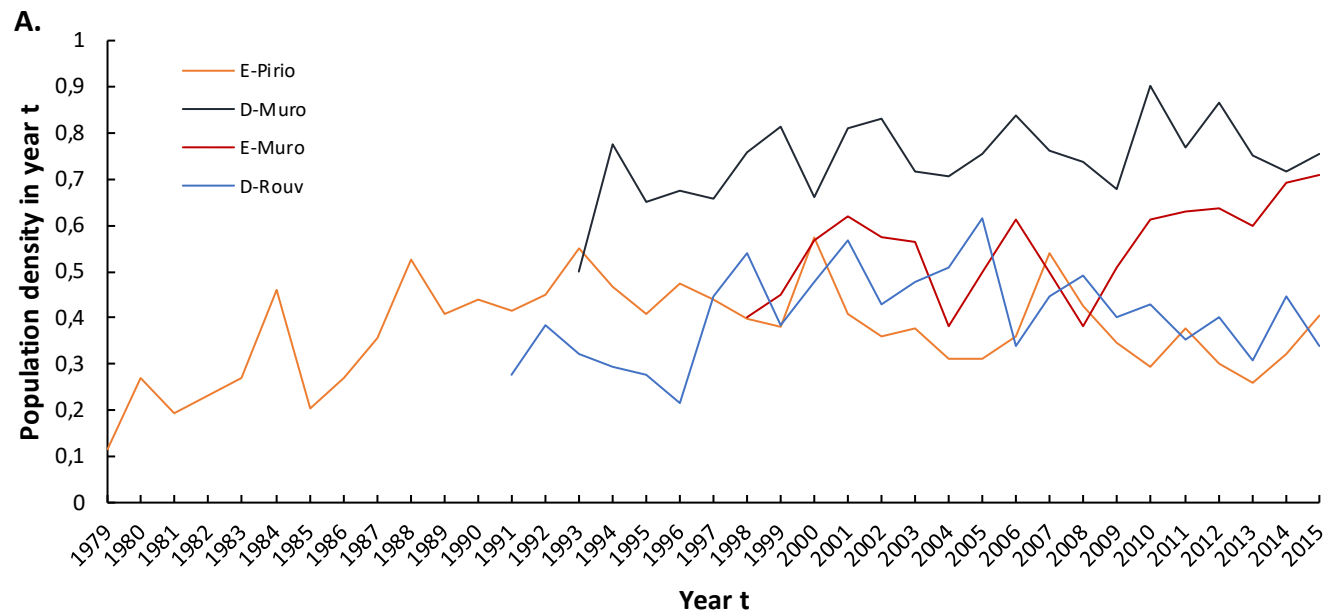
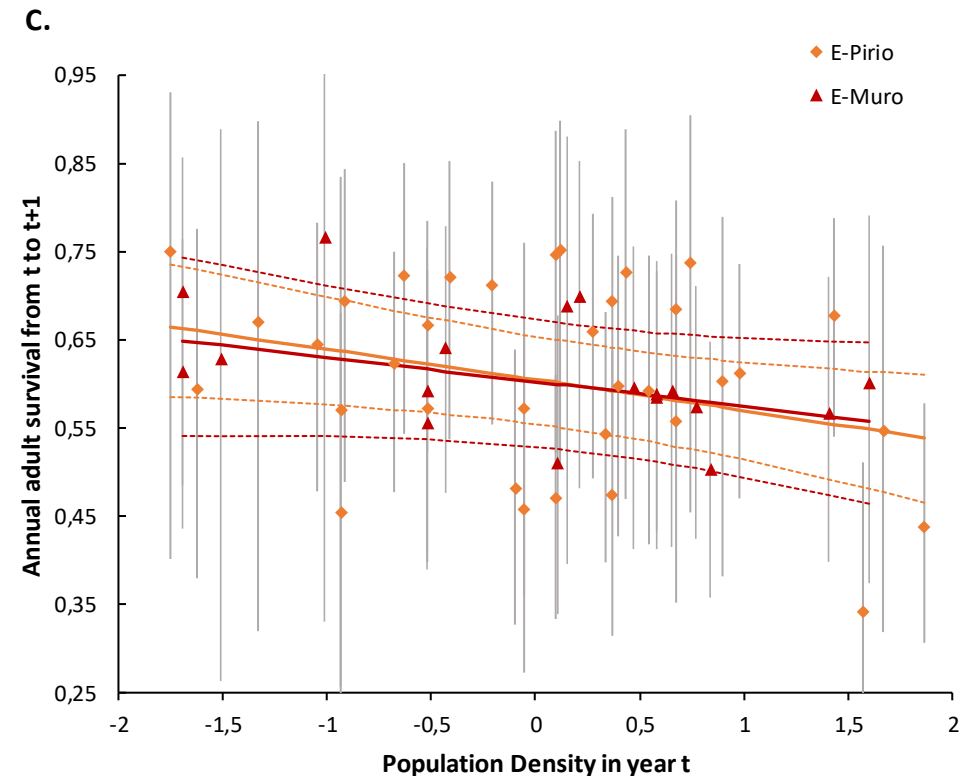


Figure 4: Effect of population density on annual adult survival in our 4 populations. A: Population density in the different populations during the years of monitoring. B: Model selection in each population separately to test for an effect of population density on adult survival. Models 83 (in E-Pirio) and 90 (in E-Muro) are highlighted as population density either significantly reduces the QAICc or p -ANODEV < 0.05. C: Annual adult survival as a function of population density in E-Pirio (orange) and E-Muro (red). Single points represent yearly varying estimates from Models 85 and 91 (see B) with 95% confidence intervals, lines represent the adult survival – population density relation as estimated by Models 83 and 90 (see B) with 95% confidence intervals in dotted lines.

B.

Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	Δ QAICc	p-ANODEV
	D-Rouviere			QAICc(Model 80) = 3934.8929	
80	ϕ (age + year) P (s)	28	3878.3727	0	0.2844
81	ϕ (age + DPop) P (s)	5	3969.7184	44.8446	
82	ϕ (age) P (s)	4	3974.4905	47.6103	
	E-Pirio			QAICc(Model 83) = 2547.6513	
83	ϕ (age + DPop) P (s)	6	2535.6175	0	0.1220
84	ϕ (age) P (s)	5	2540.2929	2.6674	
85	ϕ (age + year) P (s)	40	2470.4757	6.1751	
	D-Muro			QAICc(Model 86) = 2461.4244	
86	ϕ (age) P (s)	4	2453.4049	0	0.6713
87	ϕ (age + DPop) P (s)	5	2453.1267	1.7316	
88	ϕ (age + year) P (s)	26	2421.5842	12.8528	
	E-Muro			QAICc(Model 89) = 1471.9337	
89	ϕ (age) P (s)	4	1463.8945	0	0.0424
90	ϕ (age + DPop) P (s)	5	1462.0949	0.2201	
91	ϕ (age + year) P (s)	21	1456.1772	27.1656	



D-Rouviere		QAICc(Model 80) = 3934.8929			
Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	Δ QAICc	p -ANODEV
80	ϕ (age + year) P (s)	28	3878.3727	0	
92	ϕ (age + Linear_time) P (s)	5	3965.4145	40.5407	0.1351
93	ϕ (age + SpringRF) P (s)	5	3969.1937	44.3199	0.2587
81	ϕ (age + DPop) P (s)	5	3969.7184	44.8446	0.2844
94	ϕ (age + EHE) P (s)	5	3971.6614	46.7876	0.4122
95	ϕ (age + AutumnRF) P (s)	5	3972.4702	47.5964	0.4893
82	ϕ (age) P (s)	4	3974.4905	47.6103	
96	ϕ (age + HST) P (s)	5	3973.0642	48.1903	0.5619

D-Muro		QAICc(Model 102) = 2460.1337			
Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	Δ QAICc	p -ANODEV
102	ϕ (age + AutumnRF) P (s)	5	2450.1043	0	0.1340
86	ϕ (age) P (s)	4	2453.4049	1.2907	
103	ϕ (age + EHE) P (s)	5	2451.7473	1.6429	0.2949
104	ϕ (age + Linear_time) P (s)	5	2452.7143	2.6099	0.5024
87	ϕ (age + DPop) P (s)	5	2453.1267	3.0223	
105	ϕ (age + HST) P (s)	5	2453.2098	3.1054	0.7225
106	ϕ (age + SpringRF) P (s)	5	2453.4046	3.3002	0.9891
88	ϕ (age + year) P (s)	26	2421.5842	14.1435	

E-Pirio		QAICc(Model 83) = 2545.6416			
Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	Δ QAICc	p -ANODEV
83	ϕ (age + DPop) P (s)	6	2535.6175	0	0.1220
84	ϕ (age) P (s)	5	2540.2929	2.6658	
97	ϕ (age + EHE) P (s)	5	2538.534	2.9166	0.3481
98	ϕ (age + SpringRF) P (s)	5	2538.6945	3.0771	0.3714
99	ϕ (age + HST) P (s)	5	2539.6612	4.0438	0.5755
100	ϕ (age + AutumnRF) P (s)	5	2540.1464	4.529	0.7878
101	ϕ (age + Linear_time) P (s)	5	2540.2255	4.608	0.8552
85	ϕ (age + year) P (s)	40	2470.4757	6.1751	

E-Muro		QAICc(Model 89) = 1471.9337			
Model Number	Model Description	Number of Parameters	Deviance	Δ QAICc	p -ANODEV
89	ϕ (age) P (s)	4	1463.8945	0	
90	ϕ (age + DPop) P (s)	5	1462.0949	0.2201	0.0424
107	ϕ (age + Linear_time) P (s)	5	1462.1533	0.2785	0.0464
108	ϕ (age + EHE) P (s)	5	1462.9217	1.047	0.1482
109	ϕ (age + HST) P (s)	5	1463.0809	1.2061	0.1886
110	ϕ (age + SpringRF) P (s)	5	1463.3806	1.5058	0.3012
111	ϕ (age + AutumnRF) P (s)	5	1463.8804	2.0056	0.8663
91	ϕ (age + year) P (s)	21	1456.1772	27.1656	

Table 3: Effect of some local climatic covariates on adult survival in the four studied populations. Highlighted models (in bold) display either a covariate that explains a significant part of the temporal variation of survival (p -ANODEV<0.05, models 90 and 107), or a covariate that (1) reduces the QAICc compared to the starting model (ϕ (age) P (s)) and (2) has a β -estimate with both limits of its 95% confidence interval of the same sign (either both positive or both negative, models 92 and 83).

Discussion

The present study provides estimates for adult survival and recapture probabilities in four Mediterranean blue tit populations, and explores factors that explain variation in these probabilities. The results show that these populations have different survival probabilities, but that the year-to-year variation in survival rate is similar among populations. This suggests that regional environmental conditions (e.g. climate) could drive survival fluctuations across populations. However, we could not find any evidence that the atmospheric pressure conditions in the Mediterranean basin (approximated by the Mediterranean Oscillation Index MOI) nor the tropical climate index of rainfall in the Sahel were correlated to adult survival in our populations. Estimates of population densities were not correlated across the studied sites, but we found that in two of them (E-Pirio and E-Muro) breeding density had a significant negative impact on adult survival during the following year. Two of the studied populations (D-Rouviere and E-Muro) displayed a linear temporal decrease in adult survival over the study period.

a. Recapture probabilities

In three of the studied populations (E-Pirio, D-Rouviere and E-Muro), we observed an expected effect of sex on recapture probabilities: females had higher recapture probabilities than males (Table 2). This may be explained by the fact that in general males are less active and present at the nest and therefore more difficult to recapture. Surprisingly this was not the case in D-Muro, where males had higher recapture probabilities. D-Muro was also the population with the lowest recapture probabilities. Both particularities in recapture probabilities of this population may be linked to the known presence of a high number of natural cavities in the D-Muro area: individuals breeding in these cavities were not recaptured, which may reduce recapture probabilities if breeders move several times between nestboxes and natural cavities over their breeding life.

The fact that recapture probabilities are high in the D-Rouviere site may indicate that the presence of suitable cavities for breeding is a more limiting factor in this site than in the others. Moreover, the forest of La Rouvière is surrounded by habitat that is not optimal for breeding blue tits (in particular vineyards), while the three Corsican sites are surrounded by adequate forest patches that most probably trigger higher dispersal around the study site and the use of cavities other than the provided nest boxes. This is particularly true for E-Pirio where the nest boxes area covers only a small fraction of an old holm oak forest protected by the 'Man and Biosphere Fango Reserve' status.

b. Survival probabilities

The estimated survival probabilities in our different populations were comparable to what has been previously found in other blue tit populations (see Table 4 for examples of blue tit adult survival estimates).

Our results indicate that survival is higher in evergreen forest sites (E-Pirio and E-Muro) than in deciduous sites (D-Rouviere and D-Muro), which was expected from previous studies focusing on

various facets of the phenotypic variation among these two habitats (morphology, behaviours, colour ornamentation, physiology and life histories). Overall, these previous works are consistent with a divergence in pace-of-life syndrome (Réale et al., 2010) with individuals in the deciduous habitat displaying a faster pace-of-life and individuals in evergreen populations having a slower pace-of-life (Charmantier et al., 2016; Dubuc-Messier et al., 2017). Our adult survival estimates are in good agreement with this expectation (Table 2).

Blue tit adult survival estimates	Details	Reference
Males: 0.17 - 0.31 Females: 0.19 - 0.41	Not corrected by recapture: probably underestimated	Nur, 1984
Males: 0.23 - 0.419 Females: 0.25 - 0.539	"	Dhondt, 1987
1st year adults: Males: 0.82 ± 0.07 Females: 0.65 ± 0.09	Robust capture-mark-recapture (CMR) modeling	Blondel et al., 1992
2+ year adults: Males: 0.68 ± 0.05 Females: 0.47 ± 0.05		
1st year adults (both sexes): 0.65 ± 0.05	CMR modeling <i>Estimates from the E-Pirio population from 1979 to 1989</i>	Blondel et al., 1992
2+ year adults (both sexes): 0.56 ± 0.03		
Males: 0.35 - 0.62 Females: 0.33 - 0.58	CMR modeling	Culina et al., 2015

Table 4: Examples of blue tit annual adult survival estimates in previous publications.

An important effect of age is also indicated by our results, with adults of 2 years or more having a lower survival than 1st year adults. This expected result (see Table 4) may be linked to the importance of actuarial senescence in tits: As survival probabilities rapidly decrease with age (e.g. Figure 1A in Bouwhuis et al 2012), aggregating survival estimates of all adults of 2 years or more can be expected to result in an average lower survival probability than for 1st year adults only (Chantepie et al., 2016).

c. Temporal variations of survival

Our results confirm previous findings based on shorter time scales (*i.e.* 10 annual estimations in E-Pirio in Blondel et al., 1992 and 6 to 14 annual estimates in Grosbois et al. (2006) for D-Muro, D-Rouvière and E-Pirio) that blue tit survival varies substantially across time and across populations. Exploring the drivers of temporal fluctuations however, gave quite contrasting results compared to previous findings.

Indeed, contrarily to Grosbois et al., our longer-term analysis did not reveal any correlation between parental survival and large scale climatic covariates, nor between survival and local meteorological covariates. This major difference may be a consequence of several variations

between the two studies: in particular Grosbois et al. worked on one less population (E-Muro) and several less years of monitoring (they focused on the 1985-1999 period) and did not keep the same data (they did not remove from their study adults that had undergone fitness-altering experiments such as brood-size manipulations). Moreover, their model selection resulted in recapture probabilities differently constrained: contrarily to us, they allowed yearly variations of recapture probabilities, which may have consequences in the estimated variations of survival.

We found that two populations (D-Rouviere and E-Muro) display a declining linear temporal trend in adult survival. This trend may be linked to direct (temperature, rainfall) meteorological causes, as for instance spring temperatures have increased in our populations during the study period. It might however be caused by more indirect effects, such as food availability (warming spring temperatures may cause a phenological mismatch between the blue tits and their prey), as well as blue tit phenology itself (in E-Pirio springs of early breeding are followed by a year of low adult survival, see Chapters 1 and 2 of this thesis).

Surprisingly, although local and regional climate did not seem to explain temporal fluctuations in survival, an interesting result was that survival probabilities covaried across time in the 4 study populations (Model 1 in Table 1), consistently with Grosbois et al. (2006), even though temporal variability was of higher magnitude in D-Rouviere (Figure 2 and Figure 3B). If climate is not the main driver in the variation of parental survival from one spring to the next, the two main mortality causes that come to mind are predation and parasitism. Unfortunately, our long-term study did not provide data that would allow to test whether fluctuations in predator and parasite risks explain survival fluctuations.

d. Population density and survival

A negative effect of population density on subsequent adult survival was expected as a consequence of the competition induced by high breeding density (Fay et al., 2015; Le Cœur et al., 2016). It was only detected in the two evergreen populations (E-Pirio and E-Muro, Figure 4).

Between-populations comparison of density should be made with great caution: the density indices all describe year to year variation of nest box occupation in a portion of each studied population, but these occupations are most probably not driven by the same factors or do not have the same meaning in terms of, for instance, competition inside the population. As the number of nest boxes, their relative position, and the number of natural cavities vary between populations, a direct comparison is not easy to interpret.

This difficult comparison is one of the limitations of studying survival and recapture rates in a nest-box population. The type of data we used could not have been obtained without nest boxes, since they allow easy nest localisation, easy access to nestlings and facilitate the capture and recapture of parents. However, nest boxes also influence parent survival (e.g. by altering predation and parasitism rates (Burke et al., 2004), and by allowing for high breeding densities) as well as recapture probabilities depending on their relative abundance and disposition. Since similar data collected in birds breeding in natural cavities is not available, it is difficult to assess how generalizable our results are for avian communities outside nest-box areas.

Table 1: General model selection in the four studied populations together, to test for the importance of age, sex, population (pop) and yearly variations (year) on survival (ϕ) and recapture (P) probabilities. When a first order interaction between two variables is indicated, both non-interactive terms are present in the model even if not explicitly mentioned (e.g. Model 23: ϕ (pop.year) P (sex.pop) is equivalent to ϕ (pop + year + pop.year) P (sex + pop + sex.pop). Best model: Model 1 (QAICc = 10421.3358).

Model number	Model Description		Number of Parameters	Deviance	Δ QAICc
	ϕ	P			
1	ϕ (age + pop + year)	P (sex.pop)	50	10320.747	0
2	ϕ (sex + age + pop + year)	"	51	10320.645	1.9211
3	ϕ (sex.age + pop + year)	"	52	10319.664	2.9648
4	ϕ (age.pop + year)	"	53	10319.735	5.0604
5	ϕ (sex.pop + age + year)	"	54	10318.756	6.1061
6	ϕ (age.pop + sex + year)	"	54	10319.581	6.931
7	ϕ (sex.age + sex.pop + year)	"	55	10318.06	7.4357
8	ϕ (sex.age + age.pop + year)	"	55	10318.494	7.8697
9	ϕ (pop + year)	"	49	10333.044	10.2735
10	ϕ (sex.pop + age.pop + year)	"	57	10317.734	11.1619
11	ϕ (sex + pop + year)	"	50	10333.036	12.289
13	ϕ (sex.pop + year)	"	53	10331.4	16.7247
18	ϕ (age + pop.year)	"	112	10227.817	33.424
19	ϕ (age + pop)	"	14	10433.289	40.0017
20	ϕ (sex + age + pop)	"	15	10433.169	41.8879
21	ϕ (age.pop)	"	16	10432.083	42.8095
22	ϕ (sex.age + pop)	"	16	10432.468	43.1946
23	ϕ (pop.year)	"	111	10240.316	43.8704
24	ϕ (pop)	"	12	10441.723	44.4227
25	ϕ (age.pop)	"	17	10432.083	44.8173
26	ϕ (sex.pop + age)	"	18	10431.529	46.2721
27	ϕ (pop)	"	13	10441.723	46.4286
28	ϕ (age.pop + sex)	"	18	10431.906	46.6491
29	ϕ (sex.age + sex.pop)	"	19	10431.048	47.7993
30	ϕ (sex.age + age.pop)	"	19	10431.107	47.8589
32	ϕ (sex + pop)	"	14	10441.703	48.4157
33	ϕ (sex.pop)	"	16	10440.244	50.9703

34	ϕ (sex.pop + age.pop)	"	21	10430.317	51.0871
35	ϕ (sex.age + sex.pop + age.pop)	"	22	10429.717	52.498
36	ϕ (sex.pop)	"	17	10440.244	52.9781
37	ϕ (age + year)	"	47	10387.125	60.3094
40	ϕ (sex + age + year)	"	48	10387.09	62.2971
41	ϕ (sex.age + year)	"	49	10386.246	63.4753
44	ϕ (year)	"	46	10396.344	67.5072
45	ϕ (sex + year)	"	47	10396.344	69.5291
48	ϕ (age)	"	11	10501.131	101.8258
49	ϕ (sex + age)	"	12	10501.083	103.7827
50	ϕ (sex.age)	"	13	10500.657	105.3633
51	ϕ (.)	"	10	10507.342	106.0316
54	ϕ (sex)	"	11	10507.339	108.0339
12	ϕ (sex.age + sex.pop + age.pop + year)	P (sex.pop)	58	10316.908	12.3625
14	ϕ (sex.age + sex.pop + age.year)	"	89	10268.19	26.7113
15	ϕ (sex.age + age.pop + age.year)	"	89	10268.778	27.2995
16	ϕ (sex.pop + age.pop + age.year)	"	91	10267.741	30.347
17	ϕ (sex.age + sex.pop + age.pop + age.year)	P (sex.pop)	92	10267.109	31.758
31	ϕ (sex.age + sex.pop + age.pop + pop.year)	"	121	10224.033	48.1327
38	ϕ (sex.age + sex.pop + age.year + pop.year)	"	152	10172.66	60.756
39	ϕ (sex.age + age.pop + age.year + pop.year)	"	152	10172.665	60.7612
42	ϕ (sex.pop + age.pop + age.year + pop.year)	"	154	10171.829	64.0702
43	ϕ (sex.age + sex.pop + age.pop + age.year + pop.year)	P (sex.pop)	155	10171.214	65.5283
46	ϕ (sex.age + sex.pop + sex.year + age.pop + age.year)	"	128	10236.912	75.4222
47	ϕ (sex.age + sex.pop + sex.year + age.pop + pop.year)	"	157	10193.051	91.5132
52	ϕ (sex.age + sex.pop + sex.year + age.year + pop.year)	"	188	10143.481	106.4804
53	ϕ (sex.age + sex.year + age.pop + age.year + pop.year)	"	188	10144.029	107.0279
55	ϕ (sex.pop + sex.year + age.pop + age.year + pop.year)	"	190	10142.757	109.9362

56	ϕ (sex.age + sex.pop + sex.year + age.pop + age.year + pop.year)	P (sex.pop)	191	10142.009	111.2785
57	"	P (sex + pop)	188	10156.101	119.1006
58	"	P (sex.pop + year)	226	10084.811	127.5635
59	"	P (pop)	187	10168.876	129.7857
60	"	P (sex)	185	10177.07	133.8033
61	"	P (sex + year + pop)	223	10098.434	134.8637
62	"	P (.)	184	10189.131	143.7768
63	"	P (pop + year)	222	10111.116	145.4394
64	"	P (sex + year)	220	10119.319	149.4312
65	"	P (year)	219	10127.433	155.4405
66	"	P (sex.pop + sex.year)	260	10053	167.7178
67	"	P (sex.year + pop)	257	10059.606	167.9508
68	"	P (sex.pop + pop.year)	289	10000.485	177.045
69	"	P (sex.year)	254	10076.062	178.0382
70	"	P (pop.year + sex)	286	10011.914	182.0564
71	"	P (pop.year)	285	10021.253	189.2575
72	ϕ (sex.age + sex.pop + sex.year + age.pop + age.year + pop.year)	P (sex.pop + sex.year + pop.year)	323	9962.8949	212.503
73	"	P (sex.year + pop.year)	320	9971.2466	214.3854

References

- Blondel, J., Pradel, R., Lebreton, J.-D., 1992. Low Fecundity Insular Blue Tits Do Not Survive Better as Adults than High Fecundity Mainland Ones. *Journal of Animal Ecology* 61, 205–213. <https://doi.org/10.2307/5523>
- 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. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[661:ATSOPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[661:ATSOPA]2.0.CO;2)
- Bouwhuis, S., Choquet, R., Sheldon, B.C., Verhulst, S., 2012. The Forms and Fitness Cost of Senescence: Age-Specific Recapture, Survival, Reproduction, and Reproductive Value in a Wild Bird Population. *The American Naturalist* 179, E15–E27. <https://doi.org/10.1086/663194>
- Burke, D.M., Elliott, K., Moore, L., Dunford, W., Nol, E., Phillips, J., Holmes, S., Freemark, K., 2004. Patterns of Nest Predation on Artificial and Natural Nests in Forests. *Conservation Biology* 18, 381–388. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00014.x>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1998. Practical Use of the Information-Theoretic Approach, in: Burnham, K.P., Anderson, D.R. (Eds.), *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer New York, New York, NY, pp. 75–117. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2917-7_3
- Chang-Yang, C.-H., Sun, I.-F., Tsai, C.-H., Lu, C.-L., Hsieh, C.-F., 2016. ENSO and frost codetermine decade-long temporal variation in flower and seed production in a subtropical rain forest. *Journal of Ecology* 104, 44–54. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12481>
- Chantepie, S., Teplitsky, C., Pavard, S., Sarrazin, F., Descaves, B., Lecuyer, P., Robert, A., 2016. Age-related variation and temporal patterns in the survival of a long-lived scavenger. *Oikos* 125, 167–178. <https://doi.org/10.1111/oik.02216>
- 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. <https://doi.org/10.1111/eva.12282>
- Chevin, L.-M., Collins, S., Lefèvre, F., 2013. Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Functional Ecology* 967–979. [https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02043.x@10.1111/\(ISSN\)1365-2435.ECOPHYSIOLOGICAL](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02043.x@10.1111/(ISSN)1365-2435.ECOPHYSIOLOGICAL)
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., Pradel, R., 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography* 32, 1071–1074. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x>
- Choquet, R., Rouan, L., Pradel, R., 2009b. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models, in: Thomson, D.L., Cooch, E.G., Conroy, M.J. (Eds.), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, Environmental and Ecological Statistics. Springer US, Boston, MA, pp. 845–865. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8_39
- Clobert, J., Perrins, C.M., McCleery, R.H., Gosler, A.G., 1988. Survival Rate in the Great Tit *Parus major* in Relation to Sex, Age, and Immigration Status. *Journal of Animal Ecology* 57, 287–306. <https://doi.org/10.2307/4779>
- Conte, M., Giuffrida, A., Tedesco, S., 1989. Mediterranean Oscillation: Impact on Precipitation and Hydrology in Italy, in: *Conference on Climate and Water*.
- Cuervo, J.J., Møller, A.P., 2013. Temporal Variation in Population Size of European Bird Species: Effects of Latitude and Marginality of Distribution. *PLOS ONE* 8, e77654. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077654>
- Culina, A., Lachish, S., Sheldon, B.C., 2015. Evidence of a link between survival and pair fidelity across multiple tit populations. *Journal of Avian Biology* 46, 507–515. <https://doi.org/10.1111/jav.00661>
- Dhondt, A.A., 1987. Reproduction and survival of polygynous and monogamous Blue Tit *Parus caeruleus*. *Ibis* 129, 327–334. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1987.tb03176.x>

- Dijkstra, C., Daan, S., Tinbergen, J.M., 1990. Family Planning in the Kestrel (*Falco Tinnunculus*): the Ultimate Control of Covariation of Laying Date and Clutch Size. *Behaviour* 114, 83–116. <https://doi.org/10.1163/156853990X00068>
- Donovan, T.M., Thompson, F.R., Faaborg, J., Probst, J.R., 1995. Reproductive Success of Migratory Birds in Habitat Sources and Sinks. *Conservation Biology* 9, 1380–1395. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09061380.x>
- Dubuc-Messier, G., Réale, D., Perret, P., Charmantier, A., 2017. Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behav Ecol* 28, 448–459. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw148>
- Fay, R., Weimerskirch, H., Delord, K., Barbraud, C., 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *J Anim Ecol* 84, 1423–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12390>
- Frederiksen, M., Bregnballe, T., 2000. Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from a combined analysis of recoveries and resightings. *Journal of Animal Ecology* 69, 737–752. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00435.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01286.x>
- Gustafsson, L., 1987. Interspecific Competition Lowers Fitness in Collared Flycatchers *Ficedula Albicollis*: An Experimental Demonstration. *Ecology* 68, 291–296. <https://doi.org/10.2307/1939260>
- Horak, P., Lebreton, J.-D., 1998. Survival of adult Great Tits *Parus major* in relation to sex and habitat; a comparison of urban and rural populations. *Ibis* 140, 205–209. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1998.tb04380.x>
- Le Cœur, C., Chantepie, S., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., Robert, A., 2016. Inter-annual and inter-individual variations in survival exhibit strong seasonality in a hibernating rodent. *Oecologia* 181, 795–807. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3597-2>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lionello, P., Malanotte-Rizzoli, P., Boscolo, R., Alpert, P., Artale, V., Li, L., Luterbacher, J., May, W., Trigo, R., Tsimplis, M., Ulbrich, U., Xoplaki, E., 2006. Mediterranean Climate Variability. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1571-9197\(06\)80003-0](https://doi.org/10.1016/S1571-9197(06)80003-0)
- Massardier-Galatà, L., Morinay, J., Bailleul, F., Wajnberg, E., Guinet, C., Coquillard, P., 2017. Breeding success of a marine central place forager in the context of climate change: A modeling approach. *PLOS ONE* 12, e0173797. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173797>
- McLean, N., Lawson, C.R., Leech, D.I., van de Pol, M., 2016. Predicting when climate-driven phenotypic change affects population dynamics. *Ecology Letters* 19, 595–608. <https://doi.org/10.1111/ele.12599>
- Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biological Conservation* 70, 265–276. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90172-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90172-4)
- Norberg, J., Urban, M.C., Vellend, M., Klausmeier, C.A., Loeuille, N., 2012. Eco-evolutionary responses of biodiversity to climate change. *Nature Climate Change* 2, 747–751. <https://doi.org/10.1038/nclimate1588>
- Nur, N., 1984. The Consequences of Brood Size for Breeding Blue Tits I. Adult Survival, Weight Change and the Cost of Reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53, 479–496. <https://doi.org/10.2307/4529>
- Palutikof, J.P., Conte, M., Casimiro Mendes, J., Goodess, C.M., Espirito Santo, F., 1996. Climate and climatic change. *Mediterranean desertification and land use* 43–86.

- Porneluzi, P.A., Faaborg, J., 1999. Season-Long Fecundity, Survival, and Viability of Ovenbirds in Fragmented and Unfragmented Landscapes. *Conservation Biology* 13, 1151–1161. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98455.x>
- Réale, D., Garant Dany, Humphries Murray M., Bergeron Patrick, Careau Vincent, Montiglio Pierre-Olivier, 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 4051–4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Reed, T.E., Grotan, V., Jenouvrier, S., Saether, B.-E., Visser, M.E., 2013. Population Growth in a Wild Bird Is Buffered Against Phenological Mismatch. *Science* 340, 488–491. <https://doi.org/10.1126/science.1232870>
- Robert, A., 2009. The effects of spatially correlated perturbations and habitat configuration on metapopulation persistence. *Oikos* 118, 1590–1600. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17818.x>
- Selonen, V., Wistbacka, R., Korpimäki, E., 2016. Food abundance and weather modify reproduction of two arboreal squirrel species. *J Mammal* 97, 1376–1384. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw096>
- Senner, N.R., Stager, M., Sandercock, B.K., 2017. Ecological mismatches are moderated by local conditions for two populations of a long-distance migratory bird. *Oikos* 126, 61–72. <https://doi.org/10.1111/oik.03325>
- Siriwardena, G.M., Baillie, S.R., Wilson, J.D., 1998. Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird Study* 45, 276–292. <https://doi.org/10.1080/00063659809461099>
- Skalski, J.R., Hoffman, A., Smith, S.G., 1993. Testing the significance of individual-and cohort-level covariates in animal survival studies. *Marked individuals in the study of bird population* 9–28.
- Visser, M.E., Gienapp, P., 2019. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution* 3, 879. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>
- Visser, M.E., Holleman, L.J.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. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0299-6>
- Wegge, P., Rolstad, J., 2017. Climate change and bird reproduction: warmer springs benefit breeding success in boreal forest grouse. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284, 20171528. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1528>
- Williams, J.L., Jacquemyn, H., Ochocki, B.M., Brys, R., Miller, T.E.X., 2017. Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant. *Journal of Ecology* 798–808. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12369>
- Winkler, D.W., Ringelman, K.M., Dunn, P.O., Whittingham, L., Hussell, D.J.T., Clark, R.G., Dawson, R.D., Johnson, L.S., Rose, A., Austin, S.H., Robinson, W.D., Lombardo, M.P., Thorpe, P.A., Shutler, D., Robertson, R.J., Stager, M., Leonard, M., Horn, A.G., Dickinson, J., Ferretti, V., Massoni, V., Bulit, F., Reboreda, J.C., Liljesthöm, M., Quiroga, M., Rakhimberdiev, E., Ardia, D.R., 2014. Latitudinal variation in clutch size–lay date regressions in Tachycineta swallows: effects of food supply or demography? *Ecography* 37, 670–678. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00458.x>
- Wolkovich, E.M., Cook, B.I., McLauchlan, K.K., Davies, T.J., 2014. Temporal ecology in the Anthropocene. *Ecology Letters* 17, 1365–1379. <https://doi.org/10.1111/ele.12353>
- Wood, K.A., Newth, J.L., Hilton, G.M., Nolet, B.A., Rees, E.C., 2016. Inter-annual variability and long-term trends in breeding success in a declining population of migratory swans. *Journal of Avian Biology* 47, 597–609. <https://doi.org/10.1111/jav.00819>

Appendix 1

Correlation between local average daily temperature (minimum daily temperature + maximum daily temperature / 2) from thermocrons i-buttons in the three Corsican sites (E-Pirio, E-Muro and D-Muro) and from measures of the national meteorological station of Calvi from 2013 to 2016.

Significant estimates (p -value < 0.05) are highlighted in bold.

	Intercept	Slope	adjusted r^2
D-Muro	1.85 ± 0.39	0.91 ± 0.02	0.73
E-Muro	0.80 ± 0.46	0.98 ± 0.02	0.78
E-Pirio	-0.26 ± 0.25	0.96 ± 0.01	0.84

L'étude présentée dans ce chapitre nous a permis d'observer que dans les quatre populations de mésanges bleues étudiées, la survie varie de façon importante au cours du temps. Elle est influencée par des facteurs internes (âge, sexe) et probablement par l'habitat : elle est plus élevée dans les deux populations situées en forêts de chênes verts (E-Pirio et E-Muro) que dans les autres populations. Outre les estimations qui ont pu être fournies, deux résultats principaux ont été exposés :

- Les variations de la survie ; bien que la survie soit linéairement déclinante dans deux des quatre populations étudiées (D-Rouviere et E-Muro), les variations sont elles semblables entre les quatre populations. Cette variation synchronisée pourrait être une conséquence de l'influence d'une cause environnementale commune à toutes les populations. Grosbois et al., (2006) avaient montré que les précipitations au Sahel au début de l'été expliquaient une importante partie des fluctuations de la survie dans trois des populations de notre suivi. Nous n'avons pas pu trouver d'effet ni de ces précipitations, ni d'une autre variable climatique à échelle régionale que nous avons testée ; le Mediterranean Oscillation Index (MOI : différentiel de pression mesuré entre Alger et Le Caire).
- Un effet négatif de la densité de population sur la survie adulte a pu être observé dans deux des populations étudiées (E-Pirio et E-Muro).

Ces deux résultats soulèvent des interrogations.

Concernant les variables climatiques, il est étonnant que nous n'ayons pas trouvé les mêmes résultats que Grosbois et al. (2006). Les différences peuvent s'expliquer de plusieurs manières : l'étude avait été réalisée sur moins d'années (1985-2000 au lieu de 1979-2016), trois populations (E-Pirio, D-Rouviere et D-Muro) au lieu des quatre utilisées ici, les données avaient été traitées différemment (voir les méthodes générales de cette thèse pour des détails sur le choix des données retenues dans les analyses), le modèle de recapture auquel ils étaient arrivés après sélection ($P(\text{sexe} + \text{population} + \text{année} + \text{population} \cdot \text{année})$) était différent du notre ($P(\text{sex} + \text{population} + \text{sex} \cdot \text{population})$), cette dernière différence peut être expliquée par le fait que lorsque le nombre d'années de suivi (pour nous 38) augmente, l'AIC (utilisé ici comme critère de sélection de modèles) d'un modèle faisant intervenir un effet année augmente fortement et le défavorisera systématiquement par rapport à un modèle non dépendant du temps (celui que nous avons sélectionné ici). Pour éclaircir le mystère et mieux comprendre les différences entre l'étude présentée ici et l'article de Grosbois et al., (2006), il faudra comparer quelques modèles possédant moins de différences avec ceux de Grosbois et al. (2006). Par exemple, examiner des modèles réduits aux années 1985-2000 (avec survie constante versus survie dépendante du temps versus survie dépendante de la pluie au Sahel ; ou bien avec trois populations uniquement), ou bien sans changer la durée de suivi ni le nombre de populations, mais en utilisant le même modèle de recapture que Grosbois et al. (2006). Une autre dimension dans laquelle nous pouvons continuer l'exploration est celle des variables environnementales, et surtout météorologiques locales : il est possible de prendre en compte d'autres variables additionnelles à nos analyses. Une analyse multivariée a été réalisée à partir d'un ensemble de variables météorologiques mesurées sur ou à proximité des sites (températures de l'été, de l'hiver, du printemps et leurs extrêmes, nombre d'événements extrêmes de chaleur, de froid, de précipitations) mais elle a donné des résultats peu satisfaisants et n'a donc pas été utilisée (trop nombreux axes nécessaires pour pouvoir expliquer une part importante de variance, et des axes complexes à interpréter). Les variables

environnementales pourraient également être injectée dans l'analyse de piste du Chapitre 2 : elles influenceraient probablement moins la date de ponte mais certaines peut être davantage la survie ou la densité de population.

Concernant la densité de population sur les quatre sites étudiés, il est difficile de tirer des conclusions car la comparaison n'est pas aisée entre les populations. En effet, les indices de densité choisis correspondent à des taux d'occupation de nichoirs sur des aires fixes des différents sites, mais des différences existent entre les populations : le nombre de nichoirs, leur proximité les uns aux autres et leur disposition (le long d'une route ou non par exemple), le nombre de cavités naturelles alternatives autour... Les indices de densités montrent une tendance linéaire à l'augmentation dans les deux populations les plus récentes (D-Muro et E-Muro). Il est intéressant de constater que dans les quatre populations, lorsqu'on considère uniquement les 20 premières années de suivi (18 pour E-Muro), on observe cette même augmentation de la densité. Cette augmentation peut être due à des biais méthodologiques que l'on s'efforcera de prendre en compte dans la suite de ces analyses : variation du nombre de nichoirs, variation des types de nichoirs (taille du trou d'entrée laissant passer ou non les mésanges charbonnières), variation dans la protection des nichoirs contre les prédateurs (au cours du suivi, à E-Muro, certains nichoirs ont été installés sur des poteaux en métal pour limiter la prédation par la couleuvre verte et jaune, à D-Rouviere, en plus d'être sur des poteaux, les nichoirs ont été entourés d'une cage qui empêche les prédateurs d'atteindre le nid). Elle peut également refléter une réalité biologique dans l'occupation des nichoirs par les mésanges : peut-être ont-elles besoin d'un temps d'adaptation à la présence de nichoirs en masse dans leur environnement et elles ne les exploitent que petit à petit, de plus en plus. On peut également imaginer que la quantité de cavités est un facteur limitant la croissance des populations sur les sites étudiés, ainsi l'ajout de nichoirs permettrait un accroissement de la taille de population d'année en année, qui se traduirait par une occupation des nichoirs de plus en plus importante. Ces tendances temporelles seront en tout état de cause prises en compte dans la poursuite des analyses présentées ici.

CONCLUSION



Récapitulons

Cette thèse consiste en l'étude des variations de la survie adulte au cours du temps dans quatre populations de mésanges bleues méditerranéennes. Cette étude a été réalisée avec une approche de modélisation et à partir de données de type Capture-Marquage-Recapture (CMR), permettant l'estimation robuste de probabilités de survie dans nos populations, tenant compte notamment des probabilités de recapture associées (Lebreton et al. 1992). L'inclusion d'effets internes à chaque population nous a permis de constater que la probabilité de survie était différente selon l'âge (les adultes de 1ère année ont une survie plus élevée que ceux de 2 ans ou plus) et dans une moindre mesure selon le sexe des individus ; la comparaison entre populations nous indique que la probabilité de survie est supérieure dans les populations en forêts de chênes verts persistants (E-Pirio : 0.548, E-Muro : 0.575) que dans les sites à chênes pubescents à feuilles caduques (D-Rouviere : 0.473 et D-Muro : 0.424). L'ajout de covariables temporelles à notre analyse n'a pas permis de mettre en évidence d'effets directs des variables climatiques testées sur la survie, au contraire de la densité de population, qui a un impact négatif sur la survie adulte dans deux des quatre populations suivies.

L'accent a été mis sur la plus longuement suivie des quatre populations ; E-Pirio. Pour cette population, la phénologie de la reproduction (représentée par la date de ponte médiane de la population) et le succès reproducteur (représenté par le nombre moyen de poussins envolés par nichée tentée dans la population) ont été étudiés afin de tenter d'expliquer leur lien avec la survie adulte, ainsi qu'avec l'environnement et la densité de population. La description des interactions entre ces variables a été réalisée à l'aide d'une analyse de pistes dans un cadre de statistiques bayésiennes, permettant de prendre en compte tous les liens en même temps et les lier à une étude robuste de la survie. La phénologie de la reproduction et la densité de population sont les seules variables à avoir un effet direct sur la survie adulte dans cette population : lorsque la date médiane de ponte est plus tardive, la survie est plus élevée l'année suivante, et au contraire lorsque la densité de population augmente, la survie de l'année suivante est plus faible. Mais les relations entre covariables sont complexes et la température printanière peut aussi avoir un effet sur la survie à travers la date de ponte, ainsi qu'un effet direct sur le succès reproducteur, opposé à celui indirect qu'elle a à travers la date de ponte.

Parmi ces covariations décrites entre environnement, démographie et traits d'histoires de vie à l'échelle de la population, nous avons montré que la relation importante et peu étudiée par ailleurs qui lie la phénologie de la reproduction à la survie adulte était très marquée dans la population d'E-Pirio. Nous avons déjà vu qu'à l'échelle de la population, plus la phénologie est avancée, moins la survie l'année suivante sera élevée. Toujours dans un cadre de modélisation CMR, en utilisant des modèles multi-états qui séparaient divers états de date de ponte relative au reste de la population, nous avons montré qu'à l'échelle individuelle, la relation entre date de ponte et survie est inverse : les individus qui pondent le plus tôt au sein de la population sont ceux qui auront une meilleure survie l'année suivante. Cette situation change les années particulièrement difficiles (haute densité de population et phénologie précoce de la population) : dans ces cas-là les individus qui pondent tôt relativement à la population auront une survie très affaiblie l'année suivante, qui peut être interprétée comme le coût en énergie à une reproduction précoce qu'ils payent en diminution de survie. Le paiement de ce coût

est masqué la plupart du temps par l'hétérogénéité individuelle dans cette population où toutes les autres années les individus qui pondent tôt sont ceux qui par ailleurs ont une probabilité de survie plus importante que les autres, et pas assez diminuée par les circonstances pour être visible dans les taux de survie.

Ainsi nous avons montré à l'aide de l'exemple de quatre populations méditerranéennes de mésanges bleues que la survie adulte peut être influencée directement par la phénologie de la reproduction (au niveau populationnel et individuel) et la densité de population, mais est également en interactions complexes avec l'environnement et le succès reproducteur. Elle peut donc varier au cours du temps selon des variations de toutes ces variables, ce qu'elle a fait au cours des 38 dernières années dans les populations étudiées.

Réfléchissons

Avant que de s'engouffrer dans la valorisation de tous les résultats présentés dans cette thèse, rappelons qu'il convient, lors de leur perception, interprétation, généralisation, application, diffusion... d'être précautionneux pour plusieurs raisons. En voici quelques-unes présentées sous forme de questions.

a) Avons-nous prouvé quelque chose ?

Toutes les études réalisées dans cette thèse sont ce qu'on nomme des études corrélatives. Le principe de ces études est de se baser sur un grand nombre de données récoltées, et de comparer leurs valeurs à celles issues d'une distribution théorique dans des conditions données. On calcule pour ce faire une probabilité (appelée p-value dans bien des cas) pour que la distribution des données observées soit différente de la distribution théorique; un seuil est souvent fixé à 5% de probabilité : en-dessous, on considère que les distributions sont différentes.

Dans cette thèse, d'autres outils statistiques (maximum de vraisemblance et théorie de l'information pour la sélection de modèles dans les Chapitres 1 et 3, cadre statistique bayésien dans le Chapitre 2) ont été utilisés. Cependant tous les estimateurs produits ont été donnés avec un intervalle de confiance à 95% ou un intervalle contenant 95% des distributions postérieures dans le cas bayésien.

Rappelons que tous ces seuils à 5% de probabilité d'erreur signifient que pour chaque résultat nous avons donc 5% de chances d'avoir conclu une valeur différente de celle qui était la sienne. En d'autres termes, sur tous les estimateurs produits dans cette thèse, 1 sur 20 a été mal estimé.

En cela, nous n'avons rien « prouvé ». La preuve scientifique peut être réalisée uniquement par l'expérience : en conditions contrôlées, le changement d'un seul paramètre permet d'observer son effet. Mais les outils statistiques modernes et leur informatisation permettent de réaliser des études qui certes ne produisent pas de preuves en tant que telles, mais nous donnent une idée précise des mécanismes et relations à l'œuvre par exemple dans des populations naturelles où la réalisation

d'expérience est extrêmement complexe. D'autre part certains résultats obtenus, comme la production de valeurs d'estimateurs de probabilités de survie ne peut pas se faire par l'expérience. Il ne s'agit pas là de prouver quoi que ce soit, mais d'essayer d'approximer des processus naturels pour les comprendre, et dans certains cas les prévoir.

b) Peut-on généraliser nos résultats ?

Les suivis ont été réalisés certes sur quatre populations et sur un nombre impressionnant d'années et d'individus, cependant il convient de ne pas oublier qu'elles ne peuvent pas a priori nous apporter plus d'informations que celles concernant ces quatre populations au cours des 38 dernières années. Les estimateurs de probabilités de survie selon différentes covariables ont été produits dans des populations et conditions précises et ne sont pas forcément généralisables. Ainsi l'effet négatif de la densité de population sur la survie adulte observé pour E-Pirio dans les chapitres 1 et 2 n'est déjà plus visible dans les populations de D-Rouviere et D-Muro. Pour les mésanges bleues eurasiatiques, la zone méditerranéenne est l'extrême sud de leur aire de répartition, et la Corse en tant qu'île représente aussi un environnement particulier.

Tout ceci n'empêche cependant pas leur utilisation: par exemple notre étude suggère bel et bien que chez la mésange bleue, la densité de population peut avoir une influence négative sur la survie, et qu'elle a cette influence dans deux populations Corses. Ces résultats pourront être utilisés comme exemple et preuve de l'existence de cette possibilité par d'autres études, et ils pourront également être comparés à d'autres résultats issus d'autres populations de mésanges bleues, ou bien d'autres espèces, non nécessairement proches d'elles. Il conviendra simplement de ne pas leur faire dire plus que ce qu'ils peuvent dire.

c) Qu'avons-nous étudié ?

Nous annonçons au début de cette partie avoir étudié la survie adulte dans 4 populations de mésanges bleues méditerranéennes. Elles sont souvent présentées de surcroît comme naturelles ou sauvages.

Précisons tout d'abord qu'il ne s'agit pas réellement de populations complètes, mais plutôt de portions de populations : chacun des sites représente une (ou plusieurs séparées) partie de forêt (ou de milieu semi-ouvert à E-Muro) très probablement peuplée de mésanges bleues, dans une population en continuité totale avec celles que nous étudions.

Elles ne sont pas non plus naturelles par de nombreux aspects qui se déclinent en deux types de différences avec les populations réellement naturelles : (a) Elles nichent dans des nichoirs standardisés, (b) Elles sont suivies depuis des années.

Les conséquences de l'utilisation de nichoirs sont multiples : d'abord, selon leur nombre ils peuvent changer la densité de population, qui influence la survie adulte. Ensuite il semblerait que l'augmentation de l'occupation des nichoirs dans les stations jusqu'à un taux à peu près stable est un processus long (une vingtaine d'années) : pendant tout ce temps la population n'est pas à un état

d'équilibre ! La taille des nichoirs influe sur la reproduction et sa phénologie (Korpimäki, 1985; Møller et al., 2014), les éloignant donc des conditions naturelles. Finalement, les nichoirs ont aussi un fort effet sur la présence de parasites et de prédateurs (Møller, 1989). La standardisation des qualités de nids (en les vidant entre les pontes par exemple) diminue la charge parasitaire, et, partant, les différences entre individus de différentes résistances aux parasites. Les effets sur la prédation sont aussi importants (Fargallo et al., 2001) : d'ailleurs les nichoirs de E-Muro et D-Rouviere ont été modifiés au fil des années pour empêcher les prédateurs de venir s'y nourrir.

Les conséquences du suivi sont également considérables, et à elles seules justifieraient de considérer qu'un peu à l'image de certaines situations en physique quantique, les données recueillies ne correspondent pas forcément à ce qui se serait passé si on ne les avait pas recueillies. Entre autres exemples : le suivi occasionne des blessures voire des morts accidentelles d'individus, des bris d'œufs, il participe probablement à la propagation de maladies au sein de la population, il occasionne un stress important pour les parents durant la reproduction. Ceci se produit au cours des expériences de personnalité avant le début de la reproduction, des visites hebdomadaires du nid pendant la reproduction, des captures des parents et du bagage à 15 jours des poussins. D'autre part, pour reconnaître les individus, des bagues sont utilisées. Ces bagues courantes ne sont pas sensées affecter la valeur sélective des individus les portant, mais il est extrêmement dur de quantifier des différences de survie si l'on ne marque pas les individus (Le Maho et al., 2011).

Malgré tous ces écarts à la situation naturelle, pour la plupart nécessaires à la conduite des études scientifiques (même si certaines études se font en cavités naturelles (Maziarz et al., 2016)), n'oublions pas que si l'on compare entre elles des populations aux suivis de ce type, on n'aura toujours pas d'étalon absolu, mais les comparaisons pourront être indicatrices de bien des processus. Ceci sera également vrai pour les variations dans le temps, sauf en cas de changements à long terme comme dans celui des densités de population.

d) Sommes-nous objectifs ?

Le scientifique occidental moderne aime à se penser rationnel et surtout objectif. L'est-il pour autant ? Sans aller ici jusqu'à remettre en question l'existence d'une réalité objective indépendante des observations qui en sont faites, force est de constater que nous appréhendons le monde à travers nos sens et nos constructions mentales, issues de nos expériences, souvenirs, réflexions, ... De ce point de vue personne ne peut être objectif puisque les mots et les choses ont des significations différentes pour chacun. Et tout en laissant de côté ces différences d'un humain à l'autre, ce même fait est à l'œuvre dans l'étude d'autres organismes : nous avons tendance à les anthropomorphiser dans nos interprétations (« les mésanges préfèrent tel ou tel type d'habitat » « elles décident de pondre plus d'œufs »).

Mais l'absence d'objectivité est plus pernicieuse quand elle est dure à identifier et/ou à combattre : la conséquence de l'argument exposé ci-dessus est que toute science produite par des humains ne sera pas objective au sens d'indépendante de ces humains producteurs. C'est d'autant plus vrai dans le cadre institutionnel actuel de la recherche scientifique : le fonctionnement des laboratoires, des

journaux scientifiques, les possibilités de carrière, les financements sont autant d'influences souvent inconscientes sur les thématiques de recherches choisies, les questions posées et les interprétations qui sont faites des résultats trouvés (Lesser et al., 2007; Lexchin et al., 2003). Le format de la présente thèse a façonné ce qu'elle contient.

Un biais de plus peut intervenir dans le cadre de la diffusion des résultats de recherche. Le scientifique peu attentif (dont l'auteur fait souvent partie) aura tôt fait de simplifier ses résultats dans une direction biaisée dans un article ou une présentation orale.

Mais cette absence d'objectivité n'est pas un problème en elle-même. Auprès du grand public par exemple il n'est guère d'usage de dire « nous avons étudié la survie dans une partie de population de mésanges vivant dans des nichoirs qui changent leur mode de vie et perturbées par notre suivi, mais nous n'avons pas expérimentalement prouvé quoi que ce soit »... et heureusement ! En effet l'objectivité n'a pas besoin d'être une fin en soi. Toute annonce de résultat scientifique se fait dans un but précis, il s'agit d'un message passant du scientifique à son public (lecteur, interlocuteur, parfois décideur), il y aura donc toujours derrière une intentionnalité non objective: autant la regarder en face pour pouvoir la choisir plutôt que de croire qu'elle n'existe pas tant qu'on l'ignore.

Imaginons

Les travaux présentés dans cette thèse répondent à certaines questions tout en en soulevant de nouvelles. Qu'aurions-nous pu faire si le temps n'avait pas été une ressource limitée, menant en conséquence à des compromis entre différentes façons de l'utiliser ?

Outre l'achèvement des études présentées dans les Chapitres 2 et 3 selon les axes déjà exposés dans leurs discussions respectives, des pistes supplémentaires pourraient être explorées pour parfaire notre compréhension des enjeux liés à la survie et aux traits d'histoires de vie dans ces quatre populations. Nous avons notamment, via la différence constatée entre les deux classes d'âges considérées, effleuré les questionnements de structuration en âge de la population et de senescence qui peuvent être des éléments centraux de la dynamique et de la démographie de populations (Lande and Orzack, 1988). Une étude de la survie juvénile en lien avec la phénologie pourrait compléter le tableau des relations phénologie – survie : elle devrait, pour être interprétable, être couplée avec des estimations précises de l'importante dispersion post-natale dans nos populations.

D'une manière générale, tous les liens potentiels mis au jour dans cette thèse (date de ponte → survie, densité de population → survie, ...) pourraient être confirmés par des études expérimentales qui sont les seules efficaces pour prouver l'existence de ces liens (Verhulst and Nilsson, 2008).

Enfin, et dans l'optique de pouvoir étendre ces conclusions à plus large échelle, l'existence d'un grand nombre de suivis de mésanges bleues du même type en Europe donne l'espoir de pouvoir réaliser des analyses comparant ces suivis et décrivant ainsi plus précisément l'espèce dans toute sa diversité et dans sa quasi globalité.

Concluons

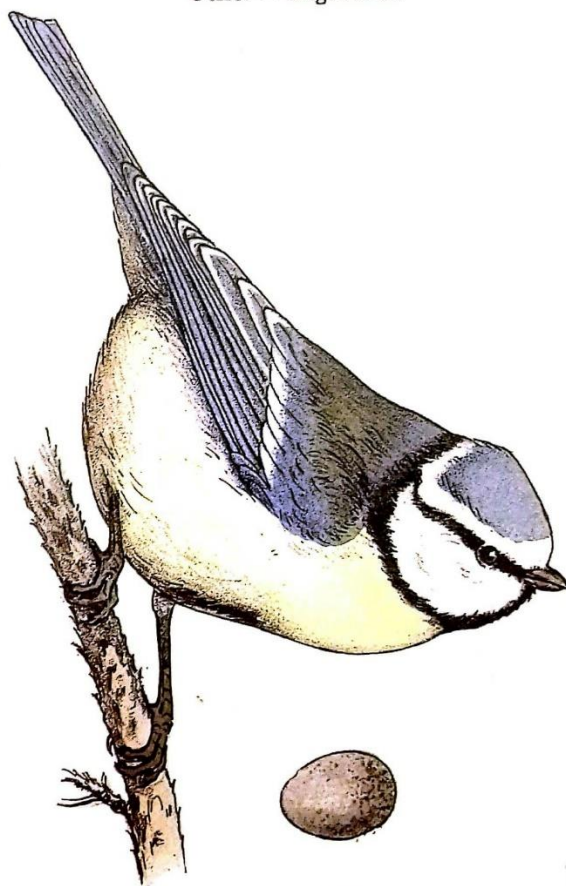
Nous arrivons ici à la fin de ce compte-rendu des études réalisées pendant cette thèse. Ces travaux ont permis d'estimer des taux de survie adultes de mésanges bleues au cours de 38 années de suivi (1979-2016) dans quatre populations méditerranéennes. Ils suggèrent que ces taux de survie peuvent varier en fonction de la phénologie de la reproduction (covariation positive entre date de ponte médiane et survie adulte au niveau populationnel, covariation négative entre date de ponte relative à la population et survie adulte au niveau individuel), de la densité de population (covariation négative entre taux d'occupation de nichoirs dans une zone fixe et survie adulte dans 2 des 4 populations), et être influencés indirectement en conséquences des liens entre phénologie de la reproduction, densité de population, environnement et succès reproducteur.

Ces travaux mettent aussi en lumière d'éventuelles conséquences des changements climatiques au niveau des traits d'histoires de vie dans ces populations. L'élargissement de ce type d'analyses à d'autres populations et d'autres espèces plus menacées ou à un nombre important d'espèces à la fois pourrait avoir des conséquences importantes en biologie de la conservation grâce à la compréhension du fonctionnement de la population qu'elles apportent.

Pour l'heure, et pour revenir à l'exposition de tels travaux au public non averti, je tenterai simplement de répondre à la question qui m'a été posée le plus souvent à propos de ma thèse: « Et alors elles vont bien les mésanges ? ». Après avoir hésité à répondre « Oui », j'opterai pour une citation étrangement prémonitoire du Baron Louis d'Hamonville, dans son Atlas de poche des oiseaux de France, Suisse et Belgique utiles ou nuisibles (1898), à propos de la mésange bleue :

« Cet oiseau, autrefois si commun dans nos bois, devient rare partout. (...) il est grand temps que l'on prenne des mesures pour protéger ces petits êtres qui ne nous font que du bien »

Utile. — Migrateur.



Mésange bleue.
Annonciade.
Parus caeruleus.
Famille des PARIDÉS.

Figure 5: Mésange bleue et son œuf. Dessin : G. Denise dans Atlas de poche des oiseaux de France, Suisse et Belgique utiles ou nuisibles (1898) de L. d'Hamonville.

Remerciements

Je n'aurais jamais pu arriver au bout de cette thèse et de sa rédaction sans l'aide, le soutien, ou plus simplement l'existence d'un certain nombre d'êtres humains à qui je tiens à exprimer ma gratitude ici. Il n'y a pas d'ordre, juste les officiels au début, puis ce qui me passe par la tête : ne vous découragez pas, vous pouvez être en bas de la liste mais en haut dans mon cœur.

Je remercie tout d'abord Emmanuelle Cam et Olivier Gimenez qui ont accepté d'être rapporteurs de ma thèse, ainsi que François Chiron et François Sarrazin qui ont accepté d'examiner mes travaux.

Merci pour leur implication à tous les membres de mes comités de thèse : Clotilde Biard, Aurélie Cohas, Pierre-Yves Henry, Nathalie Machon, Roger Pradel, Céline Teplitsky. J'en remets une couche pour Clotilde et Céline qui ont participé au montage du projet qui est devenu ma thèse.

Merci à mes encadrants :

- Anne « Happy » Charmantier : Merci mille fois pour tout ce que tu as fait pour moi tout du long, ta gentillesse et ta bienveillance à toutes épreuves ! (j'espère ne pas leur en avoir fait subir trop (d'épreuves)). Et ta confiance, et puis ta qualité scientifique aussi quand même. Et ta bonne humeur.
- Alexandre « Bobby » Robert : Merci dix mille fois. Cent mille même. Ça a pas dû être tout le temps spécialement simple de m'avoir comme disciple, mais tu as été là tout du long, tu as su me laisser du temps et de l'espace quand j'en avais besoin (et j'en ai eu bien besoin), mais aussi m'aider à me reprendre en main quand j'étais prêt à le faire. C'est d'autant plus vrai au moment où j'écris ces mots et où tu as corrigé en urgence des pans entiers de ce manuscrit les jours derniers. Je passe mon temps à le dire à tout le monde mais tu es vraiment quelqu'un en or, qui sait allier vivacité d'esprit - compétences - compréhension et humilité : c'est rare et précieux. Comme l'or donc.

Merci beaucoup à Christophe « Krikouille » Bonenfant pour son aide précieuse sur le Chapitre 2 de la thèse, j'espère que l'on va pouvoir mener à bien la fin de cette analyse !

Merci à Laurence Colin, ma psy pendant la 2^e année de thèse, sans qui jamais je ne l'aurais finie.

Merci à tous les gens que j'ai côtoyés au CESCO pendant mes deux premières années : les membres successifs de mon bureau - Ilaria (qui m'a appris tant de choses dont des recettes parfaites), Guigui (courage pour la fin, et cimer pour tout), Thibthib (don't mind if i do) ; les barbus (vous avez bien mérité votre petit bisou) ; Bacon qui a disparu de ma vie mais c'était des moments de qualités quand il y était encore ; Gomar pour les soirées salade de chou à Montpellier ça aidait bien ! ; les membres de la liste cesco.doctorants toujours prêts à aller au Local ; Grégouille pour les desserts ruinés ; Benoît « Bogoss » Fontaine pour les discussions scientifiques passionnantes autour d'un petit nerf ; Fanny pour tout ce que je suis ; le CESCO en général pour l'ambiance de folie : par exemple c'est quand même cool quand les gens jouent le jeu en soirée déguisée.

Merci aux gens de mon monitorat : Théo c'est bon, on fera plus jamais de rdv de la science ; Laure, c'était trop cool de bosser avec toi ; Charline je ne te remercierai jamais assez de m'avoir dit un jour

que je faisais des remarques « hyper pertinentes » : je garde ça précieusement dans ma boîte à sentiments.

Merci à tous les gens que j'ai côtoyés au CEFE pendant ma dernière année : Suzanne et Max vous avez été presque mon seul point de repère tout du long, Aude, Thomas, Thomas, c'était trop cool de partager ce bureau avec vous. Et au-delà du bureau c'était vraiment une année super grâce à vous. Courage pour la suite ! J'ajouterais Boris pour m'avoir coaché lors de mes premiers pas sur le terrain à la Rouvière ! Et parce qu'il est trop cool.

En parlant de terrain, un énorme merci à Chrichri de Franceschi pour tous ces souvenirs et aventures, c'était trop bien et j'espère vraiment pouvoir revenir filer un coup de main à l'avenir ! Et bien sûr aussi merci aux gens que j'ai croisés sur le terrain, et notamment les deux québécois que je préfère (mais j'en connais pas d'autres) Hélène et Mathias : j'espère qu'on se recroisera un jour, quoi qu'il en soit je suis vraiment heureux de vous avoir croisé, et fait votre connaissance.

Tant que j'en suis à Montpellier aussi merci à Typhaine pour les ptites pauses dans les derniers jours, ça m'a vraiment aidé !

Merci à Christophe (encore un) pour l'année de cohabitation parfaite. Merci à Tina de m'avoir soutenu quelle que soit l'heure à laquelle et l'état dans lequel je rentrais.

Finalement merci à Roux Schmitt (je te mets là puisque tu m'as mis dans les remerciements de ta thèse). Pour tous les autres qui sentent que je devrais les remercier et que je ne l'ai pas fait (genre la famille les potes et tout) : soit ne vous flattez pas trop, soit plus probablement considérez que j'ai mis ici les gens qui m'ont aidé pendant et concernant cette thèse, mais vous seriez certainement dans les remerciements de ma vie si je l'écrivais.

Pour finir merci à Paul Simon, Bruce Springsteen et Alain Bashung, principaux protagonistes du fond sonore de cette thèse. Je citerai les albums *Hearts and Bones*, *The Rythm of the Saints*, *The Wild, the Innocent and the E-Street Shuffle*, *Poupées Russes*, *Pizza*, *Bleu Pétrole* et pour la rédaction *Western Stars*, et *Sacré Géranium* de Dick Annegarn.

Alice

J'espère que tu n'as pas eu peur en ne te voyant pas dans les remerciements. Je ne vais pas exposer notre vie ici mais tu mérites plus qu'amplement un chapitre à ton nom et juste pour toi : le voilà. Merci pour tout ce que tu fais pour moi, tout le temps. C'est sûr et certain que cette thèse ne serait pas écrite sans toi. De toute façon je ne serais certainement pas ici et maintenant

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES



- Bielby, J., Mace, G.M., Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Gittleman, J.L., Jones, K.E., Orme, C.D.L., Purvis, A., 2007. The Fast-Slow Continuum in Mammalian Life History: An Empirical Reevaluation. *The American Naturalist* 169, 748–757. <https://doi.org/10.1086/516847>
- Blondel, J., Pradel, R., Lebreton, J.-D., 1992. Low Fecundity Insular Blue Tits Do Not Survive Better as Adults than High Fecundity Mainland Ones. *Journal of Animal Ecology* 61, 205–213. <https://doi.org/10.2307/5523>
- Bonte, D., Dyck, H.V., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C., Travis, J.M.J., 2012. Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87, 290–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>
- Both, C., Asch, M.V., Bijlsma, R.G., Burg, A.B.V.D., Visser, M.E., 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology* 78, 73–83. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x>
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E., 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441, 81. <https://doi.org/10.1038/nature04539>
- Boyle, W.A., Sandercock, B.K., Martin, K., 2016. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: a meta-analysis. *Biological Reviews* 91, 469–482. <https://doi.org/10.1111/brev.12180>
- Brinkhof, M.W.G., Cavé, A.J., Daan, S., Perdeck, A.C., 2002. Timing of Current Reproduction Directly Affects Future Reproductive Output in European Coots. *Evolution* 56, 400–411. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01349.x>
- Brown, K.M., 1985. Intraspecific Life History Variation in a Pond Snail: The Roles of Population Divergence and Phenotypic Plasticity. *Evolution* 39, 387–395. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb05675.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01486.x>
- Charmantier, A., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M.M., 2004. Do extra-pair paternities provide genetic benefits for female blue tits *Parus caeruleus*? *Journal of Avian Biology* 35, 524–532. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03296.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/eva.12282>
- Charmantier, A., Réale, D., 2005. How do misassigned paternities affect the estimation of heritability in the wild? *Molecular Ecology* 14, 2839–2850. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02619.x>
- Charmantier, A., Wolak, M.E., Grégoire, A., Fargevieille, A., Doutrelant, C., 2017. Colour ornamentation in the blue tit: quantitative genetic (co)variances across sexes. *Heredity* 118, 125–134. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.70>
- Choquet, R., Nogue, E., 2011. E-SURGE 1.8 User's Manual. CEEF, Montpellier, France. Technical report.
- Choquet, R., Rouan, L., Pradel, R., 2009. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models, in: Thomson, D.L., Cooch, E.G., Conroy, M.J. (Eds.), *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, Environmental and Ecological Statistics. Springer US, Boston, MA, pp. 845–865. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8_39
- Crouse, D.T., Crowder, L.B., Caswell, H., 1987. A Stage-Based Population Model for Loggerhead Sea Turtles and Implications for Conservation. *Ecology* 68, 1412–1423. <https://doi.org/10.2307/1939225>
- Cubaynes, S., Doutrelant, C., Grégoire, A., Perret, P., Faivre, B., Gimenez, O., 2012. Testing hypotheses in evolutionary ecology with imperfect detection: capture–recapture structural equation modeling. *Ecology* 93, 248–255. <https://doi.org/10.1890/11-0258.1>

- Delahaie, B., Charmantier, A., Chantepie, S., Garant, D., Porlier, M., Teplitsky, C., 2017. Conserved G-matrices of morphological and life-history traits among continental and island blue tit populations. *Heredity* 119, 76–87. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.15>
- Dobson, F.S., Murie, J.O., 1987. Interpretation of Intraspecific Life History Patterns: Evidence from Columbian Ground Squirrels. *The American Naturalist* 129, 382–397. <https://doi.org/10.1086/284643>
- Dubuc-Messier, G., Réale, D., Perret, P., Charmantier, A., 2017. Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behav Ecol* 28, 448–459. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw148>
- Durant, J.M., Hjermann, D.Ø., Ottersen, G., Stenseth, N.C., 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33, 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Fargallo, J.A., Blanco, G., Potti, J., Viñuela, J., 2001. Nestbox provisioning in a rural population of Eurasian Kestrels: breeding performance, nest predation and parasitism. *Bird Study* 48, 236–244. <https://doi.org/10.1080/00063650109461223>
- Fay, R., Weimerskirch, H., Delord, K., Barbraud, C., 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. *J Anim Ecol* 84, 1423–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12390>
- Forest, L.N. de, Gaston, A.J., 1996. The Effect of Age on Timing of Breeding and Reproductive Success in the Thick-Billed Murre. *Ecology* 77, 1501–1511. <https://doi.org/10.2307/2265547>
- Gaillard, J.-M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J.D., Trouvilliez, J., Clobert, J., 1989. An Analysis of Demographic Tactics in Birds and Mammals. *Oikos* 56, 59–76. <https://doi.org/10.2307/3566088>
- Gaillard, J.-M., Yoccoz, N.G., 2003. Temporal Variation in Survival of Mammals: A Case of Environmental Canalization? *Ecology* 84, 3294–3306. <https://doi.org/10.1890/02-0409>
- Gimenez, O., Cam, E., Gaillard, J.-M., 2018. Individual heterogeneity and capture-recapture models: what, why and how? *Oikos* 127, 664–686. <https://doi.org/10.1111/oik.04532>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01286.x>
- Jennings, S., Beverton, R.J.H., 1991. Intraspecific variation in the life history tactics of Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) stocks. *ICES J Mar Sci* 48, 117–125. <https://doi.org/10.1093/icesjms/48.1.117>
- Jeschke, J.M., Kokko, H., 2009. The roles of body size and phylogeny in fast and slow life histories. *Evol Ecol* 23, 867–878. <https://doi.org/10.1007/s10682-008-9276-y>
- Korpimäki, E., 1985. Clutch size and breeding success in relation to nest-box size in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. *Ecography* 8, 175–180. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1985.tb01168.x>
- Lande, R., Orzack, S.H., 1988. Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment. *PNAS* 85, 7418–7421. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.19.7418>
- Le Maho, Y., Sarau, C., Durant, J.M., Viblanc, V.A., Gauthier-Clerc, M., Yoccoz, N.G., Stenseth, N.C., Le Bohec, C., 2011. An ethical issue in biodiversity science: The monitoring of penguins with flipper bands. *Comptes Rendus Biologies, Biodiversity in face of human activities / La biodiversité face aux activités humaines* 334, 378–384. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2011.04.004>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R., 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62, 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lesser, L.I., Ebbeling, C.B., Goozner, M., Wypij, D., Ludwig, D.S., 2007. Relationship between Funding Source and Conclusion among Nutrition-Related Scientific Articles. *PLOS Medicine* 4, e5. <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.0040005>

- Lexchin, J., Bero, L.A., Djulbegovic, B., Clark, O., 2003. Pharmaceutical industry sponsorship and research outcome and quality: systematic review. *BMJ* 326, 1167–1170. <https://doi.org/10.1136/bmj.326.7400.1167>
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- Maziarz, M., Wesołowski, T., Hebda, G., Cholewa, M., Broughton, R.K., 2016. Breeding success of the Great Tit *Parus major* in relation to attributes of natural nest cavities in a primeval forest. *J Ornithol* 157, 343–354. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1294-2>
- McNamara, J.M., Houston, A.I., 2008. Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 301–319. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2141>
- Møller, A.P., 1989. Parasites, Predators and Nest Boxes: Facts and Artefacts in Nest Box Studies of Birds? *Oikos* 56, 421–423. <https://doi.org/10.2307/3565628>
- Møller, A.P., Adriaensen, F., Artemyev, A., Bańbura, J., Barba, E., Biard, C., Blondel, J., Bouslama, Z., Bouvier, J.-C., Camprodon, J., Cecere, F., Chaine, A., Charmantier, A., Charter, M., Cichoń, M., Cusimano, C., Czeszczewik, D., Doligez, B., Doutrelant, C., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Faivre, B., Ferns, P.N., Forsman, J.T., García-del-Rey, E., Goldshtein, A., Goodenough, A.E., Gosler, A.G., Gózdź, I., Grégoire, A., Gustafsson, L., Hartley, I.R., Heeb, P., Hinsley, S.A., Isenmann, P., Jacob, S., Järvinen, A., Juškaitis, R., Kania, W., Korpimäki, E., Krams, I., Laaksonen, T., Leclercq, B., Lehtikainen, E., Loukola, O., Lundberg, A., Mainwaring, M.C., Mänd, R., Massa, B., Mazgajski, T.D., Merino, S., Mitrus, C., Mönkkönen, M., Morales-Fernaz, J., Moreno, J., Morin, X., Nager, R.G., Nilsson, J.-Å., Nilsson, S.G., Norte, A.C., Orell, M., Perret, P., Perrins, C.M., Pimentel, C.S., Pinxten, R., Priedniece, I., Quidoz, M.-C., Remeš, V., Richner, H., Robles, H., Russell, A., Rytönen, S., Senar, J.C., Seppänen, J.T., Silva, L.P. da, Slagsvold, T., Solonen, T., Sorace, A., Stenning, M.J., Török, J., Tryjanowski, P., Noordwijk, A.J. van, Numers, M. von, Walankiewicz, W., Lambrechts, M.M., 2014. Clutch-size variation in Western Palearctic secondary hole-nesting passerine birds in relation to nest box design. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 353–362. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12160>
- Morrison, C., Hero, J.-M., 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72, 270–279. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00696.x>
- Naef-Daenzer, B., Widmer, F., Nuber, M., 2001. Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70, 730–738. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00533.x>
- Nilsson, J.-Å., Svensson, E., 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263, 711–714. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0106>
- Nur, N., 1984. The Consequences of Brood Size for Breeding Blue Tits I. Adult Survival, Weight Change and the Cost of Reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53, 479–496. <https://doi.org/10.2307/4529>
- Parmesan, C., 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biol* 13, 1860–1872. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Péron, G., Gaillard, J.-M., Barbraud, C., Bonenfant, C., Charmantier, A., Choquet, R., Coulson, T., Grosbois, V., Loison, A., Marzolin, G., Owen-Smith, N., Pardo, D., Plard, F., Pradel, R., Toigo, C., Gimenez, O., 2016. Evidence of reduced individual heterogeneity in adult survival of long-lived species. *Evolution* 70, 2909–2914. <https://doi.org/10.1111/evo.13098>
- Perrins, C.M., 1970. The Timing of Birds' Breeding Seasons. *Ibis* 112, 242–255. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1970.tb00096.x>
- Pianka, E.R., 1970. On r- and K-Selection. *The American Naturalist* 104, 592–597. <https://doi.org/10.1086/282697>

- 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: Variation in plasticity among populations. *Journal of Animal Ecology* 81, 1041–1051. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01996.x>
- Reznick, D., Bryant, M.J., Bashey, F., 2002. r- AND K-SELECTION REVISITED: THE ROLE OF POPULATION REGULATION IN LIFE-HISTORY EVOLUTION. *Ecology* 83, 1509–1520. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1509:RAKSRT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1509:RAKSRT]2.0.CO;2)
- Ricklefs, R.E., Wikelski, M., 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 462–468. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02578-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02578-8)
- Robert, A., Paiva, V.H., Bolton, M., Jiguet, F., Bried, J., 2012. The interaction between reproductive cost and individual quality is mediated by oceanic conditions in a long-lived bird. *Ecology* 93, 1944–1952. <https://doi.org/10.1890/11-1840.1>
- Royauté, R., Berdal, M.A., Garrison, C.R., Dochtermann, N.A., 2018. Paceless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behav Ecol Sociobiol* 72, 64. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2472-z>
- Sibly, R.M., Brown, J.H., 2009. Mammal Reproductive Strategies Driven by Offspring Mortality-Size Relationships. *The American Naturalist* 173, E185–E199. <https://doi.org/10.1086/598680>
- Sol, D., Maspons, J., Gonzalez-Voyer, A., Morales-Castilla, I., Garamszegi, L.Z., Møller, A.P., 2018. Risk-taking behavior, urbanization and the pace of life in birds. *Behav Ecol Sociobiol* 72, 59. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2463-0>
- Stearns, S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Stearns, S.C., 1976. Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51, 3–47. <https://doi.org/10.1086/409052>
- Steffen, W., Sanderson, R.A., Tyson, P.D., Jäger, J., Matson, P.A., III, B.M., Oldfield, F., Richardson, K., Schellnhuber, H.-J., Turner, B.L., Wasson, R.J., 2006. *Global Change and the Earth System: A Planet Under Pressure*. Springer Science & Business Media.
- Stenseth, N.Chr., Mysterud, A., 2002. Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match–mismatch to the environment. *Proc Natl Acad Sci USA* 99, 13379. <https://doi.org/10.1073/pnas.212519399>
- Thackeray, S.J., Henrys, P.A., Hemming, D., Bell, J.R., Botham, M.S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D.G., Jones, I.D., Leech, D.I., Mackay, E.B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P.J., Brereton, T.M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T.H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J.M., Hall, S.J.G., Harrington, R., Pearce-Higgins, J.W., Høye, T.T., Kruuk, L.E.B., Pemberton, J.M., Sparks, T.H., Thompson, P.M., White, I., Winfield, I.J., Wanless, S., 2016. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* 535, 241. <https://doi.org/10.1038/nature18608>
- van Noordwijk, A.J., de Jong, G., 1986. Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *The American Naturalist* 128, 137–142. <https://doi.org/10.1086/284547>
- Verhulst, S., Nilsson, J.-Å., 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 399–410. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2146>
- Visser, M.E., Noordwijk A. J. van, 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. Series B: Biological Sciences* 265, 1867–1870. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0514>
- Visser, M.E., te Marvelde, L., Lof, M.E., 2012. Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *J Ornithol* 153, 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0770-6>
- Wilson, A.J., Nussey, D.H., 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.002>
- Wolkovich, E.M., Cook, B.I., McLauchlan, K.K., Davies, T.J., 2014. Temporal ecology in the Anthropocene. *Ecology Letters* 17, 1365–1379. <https://doi.org/10.1111/ele.12353>