
Dispersion natale et de reproduction chez les Mésanges bleues, *Cyanistes caeruleus*, et charbonnières, *Parus major*

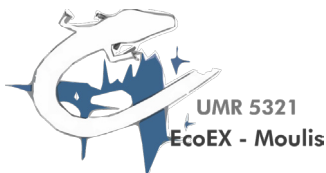
présenté par : **BLOT Christel**



Sous la direction de : Léa Lejeune (Doctorante)

Structure d'accueil : Station d'écologie théorique et expérimentale – UMR 5321
2 route du CNRS, 09200, Moulis

Période de stage : Du 17 Avril 2017 au 18 Juin 2017



Université de Poitiers

Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées
Master 1° Année Ecologie et Biologie des Populations

Attestation de soutenance & Appréciations du jury

Mme **BLOT Christel**, étudiante en M1 EBP, a soutenu ce jour le présent mémoire, devant un jury composé d'enseignants-chercheurs et de chercheurs de l'Université de Poitiers.



Le jury, après délibération, a donné les appréciations suivantes :

❖ **Qualité générale du mémoire :**

◆ Rédaction

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre

◆ Richesse du contenu

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre

◆ Qualité de l'analyse

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre

❖ **Qualité générale de la présentation orale :**

◆ Prestation

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre

◆ Esprit de synthèse

- Excellent
- Très bon
- Bon
- Moyen
- Médiocre

◆ Qualité de l'illustration

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre

❖ **Déroulement du stage (Appréciations du Maître de stage) :**

◆ Insertion dans l'équipe

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre

◆ Qualité d'assimilation

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre

◆ Implication personnelle

- Excellente
- Très bonne
- Bonne
- Moyenne
- Médiocre



En conséquence, les appréciations du jury, en l'état actuel du mémoire, sont les suivantes :

➤ Note sur le mémoire : / 20 (coeff. 0.6) ➤ Note sur l'oral : / 20 (coeff. 0.4)

➤ Avis sur la divulgation du mémoire en l'état actuel :

- Autorisée sans modification.
- Autorisée après modifications majeures.
- Autorisée après modifications mineures.
- Non autorisée.
- Non divulgation pour clause de confidentialité

Fait à Poitiers, le :..... Signature et cachet du président du Jury :

Sommaire

I.	INTRODUCTION	1
II.	MATERIELS ET METHODE	3
	a. Modèle biologique	3
	b. Sites d'étude	4
	c. Bagueage et suivi de la nidification	5
	d. Analyses statistiques.....	6
III.	RESULTATS	6
	a. Effets de différents paramètres sur la fidélité du site de reproduction/naissance	6
	b. Dispersion des individus au sein de site	7
	c. Effet de l'altitude sur la dispersion	9
IV.	DISCUSSION	10
	a. Quels autres facteurs influencent la dispersion ?	Erreur ! Signet non défini.
	<i>i. Age</i>	Erreur ! Signet non défini.
	<i>ii. Sexe</i>	Erreur ! Signet non défini.
	<i>iii. Succès de la ponte et partenaire</i>	Erreur ! Signet non défini.
	<i>iv. Problème de consanguinité</i>	Erreur ! Signet non défini.
	<i>v. Compétition</i>	Erreur ! Signet non défini.
	b. Quels effets environnementaux influencent ?	Erreur ! Signet non défini.
V.	BIBLIOGRAPHIE	15
VI.	ANNEXES	19

Remerciements

En premier lieu, je remercie M. Jean Clobert pour m'avoir accueilli à la Station d'Écologie Expérimentale du CNRS à Moulis. Je remercie ensuite Mme Lejeune Léa, doctorante, qui m'a accueilli dans son équipe et transmis son savoir aussi bien théorique que pratique. Merci aussi de son soutien et de son accompagnement tout au long du stage et de l'élaboration de ce rapport.

Je tiens à remercier l'équipe mésange, Alice Thiney, Claire Mould, Alexis Chaine, et tout ce qui ont participé depuis 2011 à l'élaboration de la base de données traitée dans ce rapport.

Un grand merci également à Alexis Chaine de m'avoir apporté ses connaissances ainsi que m'enseigner les différentes manipulations, et plus particulièrement le baguage.

Ma gratitude va également aux stagiaires de la « Tits Team 2017 » (Ben, Quentin, Pauline, Clément, Amy, Anna, Robin, Manon, Mady) avec qui j'ai partagé d'innombrables moments mémorables autant sur le terrain que dans la vie de tous les jours. Mais également les nombreux stagiaires avec qui j'ai partagé ces dernières semaines qui ont été très enrichissantes d'un point de vue statistiques et naturalistes (Manon, Baptiste, Victor, Coralie, Anthony, Alexandre, Sophie et bien d'autres).

Enfin, merci au personnel administratif, d'accueil et d'entretien du CNRS de Moulis qui m'ont accueilli et offert des conditions optimales de travail tout au long de ces huit semaines de stage.

Avant-propos

La Station d'écologie théorique et expérimentale (SETE) dirigée par Jean Clobert, est située à Moulis dans le Sud-Ouest de la France dans les Pyrénées ariégeoises. Elle abrite l'équipe responsable du suivi de la nidification des mésanges bleues et charbonnières mise en place depuis 2011. Cette étude est dirigée par Alexis Chaine et s'intéresse à des problématiques de biologie évolutive, telle que la plasticité phénotypique, l'évolution de la socialité, l'évolution des signaux de coopération... La récolte des données se fait en hiver ainsi que pendant la période de reproduction d'avril à juillet où de nombreux stagiaires sont sollicités. Ces axes de recherche comprennent notamment l'effet d'un gradient altitudinal sur le *trade-off*, l'histoire de vie, la morphologie et la dispersion des mésanges.

I. INTRODUCTION

La sélection de l'habitat, et plus particulièrement le lieu de reproduction, est une étape cruciale dans la vie d'un individu et doit répondre à de nombreux critères (Boulinier *et al.* 2008 ; Fuller 2012). Ce choix est tout d'abord défini par un point fixe, comme l'emplacement d'un nid par exemple, contraignant ainsi les individus à l'environnement adjacent qui devra alors contenir des caractéristiques favorables à leur reproduction et future descendance. Parmi ces facteurs se trouvent des paramètres biotiques tels que l'abondance en nourriture, la densité de compétiteurs, qu'ils soient de la même espèce ou non, la densité d'apparentés (qui augmente le risque de consanguinité) ou encore le risque d'exposition à la prédation (Danchin *et al.* 2005). La sélection d'un habitat peut être liée à certaines caractéristiques propres à l'espèce, comme sa capacité de déplacement, ou encore propres à l'individu. *C'est le cas par exemple, des Élans (Alces alces) qui doivent consommer des plantes en forêt, riches d'un point de vue énergétique et faciles à digérer. Cependant, ils sont également obligés de consommer du sodium contenu dans les plantes aquatiques mais moins faciles à digérer. De plus, la contenance du rumen limite l'absorption de plantes, il existe donc un trade-off entre les différentes plantes à ingérer. Cette espèce doit alors faire un compromis entre trouver un environnement contenant à la fois un milieu forestier et un milieu aquatique (MacCracken et al. 1993 ; Stephens & Krebs 1986).* Le temps passé à la recherche de nourriture est également un des critères critiques, et plus particulièrement lors de la reproduction étant donné que la progéniture requière un apport important en nourriture. C'est particulièrement le cas chez les oiseaux, pour lesquels l'apport de nourriture est constant durant toute la journée (Gibb 1955 ; Gibb *et al.* 1963). Il existe également des contraintes environnementales abiotiques jouant un rôle dans le choix de l'habitat, telles que la température, la composition végétale, la lumière, etc. (Danchin *et al.* 2005). La distribution de l'aire de recherche de nourriture chez la Fauvette épervière, (*Sylvia nisoria*) par exemple, étant de 2 m au-dessus de sol, apparaît être un compromis entre le pic de densité de végétation à 1 m, et celui de la densité d'insectes à 3 m du sol (Cody 1978).

C'est particulièrement le cas en montagne, où les caractéristiques environnementales peuvent changer rapidement et considérablement selon l'altitude, jouant un rôle sur le type de précipitation mais également la température (Lhotellier 2005). De ce fait la végétation est très diversifiée et peut passer d'une forêt fermée plurispécifique à une forêt fermée monospécifique (Jalut *et al.* 1996). En haute altitude, les températures plus basses, le manque de nourriture (Martin 1992), la saisonnalité plus forte et le raccourcissement de la saison de reproduction incitent les adultes reproducteurs à investir davantage dans les soins parentaux afin d'accroître le taux de survie

de leur descendants (Berven 1982 ; Badyaev 1997 ; Clouet 1996). Cependant, en basse altitude, la nourriture souvent plus abondante et diversifiée due à la grande diversité végétale (Hodkinson 2005) attire de nombreuses espèces et entraîne donc une plus grande compétition inter mais aussi intraspécifique (Martin 1974). Le choix du site de reproduction le long d'un gradient altitudinal semble alors plus déterminant et pourrait influencer la dispersion des individus.

La dispersion est le déplacement unidirectionnel d'un individu d'un site natal ou d'un site reproducteur vers un site de reproduction et à des conséquences sur les flux génétiques (Howard 1960 ; Clobert *et al.* 2009). Toutefois, les causes et conséquences de cette dispersion sont différentes et il est nécessaire de distinguer les deux. La dispersion d'un site ou groupe de naissance peut alors être défini comme la *dispersion natale*, et celle entre deux reproductions comme la *dispersion de reproduction* (Greenwood *et al.* 1979 ; Greenwood 1980). Certaines espèces, dont les oiseaux, semblent revenir à l'endroit où ils sont nés ou instinctivement y revenir pour se reproduire (Greenwood 1980), et sont qualifiés comme d'espèces philopatrides.

Malgré certaines études, montrant que les oiseaux ne revenaient que très rarement se reproduire sur leur site de naissance après leur première année (Price 1936 ; Schenk 1910 ; Kendeich & Baldwin 1937), certaines espèces sédentaires ont néanmoins montré une fidélité pour un site de reproduction en particulier (Farner 1945 ; Werth 1947 ; Schenk 1927 & 1929). Vilks et von Transehe (1933) ont étudié le retour des Étourneaux sansonnet, *Sturnus vulgaris*, sur leur lieu de naissance en Lituanie. Ils ont montré que seulement 3 à 5% des juvéniles nés sur le site étaient revenus se reproduire durant leur première année, contre 25 à 30% pour les adultes. Cependant, les études de Kluijver (1933 & 1935) sur cette même espèce ont apporté de nouveaux résultats, estimant que 44% des juvéniles ayant survécu durant leur première année revenaient en effet sur leur site de naissance ou aux alentours proches. Nice (1937) a quant à lui indiqué que, sur certaines années, le retour des juvéniles Bruants chanteurs, *Melospiza melodia*, excédait les 44% trouvé chez les Étourneaux sansonnet. D'autres études effectuées sur les Merles noirs et d'Amérique, et les Grives musiciennes ont aussi observé des résultats confortant la tendance des adultes à retourner chaque année sur le même site de reproduction et des juvéniles à se reproduire sur leur site de naissance (Farner 1945 ; Werth 1947). Cependant, cette fidélité semble être observée davantage chez les adultes que chez les juvéniles (Kendeich 1937). La dispersion varie donc aussi bien à différent stade de vie que pendant un même stade. Si pareil variations existent au sein d'une espèce, alors les variations d'un habitat peuvent également jouer un rôle.

Nous avons, dans cette étude, cherché à savoir si certains paramètres, tels que l'âge, le sexe, l'altitude ou encore l'espèce, pouvaient impacter la dispersion natale et de reproduction chez les mésanges bleues et charbonnières d'une année à l'autre. D'après les études précédemment faites sur différentes espèces de Passereaux, nous nous attendons à ce qu'une grande proportion d'individus reviennent sur leur site de naissance et qu'une différence de distance de dispersion soit observée au sein des classes d'âges. Puisque les paramètres environnementaux semblent également jouer un rôle dans la dispersion, nous avons également étudié l'effet de l'altitude sur celle-ci. Le gradient altitudinal reste encore peu étudié et donnera un premier aperçu de cette variable sur la dispersion natale et de reproduction dans certaines populations des Pyrénées Ariégeoises. Du fait des conditions environnementales plus sévères en haute altitude nous nous attendons à une distance de dispersion plus élevée chez les oisillons nés sur ces sites contrairement à ceux nés sur des sites situés en basse altitude.

« Cette règle du retour aux lieux de naissance est un principe vrai pour tous les oiseaux. Des exemples prouvés par le baguage ont été fournis par un grand nombre d'espèces » (Dupond, 1934)

II. MATERIELS ET METHODE

a. Modèle biologique

Les mésanges font partie de la famille des *Paridea*, de l'ordre des Passereaux. Ce sont des oiseaux sédentaires présent sur l'ensemble du continent Européen ainsi qu'au Nord de l'Afrique et Russie. Elles préfèrent des forêts semi-ouvertes feuillus ou mixtes, et sont généralement rencontrées jusqu'à 1200m pour les mésanges bleues et 2000m pour les charbonnières (Oliosio 2004). La période de reproduction s'étale d'avril à juillet. Lors de cette reproduction, la proportion d'invertébrés, et plus particulièrement les larves de lépidoptères, est primordiale puisqu'elle représente la principale source de nourriture des adultes mais aussi des poussins (Betts 1955 ; van Balen 1973). D'autres invertébrés comme des araignées (Araneae and Opiliones), ou des sauterelles (Orthoptera) sont aussi consommés durant cette période (Barba 1996 ; Banbura 1999). La composition végétale joue alors un rôle primordial dans le choix du lieu de reproduction puisqu'elle va influencer la densité, la diversité, ainsi que la disponibilité des invertébrés. Le gradient altitudinal influence fortement cette végétation, et donc le choix de se disperser, c'est pourquoi les mésanges semblent être ici un modèle d'étude adapté. De plus leur « affection » pour les nichoirs artificiels rend plus pratique la capture et le suivi.

b. Sites d'étude

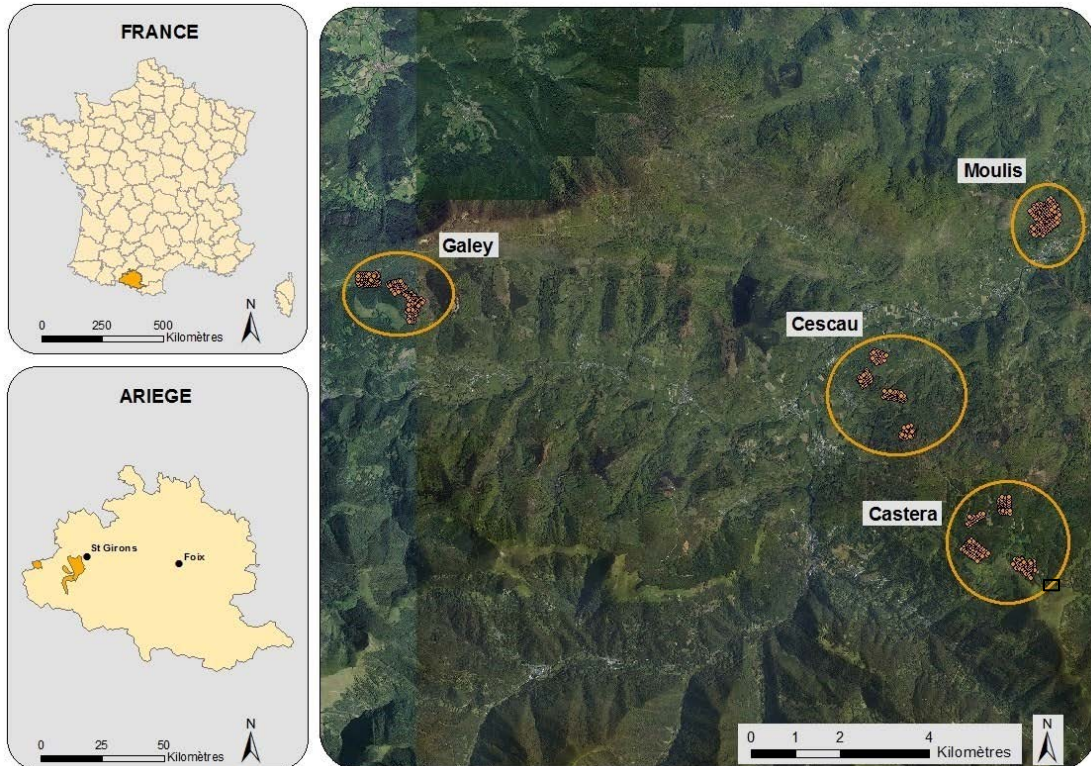


Figure 1 : Localisation des sites d'étude dans les Pyrénées.

Chaque année depuis 2011, l'équipe SIEVE (Social Interactions, Environmental Variation, and Evolution) de la Station écologique théorique et expérimentale de Moulis CNRS dirigée par Alexis CHAINE, effectue un suivi des populations de mésanges en hiver et au printemps. Dans cette étude nous nous intéresserons à la période de reproduction et aux captures effectuées d'avril à juillet. Les sites étudiés se situent sur un gradient altitudinal allant de 500 à 1400m sur 4 sites situés dans les Pyrénées Ariégeoises dans une zone d'un rayon de 14km environ (Figure 1). Les sites ont une constitution végétale différente selon leur altitude, et sont caractérisés par des milieux ouverts, semi-ouverts, ou fermés. Dans un premier temps, le site de Moulis ($42^{\circ}58'08.75''N/1^{\circ}05'31.17''E$) ayant la plus basse altitude d'environ 530 m, est caractérisé par une forêt dense, et plurispécifique, à dominance de feuillus. On y trouve du Chêne (*Quercus L.*), Frêne (*Fraxinus L.*), Acacia (*Robinia pseudoacacia*), Noisetier (*Corylus L.*), Marronnier (*Aesculus hippocastanum*), et une grande diversité d'arbustes, ainsi que quelques prairies servant de pâturage au printemps. On trouve ensuite le site de Cescou ($42^{\circ}56'02.48''N/1^{\circ}03'02.74''E$), séparé en 5 sous-sites selon leur altitude allant de 600 à 1000 m. En basse altitude, le site est semi-ouvert et majoritairement constitué de feuillus ainsi que de prairies. La forêt se désépaissit en montant en altitude et devient mixte avec une dominance de Hêtre (*Fagus sylvatica*). Le site de Galey ($42^{\circ}57'00.91''N/00^{\circ}54'56.76''E$), situé dans une autre vallée à environ 1000 m est lui aussi constitué d'une forêt mixte et semi-ouverte, comptant peu d'arbustes

et peu de couverture végétale au sol. Et enfin, la forêt du site du Tuc de Castera (42°54'09.88"N/1°04'37.73"E) situé à environ 1400m d'altitude est constituée presque exclusivement de Hêtres et différents conifères comme le Pin ou Sapin (*Pinus & Abies*). La forêt est dite « ouverte » et est fragmentée par de grands pâturages. Chaque site compte en moyenne 150 nichoirs composé d'un mélange de bois et béton (2M – entrée Ø 32 mm ; Schwegler, Schorndorf, Germany ; Annexe 1), tous séparés par une distance de 50 m, car le territoire des mésanges bleues s'étend en moyenne sur 50 m autour du nid et 150m chez les mésanges charbonnières (Greenwood 1979).

c. Bague et suivi de la nidification

La nidification des mésanges a été suivie chaque année depuis 2011 pendant la période de reproduction d'avril à juillet. Différentes phases ont été identifiées : la fabrication du nid, la ponte, l'incubation, l'éclosion, « l'élevage », et enfin l'envol. L'espèce est identifiée dès la fabrication du nid ou lors de la ponte, ainsi que, si possible, la combinaison de couleur des bagues afin d'identifier et estimer le nombre d'oiseaux déjà bagués.



Figure 2 : Exemple d'un code couleur d'une mésange bleue, TGBM (Patte gauche : PitTag green, patte droite : bague bleue puis métal

Les parents des nichoirs occupés sont capturés à l'aide d'un piège se déclenchant lors de l'entrée d'un des oiseaux (Annexe 1). Les adultes de mésanges bleues sont capturés entre les jours 11 et 16. Si la capture des 2 parents n'est pas effectuée dans ces délais la donnée sera indiquée comme nulle ou retrouvée grâce au code couleur si l'oiseau est identifié. Une fois piégé, l'oiseau est identifié et annoté comme « recapture » s'il est déjà bagué, ou comme « nouvel individu ». Le baguage est constitué d'une bague métallique à code unique de 7 chiffres, associée à une bague couleur et à une puce électronique colorée dont le code est aussi unique (PIT tag) ; l'ensemble permettant d'associer chaque oiseau à une combinaison de couleurs qui lui est propre (Figure 2). Le sexe (mâle/femelle) et l'âge (juvénile d'un an/adulte de plus d'un an) des individus sont ensuite déterminés, des mesures morphologiques et

de masse sont prises, ainsi qu'un échantillon de sang, avant de relâcher l'oiseau près de son nid (Annexe 3). Les poussins sont également bagués avec une bague métallique et une de couleur sur une de leur patte. Le baguage des poussins s'effectue entre le jour 12 et 15 pour chacune des espèces afin que leur tarse soit suffisamment développé pour ne pas perdre les bagues et ne pas les blesser. Les permis de baguage sont ceux délivrés à Alexis Chaine par le centre français de gestion

du baguage (CRBPO; n°13619) et les permis d'expérimentation animale ceux délivrés par le département de l'Ariège (Préfecture de l'Ariège, Protection des Populations, n°A09-4) et la région Midi-Pyrénées (DIREN, n°2012-07).

d. Analyses statistiques

Les données utilisées ont été collectées entre 2013 et 2017. Elles ont été analysées via le logiciel de statistiques R 3.3.1. ainsi qu'Excel 2016. Les tests ont été adaptés selon la normalité des données ainsi que la distribution des valeurs. Un modèle suivant une loi binomiale a été utilisé afin de connaître l'effet des paramètres sexe, âge, altitude, année et espèce sur la probabilité de retour ou non des mésanges sur leur site de reproduction (avec 0 : hors-site, 1 : sur site). Puis un modèle suivant une loi normale a été utilisé afin de tester les mêmes paramètres sur la distance de dispersion au sein du site. Le seuil de confiance utilisé est de 5%. Chacun des modèles a aussi été utilisé pour voir le lien entre deux paramètres (Sexe*Age et Sexe*Altitude).

Le retour des individus au site de nidification de l'année précédente a été défini par une distance arbitraire de 300 m, rayon pour lequel l'oiseau sort du site d'étude considéré. Les catégories de distance ont été choisies afin de respecter le rayon du territoire des mésanges tous les 50m. Les catégories d'altitude ont été choisies comme suit : basse (400 à 600m), moyenne (600 à 900m), et haute (>900).

III. RESULTATS

a. Effets de différents paramètres sur la fidélité du site de reproduction/naissance

Tableau 1 : Résultats du modèle binomial testant l'effet des paramètres Altitude, âge, sexe, année et espèce sur la variable binomiale de retour (1) ou non (0) sur le site d'un rayon de 300m.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	7.558e+02	4.527e+02	1.670	0.0950 .
Altitude	-2.003e-03	9.623e-04	-2.081	0.0374 *
AgeJU	-2.500e+00	5.085e-01	-4.917	8.8e-07 ***
SexM	-4.665e-01	4.857e-01	-0.960	0.3368
Année	-3.729e-01	2.245e-01	-1.661	0.0968 .
EspèceGreat	-6.118e-01	5.550e-01	-1.102	0.2703

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la dispersion de reproduction sur ou en dehors de site. D'après le modèle, l'âge influence significativement la dispersion des individus (Tableau 1). Cet effet peut être observé sur la figure 3 où les adultes semblent être concentrés à

l'intérieur du cercle d'un rayon de 300 m et également proche du point représentant le nid. La dispersion des juvéniles est plus sporadique et en dehors du site d'étude. De plus les paramètres sexe, année, et espèces n'influencent pas cette dispersion et seront à l'avenir enlevés des modèles.

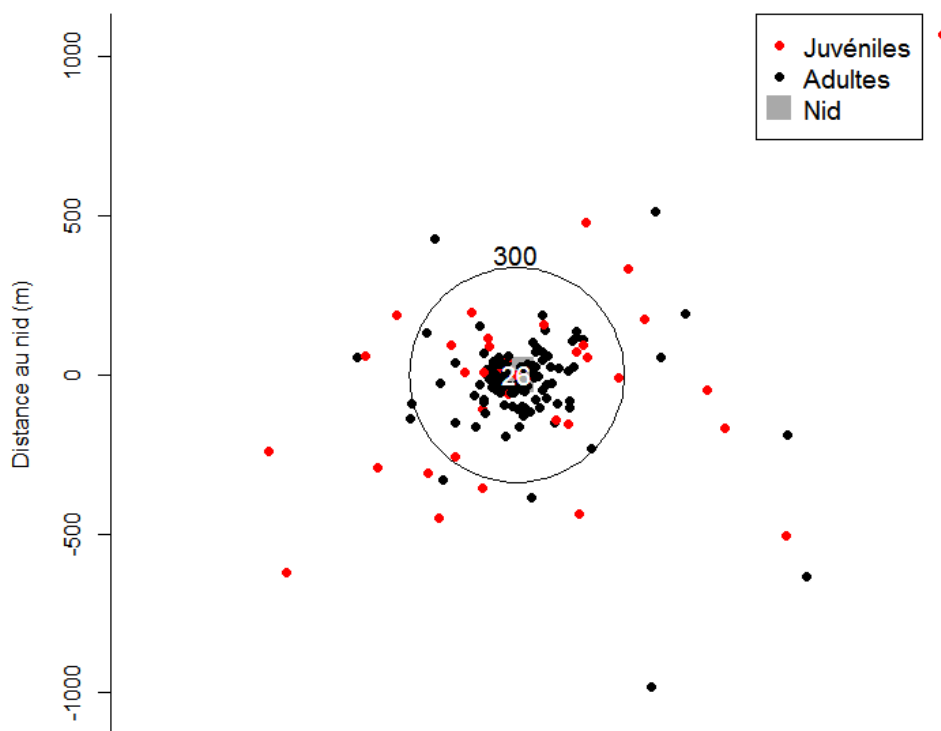


Figure 3 : Distance (x=y) entre le nid de la première année de capture et celui de recapture aux années suivantes pour les adultes (cercle plein noir) et juvéniles (cercle plein rouge), chaque point représente un individu. Nombre en noir indique le rayon du cercles, et le nombre en blanc représente le nombre d'individus retrouvés au nichoir exact. Les individus ayant une distance de dispersion supérieure à 2km ont été enlevés des représentations graphiques limitées par une plus petite échelle pour des raisons visuelles.

b. Dispersion des individus au sein du site

Tableau 2 : Résultats du modèle normal testant l'effet des paramètres altitude et âge sur la variable continue de distance de dispersion au sein du site.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	111.61171	17.49693	6.379	3.95e-09***
AgeJU	52.12693	14.56205	3.580	0.000507***
Alt	-0.02309	0.02516	-0.917	0.360828

D'après le modèle, l'âge influence significativement la dispersion des individus au sein du site (Tableau 2). Après avoir vu que d'avantage d'adultes étaient retournés sur leur site de reproduction, nous pouvons voir leur répartition au sein de ces 300 m. Nous pouvons voir que davantage d'adultes se retrouvent très proche du nid dont 25 adultes sur 26 individus retrouvés au nid exact de l'année précédente (Figure 4). En regardant de plus près la proportion des adultes selon la catégorie des distances au nid, nous remarquons que la proportion d'adultes diminue plus la distance augmente (Figure 5). Cette proportion est nettement plus élevée aux alentours du nid, près des 2/3 des

individus ont été recapturés dans un rayon de 100 m l'année suivant la première année connue de reproduction. La proportion entre les adultes et les juvéniles dans les différentes catégories de distance est significativement différente (X-squared = 60.831, df = 18, p-value = 1.501e-06***).

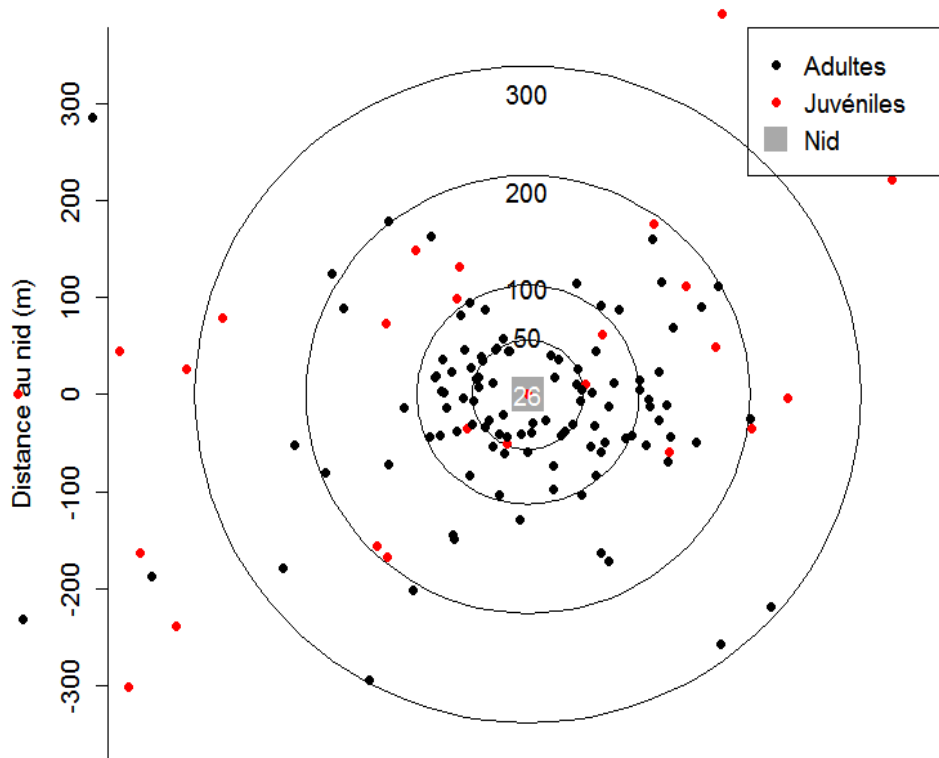


Figure 4 : Distance (x=y) entre le nid de la première année de capture et celui de recapture aux années suivantes au sein du site d'étude pour les adultes (cercle plein noir) et juvéniles (cercle plein rouge), chaque point représente un individu. Nombre en noir indique le rayon des cercles, et le nombre en blanc représente le nombre d'individus retrouvés au nichoir exact. Les individus ayant une distance de dispersion supérieure à 2km ont été enlevés des représentations graphiques limitées par une plus petite échelle pour des raisons visuelles.

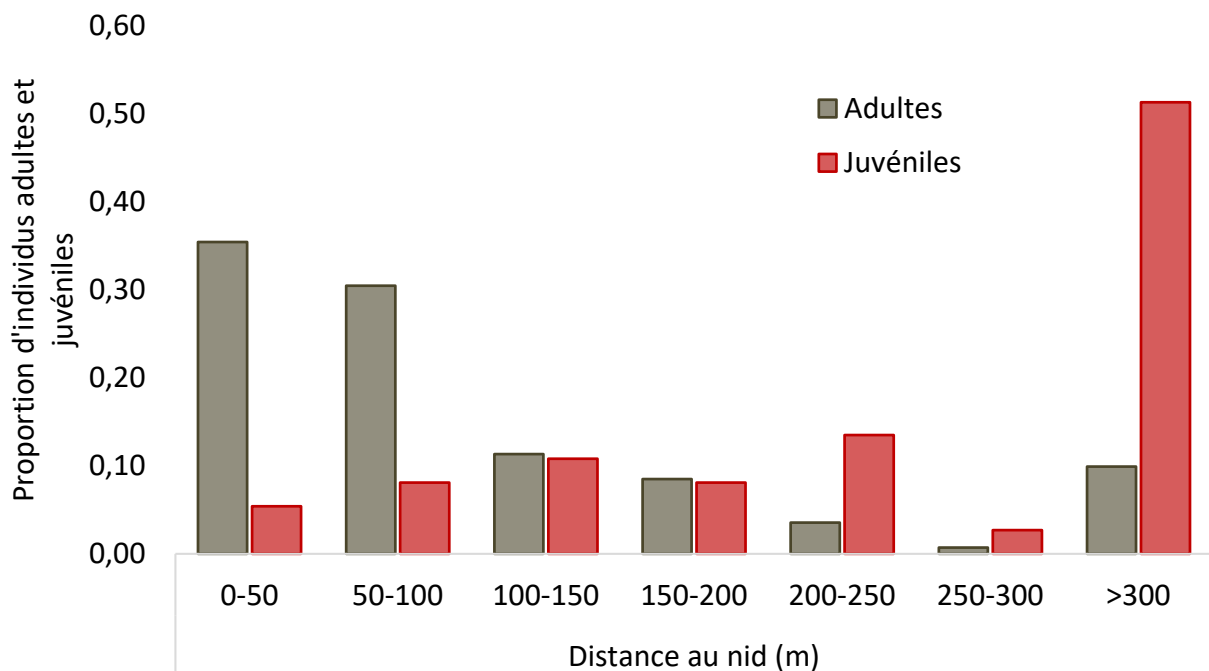


Figure 5 : Histogramme de la proportion d'adultes et de juvéniles (Adultes N=141, juvéniles N=37)

c. Effet de l'altitude sur la dispersion

Tableau 3 : Résultats du modèle binomial testant l'effet des paramètres Altitude et âge sur la variable binomiale de retour (1) ou non (0) sur le site d'un rayon de 300m.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	4.019412	0.719912	5.583	2.36e-08***
Altitude	-0.002569	0.000873	-2.943	0.00326**
AgeJU	-2.424285	0.465135	-5.212	1.87e-07***

Nous avons constaté un effet de l'âge sur la dispersion des mésanges, nous avons ensuite regardé l'effet de l'altitude au sein et à l'extérieur du site. D'après le modèle binomial de la présence ou non sur le site d'étude, l'altitude est significativement un facteur influençant le déplacement des mésanges (Tableau 3). A l'inverse, au sein du site l'altitude n'a pas d'influence (Tableau 2). La figure 6 permet de visualiser cette tendance, les individus semblent disperser moins loin lorsqu'ils sont en basse altitude que lorsqu'ils sont en haute. Nous avons ensuite testé l'effet de cette altitude en interaction avec l'âge et il s'est avéré non significatif dans les deux modèles.

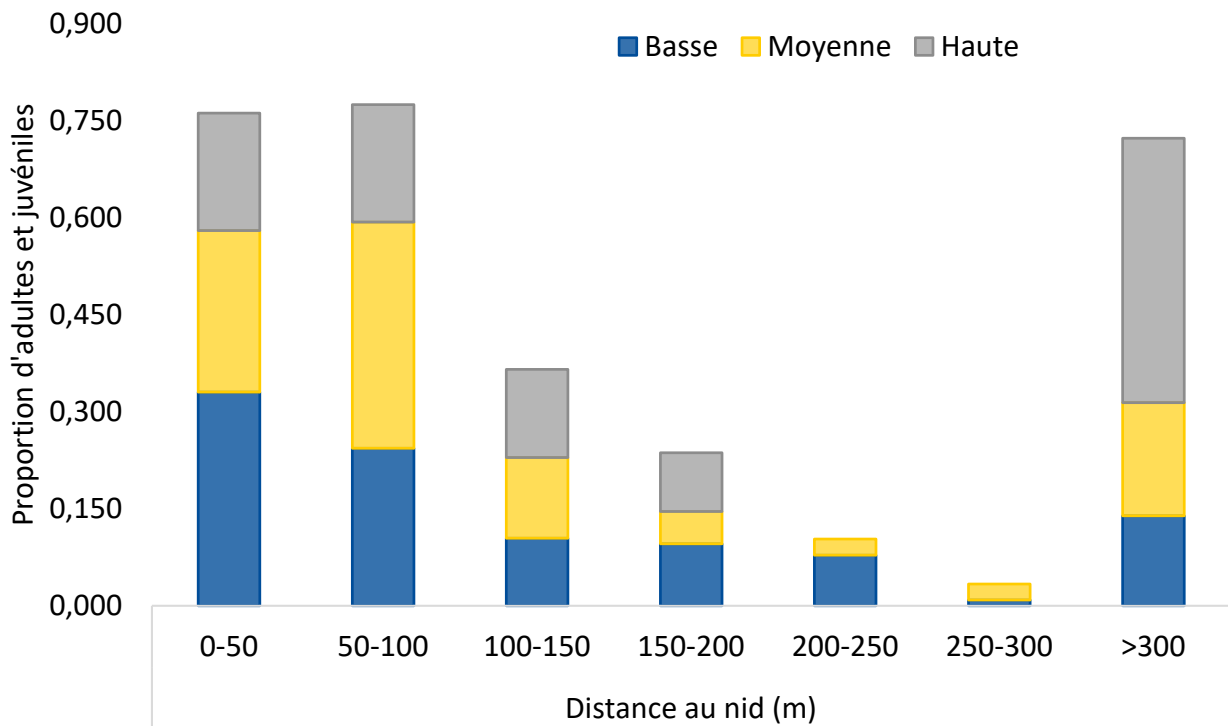


Figure 6 : Histogramme des proportions de mésanges répartis sur les différentes altitudes selon la catégorie de distance au nid. Individus en basse altitude N=115, moyenne N=41, et haute N=22.

IV. DISCUSSION

Comme dit précédemment, les causes et conséquences des deux types de dispersion ne sont pas régi par les mêmes paramètres. Ces paramètres peuvent être biotiques ou abiotiques et tous deux influencent la dispersion. Dans cette étude, nous avons pu constater que l'âge et l'altitude étaient deux des paramètres influençant la dispersion des individus. En revanche, aucun effet du sexe, de l'année, et de l'espèces n'a pu être observé. Le fait de revenir sur le site de naissance et/ou reproduction peut avoir un avantage. En effet, la familiarité du site permet de connaître les sites de nourriture les plus abondants et donc réduire le temps de fourragement, conservant ainsi de l'énergie. De plus, savoir où se trouve les refuges contre les prédateurs va permettre d'augmenter la *fitness* du parent et indirectement celle de sa portée. Additionnellement, il est plus facile de revenir sur le site de naissance pour s'y reproduire car (1) le territoire est connu et donc se défend plus facilement, l'individu connaît la présence de prédateurs, et la recherche de nourriture y est plus simple, et (2) les oiseaux des nids voisins ont plus de chance d'être des apparentés et donc potentiellement plus moins hostiles. (Greenwood 1980, Waser & Jones 1983).

L'âge est un facteur essentiel à prendre en compte lors de l'étude de la dispersion. Cette différence de dispersion selon l'âge est typiquement observée chez de nombreuses autres espèces (Brooke 1978 ; Darley *et al.* 1977 ; Lenington & Mace 1975) et a bien été observée dans notre population de mésanges. En effet, la dispersion natale est généralement plus importante que la dispersion de reproduction (Clobert *et al.* 2009). D'après l'étude de Weatherhead & Forbes (1994), sur la dispersion des Passereaux, une plus grande proportion de jeunes se reproduisent près de leur lieu de naissance. Nos observations ont aussi confirmé le fait que les adultes revenaient plus souvent sur leur site de reproduction de l'année précédente, et plus particulièrement dans un rayon de 100 m. Cette particularité de revenir dans un rayon proche de celui de son territoire a pu également être observée chez le Merle d'Amérique (*T. migratorius*) par Farner (1945). Cette observation doit néanmoins prendre en compte le fait que la survie des juvéniles est très basse comparée à celle d'un adulte, il est donc raisonnable de dire que la proportion plus faible de juvéniles revenant au nid est aussi due à leur *fitness*.

Après avoir montré que l'âge était un facteur dans la dispersion nous nous sommes intéressés de savoir si le sexe l'était également. Il a été montré que le sexe était un des facteurs influençant le déplacement des oiseaux, avec une tendance pour les femelles de disperser davantage que les mâles (Haartmann 1949 ; Delius 1965 ; Catchpole 1972, Greenwood et Harvey 1976). Cependant, cette tendance n'est vraie que lorsque d'autres paramètres discutés plus bas

sont en causes. Notre étude n'a montré aucune différence de fidélité au site de reproduction/naissance entre les mâles et les femelles, ce résultat suit la même tendance que celle observée chez l'Alouette des champs (*Alauda arvensis*, Delius 1965) ainsi que les études faites sur les Merles et Grives musiciennes (Farner 1945 ; Werth 1947).

La dispersion sexuelle va donc être impactée par des facteurs tels que le succès de la ponte, la prédation, et le choix du partenaire. Premièrement, le succès de la ponte va influencer les individus à revenir sur le site si celle-ci est réussie, et plus particulièrement au nichoir exact (Harvey, Greenwood & Perrins 1979). En revanche lorsque celle-ci n'est pas viable ou prédatée, les parents ont tendance à disperser davantage à la prochaine période de reproduction, les femelles allant plus loin que les mâles. Certaines études ont pu mettre en lumière le fait qu'un couple ayant « raté » son année de reproduction ira nicher plus loin la seconde année, de même pour une seconde tentative au sein de la même année de reproduction (Harvey, Greenwood & Perrins 1979). Le choix du partenaire est également un paramètre à prendre en compte, en effet un « divorce » va entraîner une dispersion pour les parents, et davantage chez les femelles. Chez les mésanges charbonnières, Harvey *et al.* (1979) ont observé que seulement 34% des femelles reviennent dans un rayon de 100 m après un divorce contrairement à 74% des mâles. Dans le cas de la mort ou absence du partenaire de l'année précédente, les deux sexes ont tendance à revenir sur le site même, et parfois s'installent au même nid avec leur nouveau partenaire (Harvey, Greenwood & Perrins 1979). Pendant la première année de reproduction chez les juvéniles, le choix du partenaire peut avoir une influence sur la dispersion natale, les individus pouvant être amenés à disperser plus loin afin de trouver un partenaire de reproduction.

C'est alors que la question de la consanguinité se pose. En effet les juvéniles des deux sexes d'un même nid semblent disperser de façon équivalente, et il est donc probable qu'ils se retrouvent proches les uns des autres (Matthysen *et al.* 2005). La différence de dispersion des sexes a souvent été considérée comme une réponse évolutive au phénomène de consanguinité (Williams 1966). Or si les deux sexes dispersent autant à la naissance alors d'autres facteurs que l'évitement de la consanguinité doit être la raison de cette dispersion sexuelle, comme par exemple la compétition intra spécifique ou le choix de l'habitat.

Effectivement, la compétition intra spécifique est une cause de dispersion pour de nombreuses espèces ((Harvey, Greenwood & Perrins 1979 ; North & Ovaskainen 2007 ; Moore & Ali 1984). Les juvéniles sont souvent moins forts et moins expérimentés et vont donc disperser davantage afin d'éviter la compétition ou attendre l'année suivante pour se reproduire et posséder un meilleur environnement de reproduction (Gauthreaux 1978). Cela pourrait être une des raisons

pour lesquelles les juvéniles vont disperser loin pendant leur première année, potentiellement sur leur site de naissance, puis trouver un meilleur environnement la seconde année dans laquelle ils resteront les années suivantes. Ceci a été observé pour plusieurs de nos individus. De plus, les sites de forte densité de population observent généralement une dispersion plus élevée (Myers & Krebs 1971), ce qui ne devrait pas être le cas dans notre étude puisqu'aucun des sites n'est saturé.

Tous ces paramètres sont à prendre en compte lorsque la dispersion est étudiée. Mais qu'en va-t-il des paramètres liés à l'environnement de l'espèce ? Nous avons vu précédemment que le choix du lieu de reproduction était décisif, de nombreux facteurs pouvant influencer la qualité de l'environnement et donc le choix des individus. Notre étude a notamment montré l'effet du gradient altitudinal sur la dispersion des mésanges. La dispersion était significativement plus élevée en haute altitude, et n'était pas en relation avec l'âge. Cette plus grande dispersion peut être expliquée par le fait que les conditions en haute altitude étant plus difficile, il est aussi compliqué de trouver un site favorable à la reproduction. Les individus vont alors chercher à habitat plus propice plus loin. En effet, des paramètres comme la température, l'intensité lumineuse, la diversité de végétation et densité de nourriture varient fortement le long d'une montagne (Lhotellier 2005 ; Jalut *et al.* 1996 ; Martin 1992), et peuvent en faire un environnement de mauvaise qualité. Tout d'abord les variations de température en haute altitude sont plus fortes qu'en basse, et les moyennes plus froides (perte d'environ 1°C tous les 100m d'altitude). Or, les chutes de température ont des effets néfastes sur les mésanges, elles doivent utiliser beaucoup plus d'énergie afin de maintenir leur température corporelle ainsi que celle de leurs œufs ou poussins (Haftorn & Reinertsen 1985). Les variations de températures sont aussi coûteuses pour les mésanges car celles-ci pondent au moment où les températures sont optimales (Perrins & McCleery 1989). Toutefois, si cette période est seulement de courte durée les mésanges auront investi beaucoup d'énergie dans la ponte qui ne sera pas fructueuse. Et puisque le succès de reproduction est l'un des critères de dispersion, cela pourrait expliquer le fait que les individus dispersent davantage en haute altitude. La température à l'intérieur du nid est également influencée par le taux de lumière directe reçue par le nichoir. Nous avons pu personnellement constater que les nichoirs situés en périphérie d'une prairie et recevant une forte dose lumineuse était plus souvent occupé que d'autres nichoirs en forêt. Nous pouvons supposer que la température à l'intérieur du nid étant entretenue par la lumière la femelle utiliserait moins d'énergie pendant l'incubation. Or cette intensité lumineuse est plus élevée en haute altitude et pourrait contrebalancer certains aspects négatifs de cet environnement (Hille & Cooper 2015). D'autres aspects comme de plus faibles taux de compétition intra spécifique et prédation peuvent

aussi influencer les oiseaux à nicher en haute altitude. Cependant la densité de nourriture y est également plus faible. La recherche de nourriture doit se faire sur une plus grande distance et coûterait plus d'énergie aux parents. Cette baisse de densité de nourriture pourrait expliquer pourquoi les oiseaux dispersent davantage l'année suivante afin de trouver un site plus adapté.

Nous avons pu voir que les caractéristiques environnementales et interspécifiques pouvaient influencer la dispersion des individus. Mais qu'en est-il des différences comportementales inter-individuelles ? De plus en plus d'études s'intéressent à savoir si la personnalité influence ce syndrome de dispersion, et si cette personnalité serait en relation avec l'âge de l'individu. En effet, puisque l'âge semble avoir un rôle très important dans la dispersion, celui-ci ne serait-il pas régi par autre chose qu'un mécanisme interne instinctif mais plutôt par la personnalité de chaque individu ? Une étude de Dingemanse *et al.* (2003) a mis en avant l'effet des parents sur le caractère exploratoire des poussins, les descendants de parents explorateurs dispersant davantage. De plus un individu immigrant explorerait plus rapidement que les oiseaux nés sur le site, et donc disperserait plus loin (Quinn *et al.* 2011). Cela suggère que le comportement des parents influence la dispersion natale des descendants, via les soins parentaux. Puisque la personnalité a une base génétique, cela laisse supposer que les génotypes ont une incidence sur la distance de dispersion. Par conséquent, cela aurait de fortes conséquences sur la structuration génétique des métapopulations (Roff & Fairbairn 2001 ; Whitlock 2001).

Paramètres extérieurs à l'étude impactant potentiellement les résultats et l'effort d'échantillonnage

Plusieurs paramètres concernant l'effort de capture peuvent jouer un rôle sur l'élaboration de la base de données. En effet, un individu non recapturé n'est pas forcément un individu qui n'est pas revenu sur son site de naissance ou nidification. Nous pouvons avoir des difficultés de captures ou d'identification des oiseaux. Lorsque l'oiseau n'est pas recapturé d'une année sur l'autre cela peut être due à d'autres paramètres, comme la survie des individus, la confection d'un nid naturel, ou encore le fait de ne pas trouver un partenaire de reproduction. Effectivement, d'une année sur l'autre le succès de capture n'est pas le même, il en est ainsi au sein même des sites. Les mésanges charbonnières ayant un territoire plus grand elles sont souvent plus au courant de la présence d'un humain sur leur territoire et seront hésitante à entrer dans leur nichoir. De même, les mésanges bleues sont de nature plus craintives et donc hésitante à entrer dans leur nid si elles ont entendu des cris d'alerte ou aperçu le piège.

Les oiseaux peuvent également être retournés sur leur lieu de reproduction ou de naissance mais se s'étant pas appareillées, ils n'ont donc pas été capturés. C'est particulièrement le cas chez les juvéniles qui sont en compétition avec des adultes dominants lors de leur première reproduction. Cela pourrait expliquer le fait qu'un individu ait été bagué au nid puis recapturé 2 ans seulement après, l'individu n'ayant possiblement pas réussi à se reproduire pendant sa première année.

CONCLUSION

Les résultats sont globalement en accord avec la littérature. Notre étude a mise en évidence l'effet de l'âge ainsi que de l'altitude sur la dispersion de reproduction et natale. Des différences entre sexes n'ont pas pu être observés ici mais aucun des paramètres influençant cette dispersion n'a été inclus dans notre étude. Nous pouvons conclure que les mésanges bleues et charbonnières font partie des oiseaux philopatrics, fidèles à leur site de reproduction et/ou naissance, au même titre que le Merle, la Grive musicienne, l'Hirondelle, etc.

V. BIBLIOGRAPHIE

- Badyaev, A. V.** (1997) Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia*, 111(3), 365-374.
- Balen, J. V.** (1973) A Comparative Study of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats. *Ardea*, 61(1-2), 1-93.
- Banbura, J., Lambrechts, M. M., Blondel, J., Perret, P., & Cartan-Son, M.** (1999). Food handling time of blue tit chicks: constraints and adaptation to different prey types. *Journal of Avian Biology*, 263-270.
- Barba, E., LÓPEZ, J. A., & GIL-DELGADO, J. A.** (1996). Prey preparation by adult Great Tits *Parus major* feeding nestlings. *Ibis*, 138(3), 532-538.
- Berven, K. A.** (1982) The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution*, 962-983.
- Betts, M. M.** (1955) The food of titmice in oak woodland. *The Journal of Animal Ecology*, 282-323.
- Boulinier, T., Mariette, M., Doligez, B., Danchin, É.** (2008) Choosing where to breed: breeding habitat choice. In É. Danchin, L.-A. Giraldeau, F. Cézilly (Eds.), *Behavioral Ecology*, 282-321. Oxford University Press.
- Brooke, M.** (1978). The dispersal of female Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*. *Ibis*, 120(4), 545-551.
- Catchpole, C. K.** (1972). A comparative study of territory in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and sedge warbler (*A. schoenobaenus*). *Journal of Zoology*, 166(2), 213-231.
- Clouet, M.** (1996) Variation de la ponte des mésanges et altitude dans les Pyrénées. *Alauda*, 64(2), 159-164.
- Cody, M. L.**, (1968). Habitat selection and interspecific interactions among sylviid warblers in England and Sweden. *Ecological Monographs* 1978, 351-396.
- Danchin, É., Giraldeau, L. A., & Cézilly, F.** (2005) *Écologie comportementale : cours et questions de réflexion*. Dunod.
- Darley, J. A., Scott, D. M., & Taylor, N. K.** (1977). Effects of age, sex, and breeding success on site fidelity of Gray Catbirds. *Bird-banding*, 48(2), 145-151.

- Delius, J. D.** (1965). A population study of skylarks *Alauda arvensis*. *Ibis*, 107(4), 466-492.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., & Drent, P. J.** (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1516), 741-747.
- Farner, D. S.** (1945) The return of robins to their birthplaces. *Bird-Banding*, 16(3), 81-99.
- Fuller, R. J.** (2012). *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*. Cambridge University Press.
- Gauthreaux Jr, S. A.** (1978). The ecological significance of behavioral dominance. In *Social Behavior* (pp. 17-54). Springer US.
- Greenwood, P. J.** (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour*, 28(4), 1140-1162.
- Greenwood, P. J., Harvey, P. H., & Perrins, C. M.** (1979) The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *The Journal of Animal Ecology*, 123-142.
- Gibb, J. A., & Betts, M. M.** (1963). Food and food supply of nestling tits (*Paridae*) in Breckland pine. *The Journal of Animal Ecology*, 489-533.
- Gibb, J. A.** (1955). Feeding rates of great tits. *British Birds*, 48, 49-58.
- Haartmann, L. von.** (1949). Der Trauerfliegenschnäpper I ortstreue und rassenbildung. *Acta Zoologica Fennica*, 56, 1-104.
- Haftorn, S., & Reinertsen, R. E.** (1985). The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*). *The Auk*, 470-478.
- Harvey, P. H., Greenwood, P. J., & Perrins, C. M.** (1979). Breeding area fidelity of Great Tits (*Parus major*). *The Journal of Animal Ecology*, 305-313.
- Hille, S. M., & Cooper, C. B.** (2015). Elevational trends in life histories: revising the pace-of-life framework. *Biological Reviews*, 90(1), 204-213.
- Hodkinson, I. D.** (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80(3), 489-513.
- Howard, W. E.** (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 152-161.

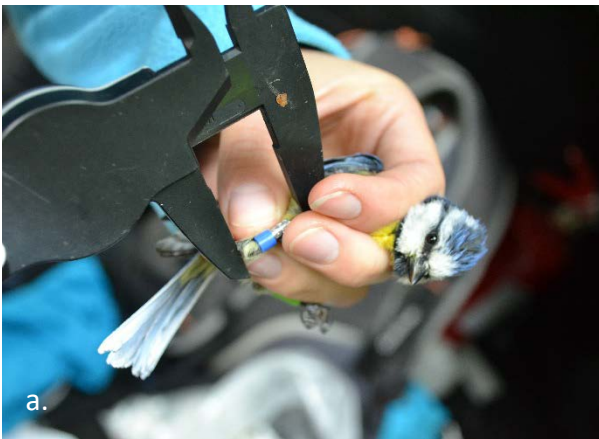
- Jalut, G., Aubert, S., Galop, D., Fontugne, M., & Belet, J. M.** (1996). Type regions F-zg and Fr, the northern slope of the Pyrenees.
- Kendeich, S. G. and Baldwin, S. P.** (1937). Factors affecting yearly abundance of passerine birds. *Ecol. Monog.*, 7: 91-124.
- Kluijver, H. N.** (1933) Bijdrage tot de biologie en de ecologie van de spreeuw (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) gedurende zijn voortplantingstijd. *Verslagen en Mededeelingen van de Plantenziektenkundigen Dienst te Wageningen*, No 69, p 145.
- Kluijver, H. N.** (1935) Waarnemingen over de levenswijze van den spreeuw (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) met behulp van geringde individuen. *Ardea*, 24, p 133-166.
- Lenington, S., & Mace, T.** (1975). Mate fidelity and nesting site tenacity in the Killdeer. *The Auk*, 149-151.
- Lhotellier, R.** (2005). Spatialisation des températures en zone de montagne alpine. *Les risques liés au temps et au climat*, 367.
- MacCracken, J. G., Ballenberghe, V. V., & Peek, J. M.** (1993) Use of aquatic plants by moose: sodium hunger or foraging efficiency? *Canadian Journal of Zoology*, 71(12), 2345-2351.
- Martin TE.** (1992) Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Curr Ornithol* 9:163-197
- Martin L. Cody** (1974) Competition and structure of bird communities. *Monographs in population biology*. Princeton university press. Volume 7.
- Matthysen, E., Van de Castele, T., & Adriaensen, F.** (2005) Do sibling tits (*Parus major*, *P. caeruleus*) disperse over similar distances and in similar directions? *Oecologia*, 143(2), 301-307.
- Moore, J., & Ali, R.** (1984). Are dispersal and inbreeding avoidance related?. *Animal Behaviour*, 32(1), 94-112.
- Myers, J. H., & Krebs, C. J.** (1971). Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*. *Ecological Monographs*, 41(1), 53-78.
- North, A., & Ovaskainen, O.** (2007). Interactions between dispersal, competition, and landscape heterogeneity. *Oikos*, 116(7), 1106-1119.

- Olioso, G.** (2004). Les mésanges : description, répartition, habitat, mœurs, observation. *Delachaux et Niestlé*. Les sentiers du naturaliste. 184.
- Perrins, C. M., & McCleery, R. H.** (1989). Laying dates and clutch size in the great tit. *The Wilson Bulletin*, 236-253.
- Price J.B.** (1936). The family relations of the Plain Titmouse. *Condor*, 38:23-28.
- Quinn, J. L., Cole, E. F., Patrick, S. C., & Sheldon, B. C.** (2011). Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology*, 80(5), 918-928.
- Schenk, J.** (1910). Bericht über Vogelmarkierungen im Jahre 1910. *Aquila*, 17: 219-257.
- Schenk, J.** (1927). Siedlungsverhältnisse einiger Vögel der paläarktischen Fauna. *Xe Congrès Internation de Zoologie, Sect. VIII*: 1387-1401.
- Schenk, J.** (1929). Az 1926-27 évi Magyar madárjelölések. *Aquila*, 34/35: 46-53.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R.** (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Vilks, K. and von Transehe, N.** (1933) Ergebnisse der Beringung von Staren (*Sturnus vulgaris*) in Lettland. *Vogelzugl*, 4, p 113-118.
- Waser, P. M., & Jones, W. T.** (1983). Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 58(3), 355-390.
- Weatherhead, P. J., & Forbes, M. R.** (1994). Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences?. *Behavioral Ecology*, 5(4), 426-433.
- Werth, I. R. E. N. E.** (1947) The tendency of Blackbird and Song-Thrush to breed in their birthplaces. *British Birds*, 40, 328-330.
- Williams, G. C., & Burt, A.** (1997). *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, 307.

VI. ANNEXES



Annexe 1 : (a) Nichoir (2M – entrée \varnothing 32 mm) ; (b) Piège bloquant l'entrée du nichoir lorsque déclenché



Annexe 3 : Mesures morphologiques (a) tarse, (b) longueur de tête, (c) longueur d'aile, et (d) baguage

RÉSUMÉ

La dispersion est l'une des composantes les plus importantes en écologie. Cependant la dispersion de reproduction et natale est gouvernée par des causes différentes. Nous avons étudié les effets de l'âge, du sexe, de l'espèce et de l'altitude sur cette dispersion. L'âge et l'altitude se sont révélés être des facteurs influençant significativement la dispersion. Les juvéniles ayant survécu à leur première année ont une tendance à retourner sur leur site de naissance pour se reproduire. Cette tendance a été observée plus nettement chez les adultes. La dispersion en haute altitude s'est révélée être également plus marquée qu'en basse altitude. Cependant, aucun effet du sexe n'a été observé et tous deux revenaient sur le site à proportion égale, à la fois au sein des juvéniles qu'au sein des adultes.

Mot clé : dispersion de reproduction, dispersion natale, *Paridea*, gradient altitudinal

ABSTRACT

Dispersal is one of the most important components in Ecology. However, breeding and natal dispersal are caused by different factors. We studied the effects of age, sex, species, and altitude on this dispersion. Age and altitude have been factors that significantly influenced the dispersion. Breeder juveniles which survived their first year shown a tendency to return to their birth site to reproduce. This tendency had been observed remarkably in adults. In high altitude sites, birds dispersed further than in low altitude. However, the factor sex did not show any influence and both males and females came back to their reproduction/birth site with the same ratio.

Key words: breeding dispersal, natal dispersal, *Paridea*, altitudinal pressure