

La Mouette mélanocéphale (*Larus melanocephalus*) dans le Nord – Pas-de-Calais et en France : Etude de la migration, de l'hivernage et de la survie par le baguage.



Master 2 Recherche
Gestion et Evolution de la Biodiversité
2011-2012

Manon Ghislain

Encadrement :

Christophe Luczak

Emmanuelle Cam

Olivier Gimenez



Université
Lille1
Sciences et Technologies



REMERCIEMENTS

La première personne qui mérite d’être remerciée est Christophe Luczak, mon maître de stage, pour son encadrement, son investissement, pour m’avoir permis de réaliser ce stage et pour tout ce qu’il m’a appris depuis deux ans et continuera, j’espère, à m’apprendre.

Cet encadrement a été parfaitement complété par Emmanuelle Cam et Olivier Gimenez, que je remercie très chaleureusement pour leur accueil au CNRS de Montpellier et tous leurs enseignements précieux. Merci également à Ana Santz pour l’aide qu’elle m’a apporté là bas.

Ce stage n’aurait pu être réalisé sans la mise à disposition de la base données de Cap-Ornis Baguage, pour cela, merci à Camille Duponcheel et à tous les membres qui se sont investis dans le projet et ont fourni un travail remarquable de baguage de nos chères bêtes à plumes. Je remercie Cap-Ornis Baguage également pour les financements qui m’ont permis de passer trois semaines de mon stage à Montpellier.

Pour l’aide, les publications ou les données qu’ils ont pu me fournir, je me devais de remercier également Renaud Flamant, François Bouzendorf, Philippe Caruette (Parc du Marquenterre), Christophe Pin, Vincent Pilon (Eden62), Régis Marty, Alexandre Driencourt (Eden62),...

Merci à Jean-Michel Sauvage dit « la mouette » pour la photo de couverture.

Merci à mon Jul’, d’être toujours là pour moi, de m’avoir aidée et soutenue.

Enfin, merci de leurs collaborations à celles sans qui rien n’aurait été possible : 0A0, 0A1, 0A2, 0A3, 0A4, 0A5, 0A6, 0A7, 0A8, 0A9, 0C0, 0C1, 0C2, 0C3, 0C4, 0C5, 0C6, 0C7, 0C8, 0C9, 0E0, 0E1, 0E2, 0E3, 0E4, 0E5, 0E6, 0E7, 0E8, 0E9, 0H1, 0H2, 0H3, 0H4, 0H5, 0H7, 0J0, 0J1, 0J2, 0J3, 0J4, 0J5, 0J6, 0J7, 0J8, 0J9, 0K0, 0K1, 0K2, 0K3, 0K4, 0K5, 0K6, 0K7, 0K8, 0K9, 0L0, 0L1, 0L2, 0L3, 0L4, 0L7, 0L8, 0L9, 0M0, 0M1, 0M2, 0M3, 0M4, 0M5, 0M6, 0M7, 0M8, 0M9, 0N1, 0N2, 0N3, 0N4, 0N5, 0N7, 0P0, 0P1, 0P2, 0P3, 0P4, 0P6, 0P7, 0P8, 0P9, 0R0, 0R1, 0R2, 0R3, 0R4, 0R6, 0S0, 0S1, 0S2, 0S3, 0S4, 0S5, 0S7, 0T0, 0T1, 0T2, 0T3, 0T4, 0T5, 0T6, 0T7, 0T8, 0T9, 0V0, 0V1, 0V2, 0V3, 0V4, 0V5, 0V6, 0V7, 0V8, 0V9, 0X1, 0X2, 0X3, 0X4, 0X5, 0X7, 0Z1, 0Z2, 0Z3, 0Z4, 0Z5, 0Z7, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 149, 1A0, 1A1, 1A2, 1A3, 1A4, 1A5, 1A6, 1A7, 1A8, 1A9, 1C0, 1C1, 1C2, 1C3, 1C4, 1C5, 1C6, 1C7, 1C8, 1C9, 1E0, 1E1, 1E2, 1E3, 1E4, 1E5, 1E6, 1E7, 1E8, 1E9, 1H0, 1H1, 1H2, 1H3, 1H4, 1H5, 1H6, 1H7, 1H8, 1H9, 1J0, 1J1, 1J2, 1J3, 1J4, 1J5, 1J6, 1J7, 1J8, 1J9, 1K1, 1K3, 1K6, 1K8, 1K9, 1L0, 1L1, 1L2, 1L3, 1L4, 1L5, 1M0, 1M1, 1M2, 1M3, 1M4, 1M5, 1M6, 1M7, 1M8, 1M9, 1P0, 1P1, 1P2, 1P3, 1P4, 1P5, 1P6, 1P7, 1P8, 1P9, 1S0, 1S1, 1S2, 1S3, 1S4, 1S5, 1S6, 1S7, 1S8, 1S9, 1T0, 1T1, 1T2, 1T3, 1T4, 1T5, 1T6, 1T7, 1T8, 1T9, 1V0, 1V1, 1V2, 1V3, 1V4, 1V5, 1V6, 1V7, 1V8, 1V9, 1X0, 1X1, 1X2, 1X3, 1X4, 1X5, 1X6, 1X7, 1X9, 1Z0, 1Z1, 1Z2, 1Z3, 1Z4, 1Z5, 1Z6, 1Z7, 1Z8, 1Z9, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 2A0, 2A1, 2A2, 2A3, 2A4, 2A5, 2A6, 2A7, 2A8, 2A9, 2C0, 2C2, 2C3, 2C4, 2C5, 2C6, 2C7, 2C8, 2C9, 2E0, 2E1, 2E2, 2E3, 2E4, 2E5, 2E6, 2E7, 2E8, 2E9, 2H0, 2H1, 2H2, 2H3, 2H4, 2H5, 2H6, 2H7, 2H8, 2H9, 2J0, 2J2, 2J3, 2J4, 2J5, 2J6, 2J7, 2J8, 2J9, 2K0, 2K1, 2K2, 2K3, 2K4, 2K5, 2K6, 2K7, 2K8, 2K9, 2M0, 2M1, 2M2, 2M3, 2M4, 2N0, 2N1, 2N2, 2N3, 2N4, 2N5, 2N6, 2N7, 2N8, 2N9, 2P0, 2P1, 2P2, 2P3, 2P4, 2P5, 2P6, 2P7, 2P8, 2P9, 2S0, 2S1, 2S2, 2S3, 2S4, 2S5, 2S6, 2S7, 2S8, 2S9, 2T0, 2T1, 2T2, 2T3, 2T4, 2T5, 2T6, 2T7, 2T8, 2T9, 2V0, 2V1, 2V2, 2V3, 2V4, 2V5, 2V6, 2V7, 2V8, 2V9, 2X0, 2X1, 2X2, 2X3, 2X4, 2X5, 2X6, 2X7, 2X8, 2X9, 2Z0, 2Z1, 2Z2, 2Z3, 2Z4, 2Z5, 2Z6, 2Z7, 2Z8, 2Z9, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 3A0, 3A1, 3A2, 3A3, 3A4, 3A5, 3A6, 3A7, 3A8, 3A9, 3C0, 3C1, 3C2, 3C3, 3C4, 3C5, 3C6, 3C7, 3C8, 3C9, 3E0, 3E1, 3E2, 3E3, 3E4, 3E5, 3E6, 3E7, 3E8, 3E9, 3H0, 3H1, 3H2, 3H3, 3H4, 3H5,.....

SOMMAIRE

Introduction	3
Un programme de suivi des colonies françaises par le baguage.....	4
Objectifs du stage et questions posées.....	4
Matériel et méthodes	6
Suivi des colonies.....	6
Cycle annuel.....	7
Coordonnées géographiques.....	7
Partie 1 : Analyses basées sur les contrôles visuels.....	7
<i>Sélection des données</i>	7
<i>Tests de dispersion</i>	9
Partie 2 : Estimations des taux de survie et des mouvements migratoires basées sur les histoires des individus	9
<i>Codage des données</i>	9
<i>Modèle Arnason-Schwarz</i>	10
<i>Test d'ajustement</i>	10
<i>Paramètres testés et choix du modèle par sélection de modèle</i>	11
Résultats	12
PARTIE 1 : étude de la localisation des contrôles visuels en hiver	12
Latitudes d'hivernage en fonction de la colonie de naissance.....	12
Stratégies d'hivernage en fonction de la colonie de naissance.....	13
Particularités de l'hivernage des colonies Nord, Somme, Seine-et-Marne et Vendée.....	14
Âge-dépendance de la latitude d'hivernage.....	16
Âge-dépendance de la dispersion en hivernage.....	17
PARTIE 2 : étude des facteurs influençant le taux de survie, la probabilité de contrôle visuel et les mouvements migratoires	18
Choix du modèle.....	18
<i>Ajustement du modèle aux données</i>	18
<i>Facteurs influençant la probabilité de contrôle visuel</i>	18
<i>Facteurs influençant le taux de survie φ et la probabilité de transition T</i>	19
Variations de la probabilité de contrôle visuel.....	20
Mouvements migratoires.....	21
Relation entre l'âge et le taux de survie.....	22
Relation entre la stratégie d'hivernage et la survie.....	23
Discussion	24
Question 1 : Cycle annuel.....	24
Question 2 : Modèle de migration.....	25
Question 3 : Stratégie d'hivernage.....	27
Conclusion	30
Bibliographie	31

INTRODUCTION

Parmi les changements globaux rapides que nous connaissons actuellement, les modifications d'ordre climatique ont un impact sur la majorité des espèces animales ou végétales, changeant leur distribution ou leurs effectifs, pouvant même les condamner à l'extinction. On constate trois types de réponses des espèces à ces changements climatiques¹ :

- Un changement de distribution, pour se maintenir dans des conditions favorables ;
- Une évolution de l'espèce, pour s'adapter aux changements ;
- Une extinction de l'espèce.

Longtemps confinée aux marais des bords de la Mer Noire où elle fut même menacée d'extinction après la guerre (6200 couples en 1952)², la Mouette mélanocéphale (*Larus melanocephalus*, Linné 1758) a connu une explosion démographique depuis les années 1960-1970^{3 4} (336000 couples en 1983)⁵, induisant un phénomène d'expansion vers l'Ouest de l'Europe.

En France, ce Laridé* migrateur a ainsi niché pour la première fois en 1965 en Camargue⁶, mais c'est depuis 1981 qu'elle y niche régulièrement et en nombre croissant⁷. Dans le nord du pays, l'espèce niche dans le Pas-de-Calais pour la première fois en 1976, puis cette expansion s'étend le long de la côte Atlantique (Vendée en 1984, Charente-Maritime 1992, etc.) mais également à l'intérieur des terres (Maine-et-Loire 1986, Alsace 1995, etc.)^{7 4}.

Si le milieu Camarguais au bord de la mer Méditerranée semble assez proche de son aire d'origine, comment expliquer l'expansion si rapide de cette espèce le long des côtes Atlantiques, de la mer du Nord, de la Manche et à l'intérieur des terres en France? S'agit-il d'un simple changement de distribution, ou est-il associé à une adaptation de l'espèce à de nouvelles niches écologiques?

* Les Laridés sont des oiseaux palmipèdes de l'ordre des Charadriiformes, comprenant notamment les mouettes, les goélands, les sternes, ...

Un programme de suivi des colonies françaises par le baguage

Afin de comprendre l'expansion de cette espèce en France, un programme de baguage couleur agréé par le CRBPO (Centre de Recherches par le Bagueage des Populations d'Oiseaux) a été mis en place par C. Duponcheel et P. Ravel en 1991. Le baguage couleur et le contrôle visuel d'oiseaux d'âge connu vont permettre de déterminer les déplacements des Mouettes mélanocéphales, et aussi d'évaluer la dynamique de cette population.

Objectifs du stage et questions posées

Des programmes de baguage semblables ont déjà été mis en place dans d'autres pays d'Europe (Belgique, Pays-Bas, Allemagne, Italie, etc.), et ont permis d'étudier notamment la densité-dépendance⁸, la distribution⁵ ou encore la nidification⁵ de cette espèce. Cependant, jamais la base de données française n'a été exploitée, et l'étude des stratégies migratoires, leur âge-dépendance et leur effet sur la survie des individus est une première.

La migration peut être résumée comme le « déplacement biannuel des oiseaux, [...] dans un sens puis dans l'autre »⁹. Plus exactement, c'est « l'ensemble des déplacements périodiques intervenant au cours du cycle, le plus souvent annuel, d'un animal, entre une aire de reproduction et une aire où l'animal séjourne un temps plus ou moins long, en dehors de la période de reproduction »¹⁰. Il y a donc deux migrations dans l'année :

- La migration d' « automne », ou postnuptiale, qui débute dès la fin de la reproduction, durant laquelle les individus vont se rendre sur leur zone d'hivernage ;
- La migration de « printemps », ou pré-nuptiale, qui est le retour sur la zone d'estivage ou de reproduction.

L'objectif de ce stage est donc d'étudier la dynamique des populations de mouettes mélanocéphales françaises pour mieux comprendre notamment leur stratégie de migration et apporter des éléments expliquant leur expansion rapide en Europe occidentale. Ainsi, nous répondrons à trois questions :

1) ***Le cycle annuel des Mouettes mélanocéphales est-il identique pour toutes les colonies Françaises ?*** C'est-à-dire, les stratégies migratoires et les zones d'hivernages sont-elles colonies-dépendantes ?

2) ***Le modèle de la migration exploratoire de Baker¹¹ s'applique-t-il à la mouette mélanocéphale ? De plus, les données de migration et d'hivernage supportent-elles « l'arrival time hypothesis »¹² ?*** Les zones d'hivernage sont-elles donc âges-dépendantes ?

D'après le modèle de migration exploratoire de Baker, les jeunes vertébrés se dispersent beaucoup plus que les adultes en dehors de la période de reproduction et notamment en hiver afin d'évaluer le potentiel des différents habitats rencontrés, pour plus tard réduire leurs mouvements aux zones les plus propices¹¹.

« L'arrival time hypothesis »¹² prédit que les individus reproducteurs hiverneraient à moins grande distance des sites de reproduction que les jeunes individus, car, soumis à une forte compétition pour ces sites, ils pourraient ainsi les rejoindre plus rapidement au printemps pour la reproduction.

3) ***En lien avec la question précédente, quelle est l'influence de la stratégie de migration sur la survie des individus ?*** La distance entre la zone d'hivernage et la zone d'estivage a-t-elle une influence sur le taux de survie ? Notamment, les individus « sédentaires » ne s'éloignant pas ou peu de la zone d'estivage/de reproduction en hiver ont-ils un meilleur taux de survie ?

MATERIEL ET METHODES

Suivi des colonies

Les jeunes oiseaux sont bagués poussins lorsqu'ils ne volent pas encore. Sur chaque oiseau, deux bagues sont posées (une sur chaque patte) :

- Une bague métallique du Museum National d'Histoire Naturelle avec un code alphanumérique gravé unique pour chaque individu ;
- Une bague dite « couleur », en PVC vert avec un code alphanumérique blanc de trois à quatre caractères, unique pour chaque individu et lisible à distance sur le terrain à l'aide de jumelles ou d'une longue-vue.

Ce marquage « couleur » permet ainsi d'augmenter le nombre de contrôles visuels des individus¹³, grâce à la lecture des bagues réalisée par des ornithologues amateurs ou professionnels, notamment en France, Belgique, Grande-Bretagne, Espagne, voir jusqu'au Maroc. Les informations ainsi récoltées sur l'oiseau (lieu, coordonnées GPS, date, état de santé, etc.) sont communiquées au responsable du programme (C. Duponcheel) via le site internet cr-birding.be et ainsi centralisées.

En France, 9 colonies de mouettes ont été suivies par cette méthode. Pour l'analyse, elles ont été rassemblées en cinq groupes en fonction de leur position géographique (Figure 1).

Groupe	Colonies
Nord	Mardyck, Arcelor, Nord
	Ardres, Le Pont d'Ardres, Pas-de-Calais
	Oye Plage, Les Huttes d'Oye, Pas-de-Calais
Somme	Conchil le Temple, Pas-de-Calais Domaine du Marquenterre, St-Quentin-en-Tourmont, Somme
Seine et Marne	Jablins, Seine-et-Marne
Vendée	Barbâtre, Polder de Sébastopol, Vendée
Camargue	Salin de Giraud, Etang de Pèbre, Bouches-du-Rhône
	Saintes-Maries-de-la-Mer, Bouches-du-Rhône

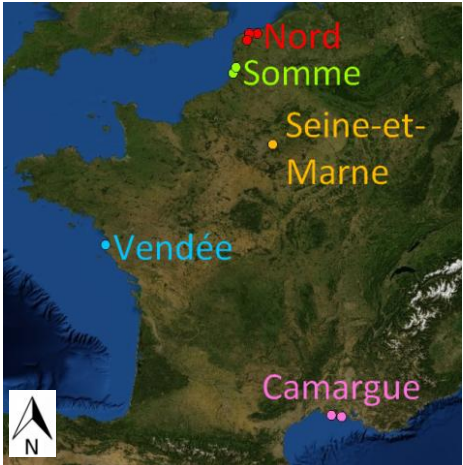


Figure 1 : Regroupement des colonies en groupe et localisation géographique

3441 poussins ont été bagués entre 1996 et 2010 (1015 pour le groupe Nord, 1025 pour le groupe Somme, 166 pour le groupe Seine-et-Marne, 527 pour le groupe Vendée et 708 pour le groupe Camargue). Le nombre de poussins bagués sur chaque groupe est très variable (de 0 à 560) selon l'année.

Cycle annuel

Les données de contrôles visuels des individus nous permettent de situer dans le temps les quatre périodes du cycle annuel des Mouettes mélanocéphales (similaires à celles de la littérature déjà existante¹⁴) (Tableau 1).

Tableau 1 : Répartition mensuelle des périodes du cycle annuel des Mouettes mélanocéphales.

Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
HIVERNAGE		MIGRATION PRINTANIERE		ESTIVAGE REPRODUCTION		MIGRATION AUTOMNALE				HIVERNAGE	

Les individus se reproduisent à partir de leur quatrième année civile (et dans de rares cas à leur troisième année civile).

Coordonnées géographiques

Les coordonnées géographiques (latitudes et longitudes) utilisées pour les calculs et indiquées dans ce rapport sont en degrés décimaux.

Partie 1 : Analyses basées sur les contrôles visuels

Sélection des données

Un même oiseau pouvant être contrôlé plusieurs fois le même jour ou la même semaine par des observateurs différents, un seul contrôle visuel par oiseau, par semaine et par lieu sera conservé pour l'étude. Ainsi, 13979 données de contrôles visuels sont conservées (5529 pour le Nord, 2406 pour la Somme, 596 pour la Seine-et-Marne, 2316 pour la Vendée et 3132 pour la Camargue) (Tableau 2).

Tableau 2 : Nombre de contrôles visuels et nombre de contrôles visuels hivernaux après sélection

Groupe	Nombre de contrôles visuels	Nombre de contrôles visuels en hiver
Nord	5529	855
Somme	2406	386
Seine-et-Marne	596	127
Vendée	2316	332
Camargue	3132	739

Les âges sont définis de la première à la quatrième année civile, jusque l'âge de la première reproduction (mois de mai de la quatrième année), où ils sont alors tous considérés comme adultes.

Un même hiver pouvant correspondre à deux années calendaires différentes (car la période d'hivernage est définie de Novembre un Février), les âges sont également définis en fonction du moment de l'année. Par exemple, les individus dits de « 1^{er} hiver » sont ceux de première et deuxième année calendaire, durant le premier hivernage de l'individu (Tableau 3).

Tableau 3 : Classes d'âges en fonction des années calendaires et des mois de l'année

	Année calendaire 1	Année calendaire 2	Année calendaire 3	Année calendaire 4
Janvier		1ER HIVER	2EME HIVER	3EME HIVER
Février				
Mars		1ER ÉTÉ	2EME ÉTÉ	
Avril				
Mai	PULLUS			
Juin	JUVENILE			
Juillet				
Août	1ER HIVER	2EME HIVER	3EME HIVER	ADULTE
Septembre				
Octobre				
Novembre				
Décembre				

Tests de dispersion

La dispersion hivernale des individus de chaque colonie est étudiée en effectuant un test d'homogénéité de dispersion des différentes classes d'âge. L'homogénéité de la dispersion autour de la localisation géographique médiane des différents âges a été testée avec le « distance-based test for homogeneity of multivariate dispersion » proposé par Anderson *et al*¹⁵. Ce test est une extension multivariée du test d'homogénéité des variances de Levene¹⁶. Il est basé sur une matrice de distances géographiques (en km) entre tous les individus contrôlés durant la période d'hivernage. L'hypothèse nulle est qu'il n'y a pas de différence de dispersion entre les classes d'âges. A ce test est associée une statistique dont la distribution est celle d'une loi de Fisher. On juge de la significativité de ce test via la p-valeur associée calculée par permutation. Si l'hypothèse nulle est rejetée, des tests post-hoc sont effectués¹⁵.

Partie 2 : Estimations des taux de survie et des mouvements migratoires basés sur les histoires des individus

Codage des données

Les mouettes mélanocéphales nées sur les colonies Camarguaises ne suivant pas une migration classique Nord-Sud le long de la côte Atlantique (voir résultats, partie 1) et les sites Camarguais de nidification ne présentant pas une expansion aussi atypique que les sites de la côte Atlantique, seuls les sites de la moitié nord de la France (Nord, Somme, Seine-et-Marne et Vendée) seront analysés (2733 individus marqués entre 1996 et 2010) dans cette deuxième partie.

Les individus seront divisés en trois classes d'âges : les juvéniles, les immatures et les adultes. De plus, les données sont sélectionnées sur deux périodes : soit en été (mai-juin), soit en hiver (Novembre à Février) (Tableau 4). Les taux de survie ainsi calculés seront donc des taux de survie à six mois, et non pas des taux de survie annuels.

Tableau 4 : Classes d'âges définies en fonction de l'année calendaire et de la saison

Année calendaire 1		Année calendaire 2		Année calendaire 3		Année calendaire 4 et +	
Juvéniles		Immatures				Adultes	
Été	Hiver	Été	Hiver	Été	Hiver	Été	Hiver

Le groupe de naissance des individus (Nord, Somme, Seine-et-Marne ou Vendée) est également pris en compte.

Enfin, pour chaque individu et à chaque intervalle de temps (chaque été et chaque hiver), la zone fréquentée par l'individu est précisée. Deux zones sont ainsi définies : la zone 1 (en bleu) au nord, et la zone 2 (en rouge) au sud. (Figure 2).

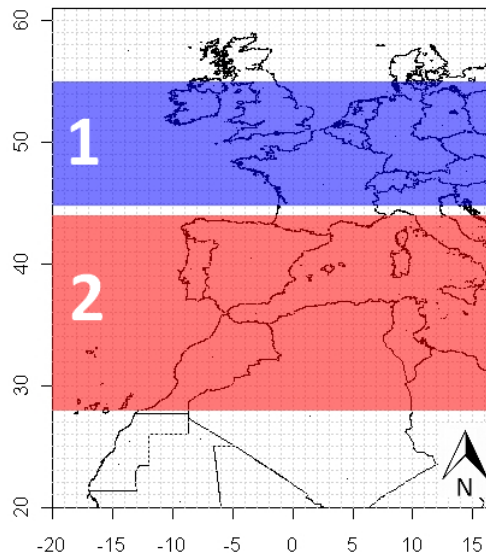


Figure 2 : Localisation des deux zones de fréquentation des Mouettes mélanocéphales

Modèle Arnason-Schwarz

Le modèle d'analyse utilisé sera le modèle d'Arnason-Schwarz^{17 18}. Ce modèle d'analyse de Capture-Marquage-Recapture est une généralisation du modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS) (^{19, 20, 21}). Le modèle CJS calcule la probabilité de survie d'un individu d'un temps t à un temps $t+1$, en prenant en compte la probabilité de recapture (dans notre cas de contrôle visuel) au temps $t+1$. Le modèle que nous utiliserons ici permet, en plus des probabilités de survie et de contrôle visuel, de définir « l'état » (ici, la zone fréquentée par l'individu) dans lequel se trouve l'individu s'il est vivant, et ainsi de pouvoir estimer la probabilité de transition d'un état à l'autre (d'une zone une l'autre).

Test d'ajustement

Pour évaluer la capacité du modèle à faire des prédictions proches des patrons observés dans les données, nous effectuons un test d'ajustement²² grâce au logiciel U-Care²³.

Paramètres testés et choix du modèle par sélection de modèle

Trois types de paramètres vont être estimés dans le modèle à l'aide du logiciel E-Surge (V 1.8.5)²⁴:

- premièrement **P**, la **probabilité de contrôle visuel**, qui est la probabilité de revoir un oiseau bagué s'il est vivant ;
- deuxièmement ϕ , le **taux de survie**, qui est la probabilité de survie d'un individu du temps t au temps $t+1$;
- troisièmement **T**, la **probabilité de transition** d'une zone à une autre du temps t au temps $t+1$, conditionnellement au fait que l'individu ait survécu au temps t .

Pour chacun de ces trois paramètres, plusieurs facteurs sont testés pour expliquer leur variation :

- la classe d'âge de l'individu (Juvénile, Immature ou Adulte), notée **a** ;
- l'occasion de contrôle visuel (dans le temps) notée **t**, et le regroupement de ces occasions en saisons (été et hiver) notées **s** ;
- la zone fréquentée par l'individu (zone 1 ou zone 2) notée **z** ;
- le groupe d'origine de l'individu (Nord, Somme, Seine-et-Marne ou Vendée) noté **g**, ainsi que des groupes simplifiés, notés **g'**, fusionnant les groupes Nord et Somme.

Différentes combinaisons de ces effets ont été testées, de façon additive, ou en interaction, en tenant compte des connaissances déjà établies sur l'espèce, pour limiter le nombre de modèles. Par exemple, l'identification de cette espèce étant possible avec certitude quelle que soit la classe d'âge¹⁴, on suppose que la probabilité de contrôle visuel n'est pas âge-dépendante.

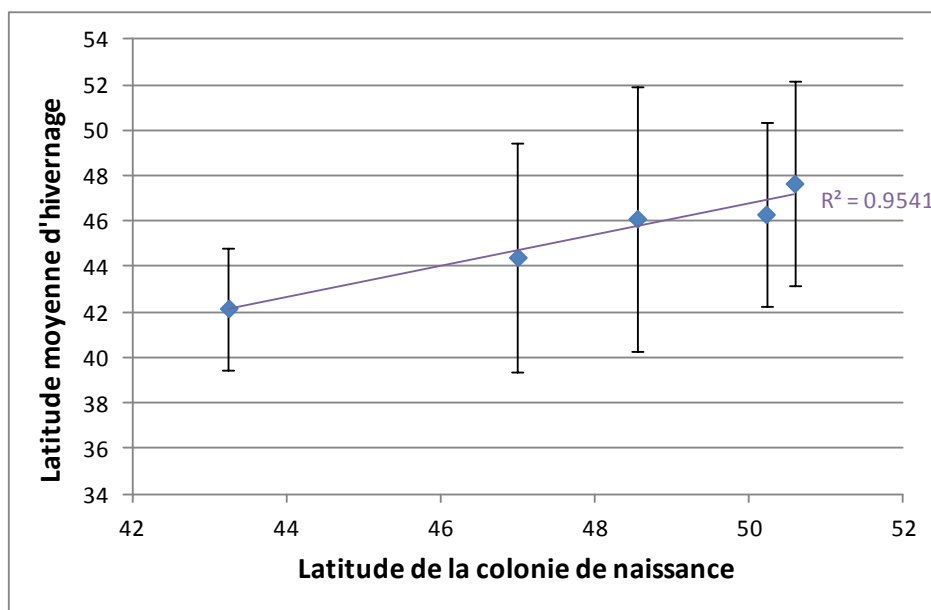
Les modèles ont été comparés sur la base du critère d'information d'Akaike²⁵, corrigé pour les faibles effectifs (AICc)²⁶. Ce critère permet de faire un compromis entre l'ajustement du modèle aux données et la complexité de ce modèle. Le modèle le plus parcimonieux est celui dont la valeur d'AIC est la plus faible.

RESULTATS

PARTIE 1 : ETUDE DE LA LOCALISATION DES CONTROLES VISUELS EN HIVER

Latitudes d'hivernage en fonction de la colonie de naissance

Pour les cinq groupes de colonies de nidification, on remarque que la moyenne des latitudes des contrôles visuels en période d'hivernage (novembre à février) est significativement corrélée avec la latitude de la colonie de nidification ($r=0.977$, $p=0.007$, pente=0.693). Plus la colonie de nidification est située au nord, plus les individus hivernent au nord (Figure 3).



colonie de naissance	latitude de la colonie	latitude moyenne d'hivernage	écarts-types
Nord	50.59	47.67	4.50
Somme	50.22	46.31	4.07
Seine et Marne	48.55	46.11	5.84
Vendée	47.00	44.42	5.06
Camargue	43.25	42.17	2.69

Figure 3 : Droite de régression et tableau de données de la latitude moyenne d'hivernage en fonction de la latitude de la colonie de naissance (les barres d'erreur représentent les écarts-types).

Pour chaque colonne, la taille des barres de couleur de chaque cellule est proportionnelle à sa valeur.

Stratégies d'hivernage en fonction de la colonie de naissance

La localisation des contrôles visuels des individus en hiver (novembre à février) montre qu'il existe deux stratégies d'hivernage différentes (Figure 4) :

- D'une part, les individus des groupes Nord, Somme, Seine-et-Marne et Vendée, qui hivernent presque exclusivement le long des côtes de la mer du Nord, de la Manche et de l'Atlantique (en Irlande, Grande Bretagne, France, Espagne voir Maroc) ;
- D'autre part, les individus du groupe Camargue, qui hivernent principalement sur la côte Nord méditerranéenne de l'Espagne, et peu sur la côte Atlantique.

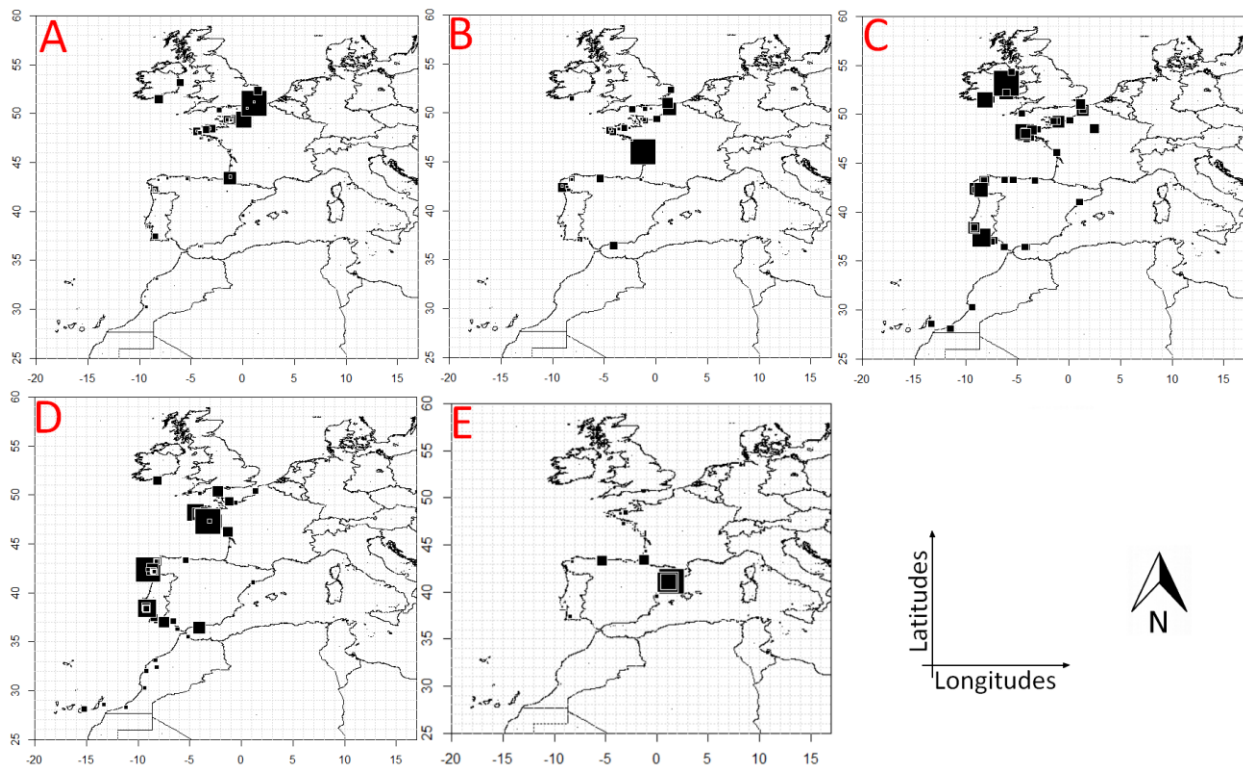


Figure 4 : Représentation des localisations des contrôles visuels des individus de tous âges en hiver. Pour chaque carte, les carrés sont de taille proportionnelle au nombre de contrôles visuels (1 contrôle visuel/individu/semaine/lieu). Colonies : A=Nord, B=Somme, C=Seine et Marne, D=Vendée, E=Camargue

Etant donné la stratégie très différente de la population de Camargue en opposition avec les autres colonies françaises, seules ces dernières (Nord, Somme, Seine-et-Marne et Vendée) seront analysées dans la suite de notre étude.

Particularités de l'hivernage des colonies Nord, Somme, Seine-et-Marne et Vendée

La zone d'hivernage des Mouettes mélanocéphales de ces colonies se situe principalement le long des côtes de la Mer du Nord, de la Manche (France et Grande-Bretagne) et de l'océan Atlantique (Irlande, France, Espagne, Portugal et Maroc) (Figure 5).

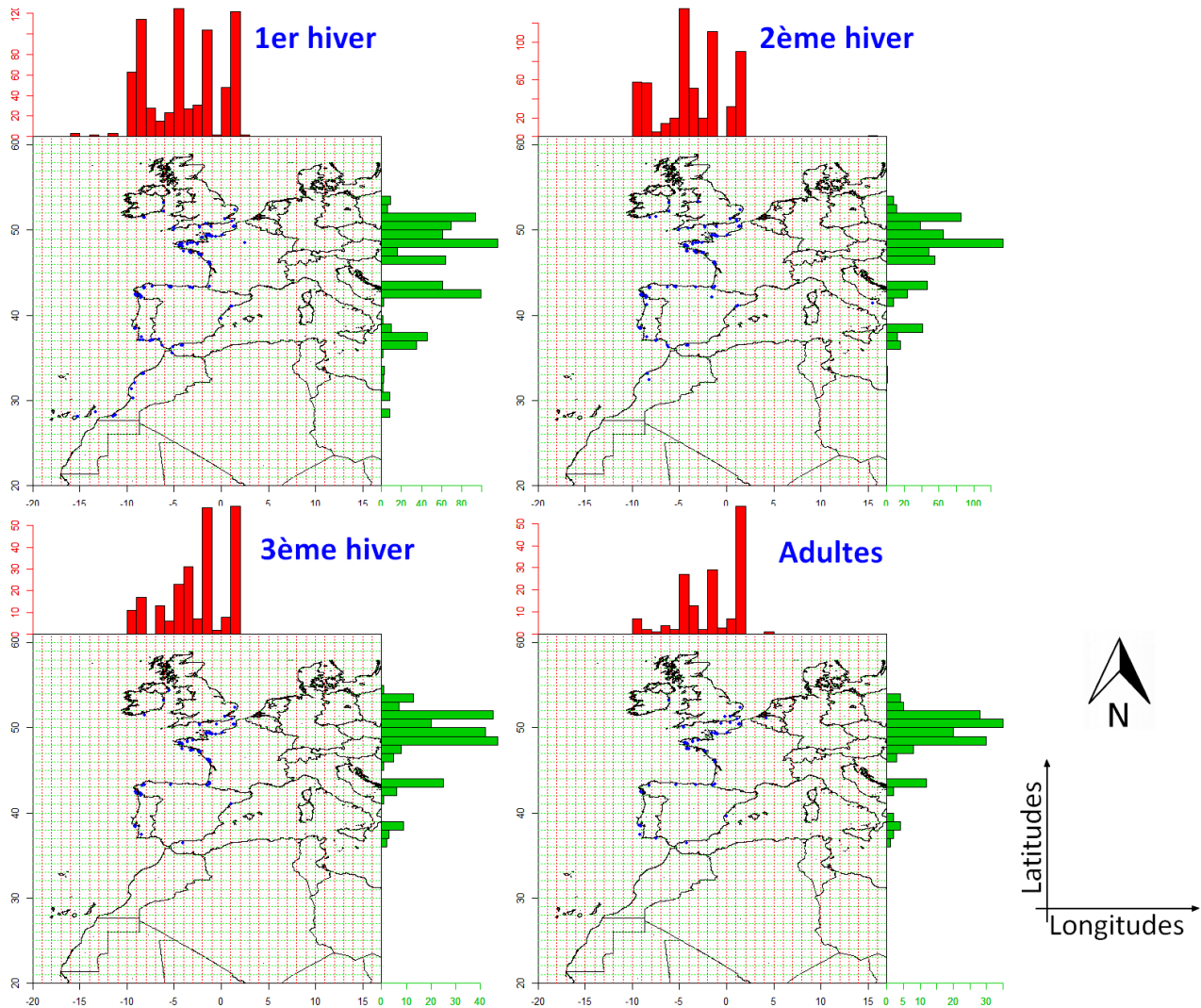


Figure 5 : Localisation des contrôles visuels hivernaux et histogrammes de la distribution latitudinale et longitudinale des contrôles visuels des individus des colonies Nord, Somme, Seine-et-Marne et Vendée en hiver en fonction de leur âge.

De plus, la distribution des contrôles visuels hivernaux (figure 5) met en évidence que l'hivernage est localisé en quatre zones latitudinales distinctes, à savoir du Nord au Sud (représentées figure 6) :

- La zone 1, entre les latitudes 45 et 55 ;
- La zone 2, entre les latitudes 41 et 44 ;
- La zone 3, entre les latitudes 36 et 40 ;
- La zone 4, entre les latitudes 28 et 34.

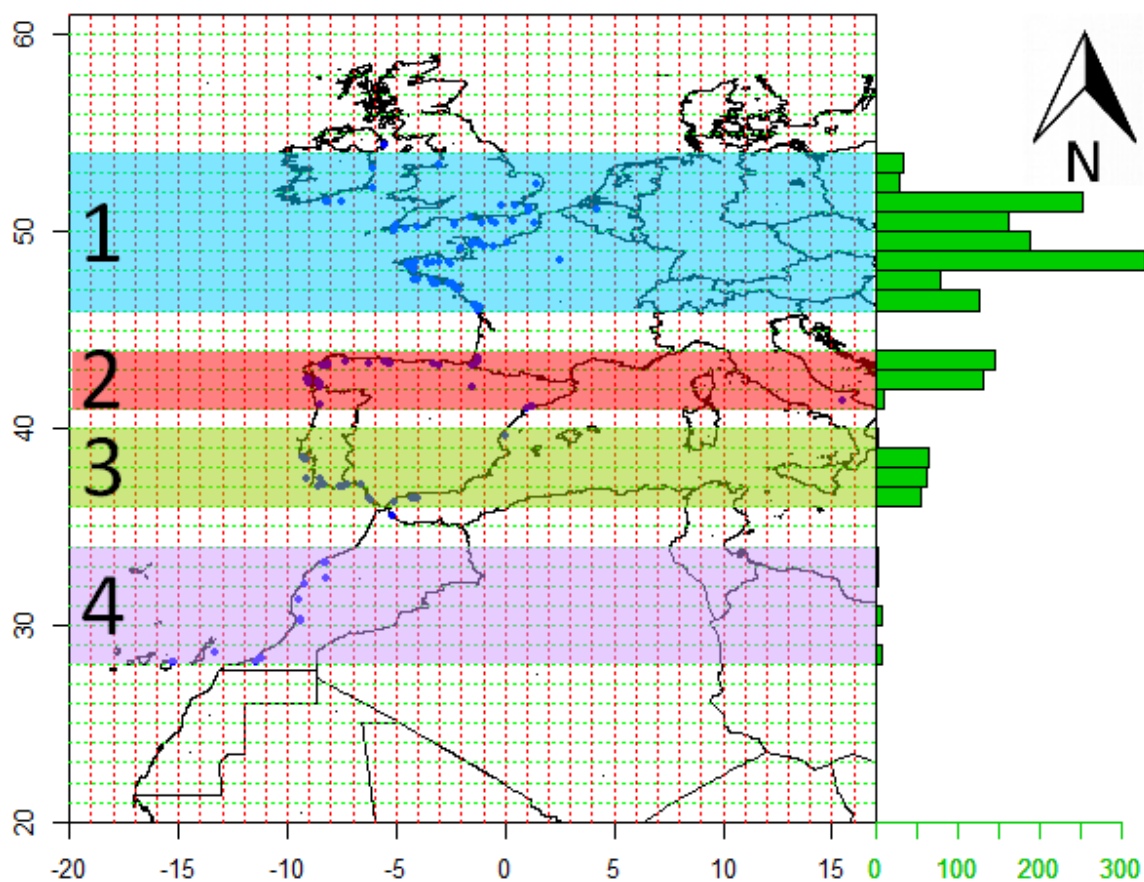


Figure 6 : Répartition des quatre zones latitudinales d'hivernage des Mouettes mélanocéphales des colonies Nord, Somme, Seine-et-Marne et Vendée, localisation des contrôles visuels hivernaux et histogramme de la distribution latitudinale des contrôles visuels de l'ensemble des individus

Âge-dépendance de la latitude d'hivernage

Pour chaque catégorie d'âges (1^{er} hiver, 2^{ème} hiver, 3^{ème} hiver et Adultes), la proportion de contrôles visuels dans chacune de ces quatre zones en hiver a été calculée. On remarque que plus les individus vieillissent, plus ils ont tendance à hiverner dans la zone 1, la plus au nord ($r^2=0.9328$, pente=0.078). Par exemple, 61% des contrôles visuels des individus de premier hiver sont situés dans la zone 1, alors qu'à l'âge adulte, ce sont 85% des contrôles visuels qui y sont localisés. Dans les trois zones les plus au sud (zones 2, 3 et 4), la proportion de contrôles visuels diminue donc avec l'âge (r^2 respectifs de 0.8331, 0.8788 et 0.6858, pentes de -0.041, -0.027 et -0.010). (Figure 7)

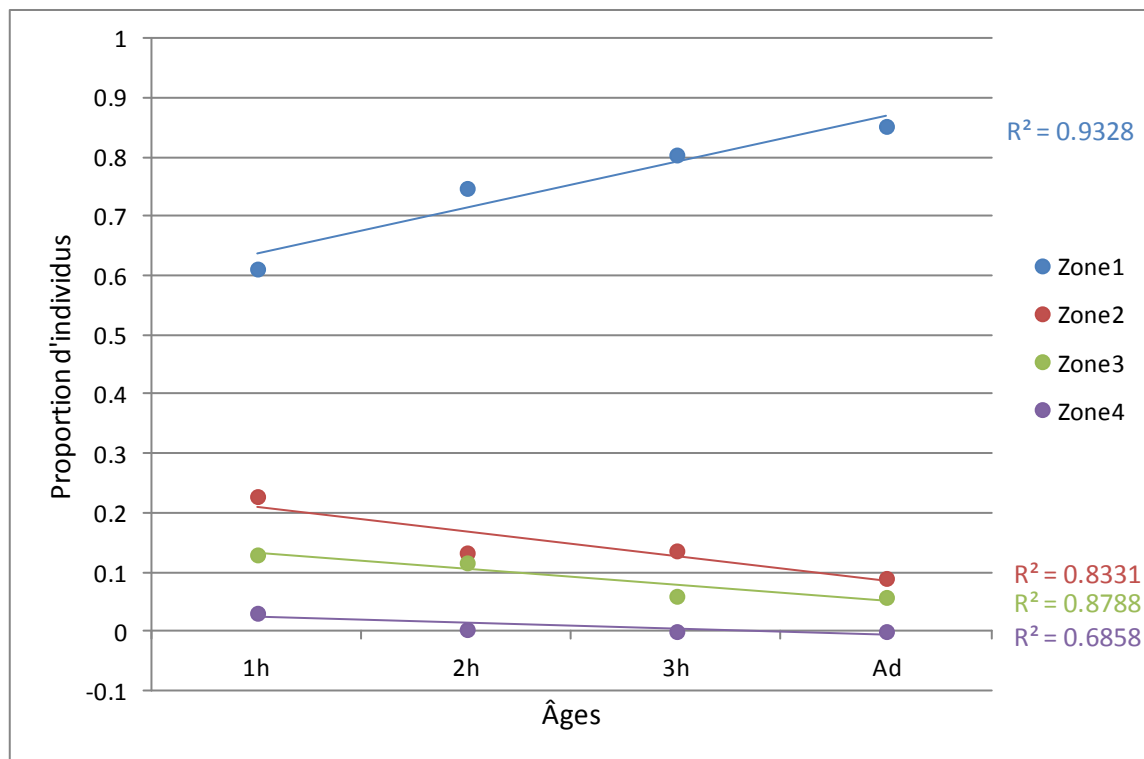
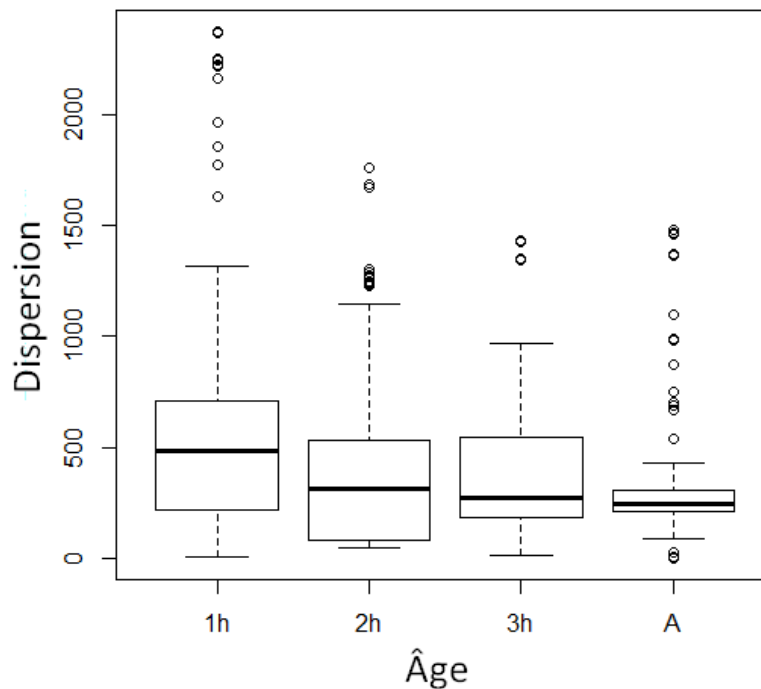


Figure 7 : Proportion de contrôles visuels en hiver dans chaque zone pour chaque classe d'âge et droites de régression de cette proportion pour chaque zone en fonction de l'âge.

Âge-dépendance de la dispersion en hivernage

Le test de dispersion a permis de mettre en évidence une différence significative de dispersion entre les différentes classes d'âges durant la période d'hivernage ($F=27.944$, $ddl=3$, $p<0.001$). Le test post-hoc par permutations indique que la dispersion des individus de premier hiver est significativement différente de celle des autres ($p<0.001$). Les boîtes à moustaches (Figure 8), représentant la distance entre le point de contrôle des individus et le point médian de chaque tranche d'âge, illustrent ce résultat. On remarque ainsi que les individus de premier hiver sont plus dispersés que les autres, la distance à la médiane des points de contrôles diminuant avec l'âge.



Âge	1h	2h	3h	Ad
1er quartile	4.885	46.811	15.088	90.047
médiane	483.382	313.738	273.125	243.840
3ème quartile	1320.030	1149.375	966.120	427.459
effectif	714	595	235	156

Figure 8 : Boîtes à moustaches et tableau de données représentant la dispersion d'hivernage (en kilomètres) des mouettes en fonction de leur âge. Dans les boîtes à moustaches, le trait épais horizontal représente la médiane, le rectangle a pour limite les premiers et troisièmes quartiles et les moustaches délimitent 95% des valeurs.

1h=1^{er} hiver, 2h=2^{ème} hiver, 3h=3^{ème} hiver, A/Ad=Adulte.

PARTIE 2 : ETUDE DES FACTEURS INFLUENÇANT LE TAUX DE SURVIE, LA PROBABILITE DE CONTROLE VISUEL ET LES MOUVEMENTS MIGRATOIRES

Choix du modèle

Ajustement du modèle aux données

Le test ($X^2=187.8$, $p=0.65$, $ddl=196$) ne permet pas de rejeter l'hypothèse nulle selon laquelle le modèle d'Arnason-Schwarz est bien ajusté aux données.

Facteurs influençant la probabilité de contrôle visuel

Le nombre de facteurs étant important et les modèles complexes, ceux pouvant affecter la probabilité de contrôle visuel **P** ont été testés dans un premier temps en fixant sur un modèle simple les facteurs pouvant influencer la probabilité de survie ϕ (effet de la zone fréquentée, en interaction avec la saison, plus l'âge : $z.s+a$) et la probabilité de transition d'une zone à l'autre **T** (effet de la zone fréquentée, en interaction avec la saison : $z.s$) (Tableau 5).

Tableau 5 : Modèles construits et valeurs des AICcs pour l'estimation de la probabilité de contrôle visuel.

Pour chaque colonne, la taille des barres de couleur de chaque cellule est proportionnelle à sa valeur.

Facteurs : z=zone fréquentée, t=occasion de contrôle visuel.

Le modèle sélectionné est en rouge.

	Nombre de paramètres	Facteurs testés	Déviance	AICc
Modèle B	42	z+t	11079.6598	11164.4801
Modèle A	69	z.t	11025.5736	11165.7811
Modèle C	41	t	11103.7787	11186.5607
Modèle D	12		11228.9558	11253.0262
Modèle E	13	z	11228.8624	11254.9446

Le modèle sélectionné (modèle B) prend en compte le facteur « zone fréquentée » (z), en addition avec l'occasion de contrôle visuel (t) pour expliquer la variation de la probabilité de contrôle visuel **P**. C'est en effet le modèle le plus parcimonieux (AICc le plus faible). Le modèle A a un AICc très proche du modèle B, mais il prend en compte les mêmes variables z et t.

Plusieurs modèles ont ensuite été construits pour identifier au mieux les facteurs influençant ϕ et **T** (Tableau 6).

Facteurs influençant le taux de survie ϕ et la probabilité de transition T

Tableau 6 : Modèles construits et valeurs des AICcs pour l'estimation des facteurs influençant ϕ et T
 Pour chaque colonne, la taille des barres de couleur de chaque cellule est proportionnelle à sa valeur.
 Facteurs : z=zone fréquentée, s=saison, a=classe d'âge, g=groupe, g'=groupe simplifié.
 Le modèle sélectionné est en rouge.

	Facteurs testés pour ϕ	Facteurs testés pour T	Nombre de paramètres	Déviance	AICc
Modèle 15	z.(s+a+g')	z.(s+a)	55	10986.4871	11097.8902
Modèle 5	z.g'+s+a	z.(s+a)	52	10994.9282	11100.1829
Modèle 16	z.(s+g')+a	z.(s+a)	53	10993.9037	11101.2069
Modèle 7	s+a+g'	z.(s+a)	49	11002.196	11101.3107
Modèle 1	z.a+s+g'	z.(s+a)	52	10996.5292	11101.7839
Modèle 2	z.(s+a)+g'	z.(s+a)	53	10994.6046	11101.9079
Modèle 4	z.s+a+g'	z.(s+a)	51	10999.5453	11102.7524
Modèle 14	z+s+a+g'	z.(s+a)	50	11002.0152	11103.1756
Modèle 3	z.(s+a)+g	z.(s+a)	54	10994.5736	11103.9264
Modèle 8	s+a+g'	z.s	42	11021.1425	11105.9629
Modèle 9	s+a+g'	z.s+a	44	11018.3987	11107.2985
Modèle 19	z.(a+g')	z.(s+a)	53	11020.1118	11127.415
Modèle 21	z(1+a+g')	z.(s+a)	53	11020.1118	11127.415
Modèle 18	z.(s+g')	z.(s+a)	51	11039.8265	11143.0336
Modèle 17	z.(s+a)	z.(s+a)	51	11051.063	11154.2701
Modèle 11	s+a+g'	z	40	11118.5999	11199.3445
Modèle 10	s+a+g'	z.a	44	11110.4526	11199.3524
Modèle 20	z.s	z.(s+a)	47	11108.3584	11203.3843
Modèle 12	s+a+g'	s	40	11158.9505	11239.6951
Modèle 13	s+a+g'		39	11165.0092	11243.7173
Modèle 6	z	z.s	38	11194.9571	11271.6296

Le modèle sélectionné pour expliquer la variation du taux de survie ϕ et la probabilité de transition T est le modèle 15, car il présente un AICc plus faible que les autres modèles. Dans ce modèle :

- Le taux de survie ϕ dépend à la fois de la saison (s), de l'âge de l'individu (a) et du groupe d'origine simplifié (g'), tous trois en interaction avec la zone fréquentée (z) ;
- La probabilité de transition T d'une zone à une autre, sachant que l'individu a survécu dépend de la zone fréquentée (z), en interaction avec la saison (s) et l'âge (a).

Variations de la probabilité de contrôle visuel

La probabilité de contrôle visuel P d'un oiseau vivant varie en fonction de la zone fréquentée (z) et de l'occasion de contrôle visuel (t). On constate que cette probabilité est plus forte dans la zone 1 (zone nord) avec environ 50% d'oiseaux vivants marqués recensés que dans la zone 2 (zone sud) pour laquelle $P=15\%$. De plus, la probabilité de contrôle visuel est plus grande en hiver (occasions paires) qu'en été (occasions impaires) (Figure 9).

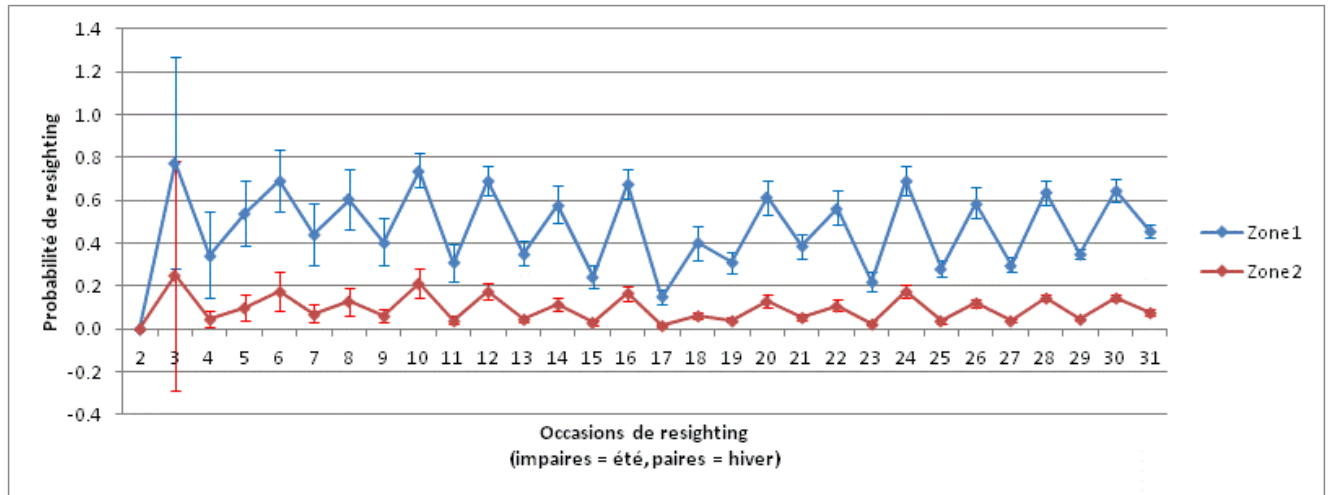


Figure 9 : Estimation de la probabilité de contrôle visuel P d'un individu sachant qu'il est vivant, en fonction de l'occasion de recapture et de la zone qu'il fréquente (les barres d'erreur représentent les écarts-types)

Mouvements migratoires

Les estimations des probabilités de transition d'une zone à une autre **T** en fonction de la classe d'âge et des zones concernées permettent de connaître et quantifier les mouvements migratoires saisonniers.

La migration printanière (de la zone d'hivernage vers la zone d'estivage/de reproduction), se fait pour chaque classe d'âge à plus de 90% vers la zone 1. Ainsi, quasiment l'ensemble des individus se situe dans la zone 1 durant la période d'estivage.

La migration automnale (de la zone d'estivage/de reproduction vers la zone d'hivernage) se fait elle principalement de la zone 1 (au Nord) vers la zone 2 (au Sud), bien que 20 à 25% des individus ne migrent pas et restent dans la zone 1 durant l'hiver. Cette tendance à ne pas migrer dans la zone sud en hiver est plus forte chez les individus immatures (27.5% +/- 4%) que chez les individus juvéniles (22.1% +/- 2%). Bien que le pourcentage d'adultes restant dans la zone 1 en hiver soit supérieur à celui des juvéniles (25.3% +/- 6%), l'écart-type important ne permet pas de déterminer avec certitude si cette tendance à ne pas migrer au Sud s'accroît encore avec l'âge (Figure 10).

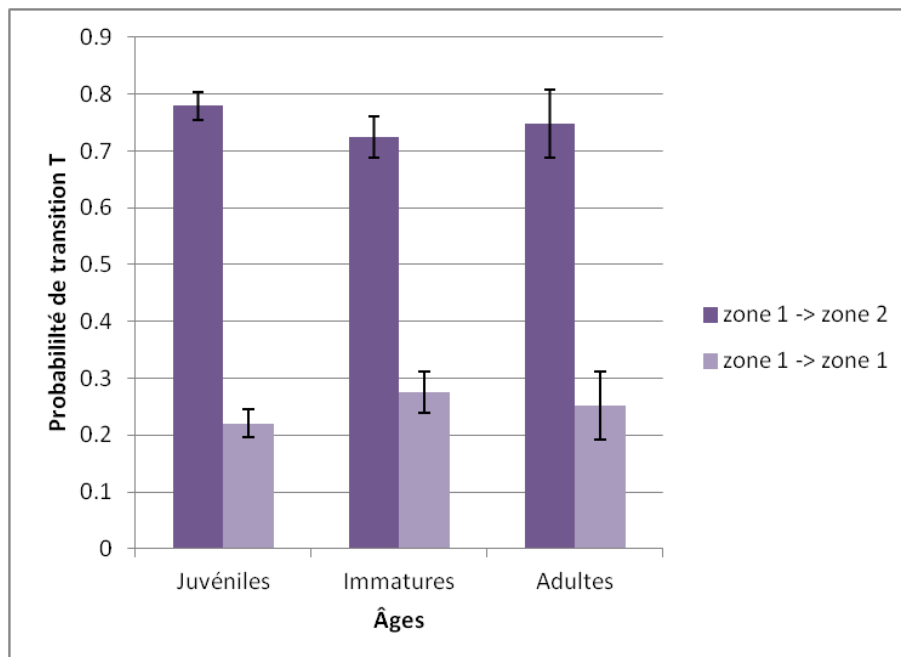


Figure 10 : Estimation de la probabilité de transition d'une zone à l'autre durant la migration automnale, en fonction de la zone de destination et de l'âge de l'individu (les barres d'erreur représentent les écarts-types)

Relation entre l'âge et le taux de survie

Pour les individus suivant le schéma de migration le plus « courant » (c'est-à-dire, fréquentant la zone 1 en été et la zone 2 en hiver), les taux de survie ont été comparés pour chaque groupe, pour chaque tranche d'âge et chaque saison. (Figure 11).

Le taux de survie des juvéniles durant l'été qui suit leur naissance est très faible (50.3% +/- 2.7% pour les colonies Nord et Somme réunies par exemple). Les individus immatures ont en général un taux de survie plus faible en hiver qu'en été et également plus faible que celui des juvéniles en hiver (78.9% +/- 7.5% pour le groupe Nord+Somme et 70.1% +/- 8.4% pour le groupe Seine-et-Marne). Enfin, les adultes ont dans l'ensemble un taux de survie assez bas, mais cependant avec de grands écarts-types. Les taux de survie des individus Vendéens adultes n'ont pu être estimés, le programme de baguage ayant commencé en 2008 sur cette colonie.

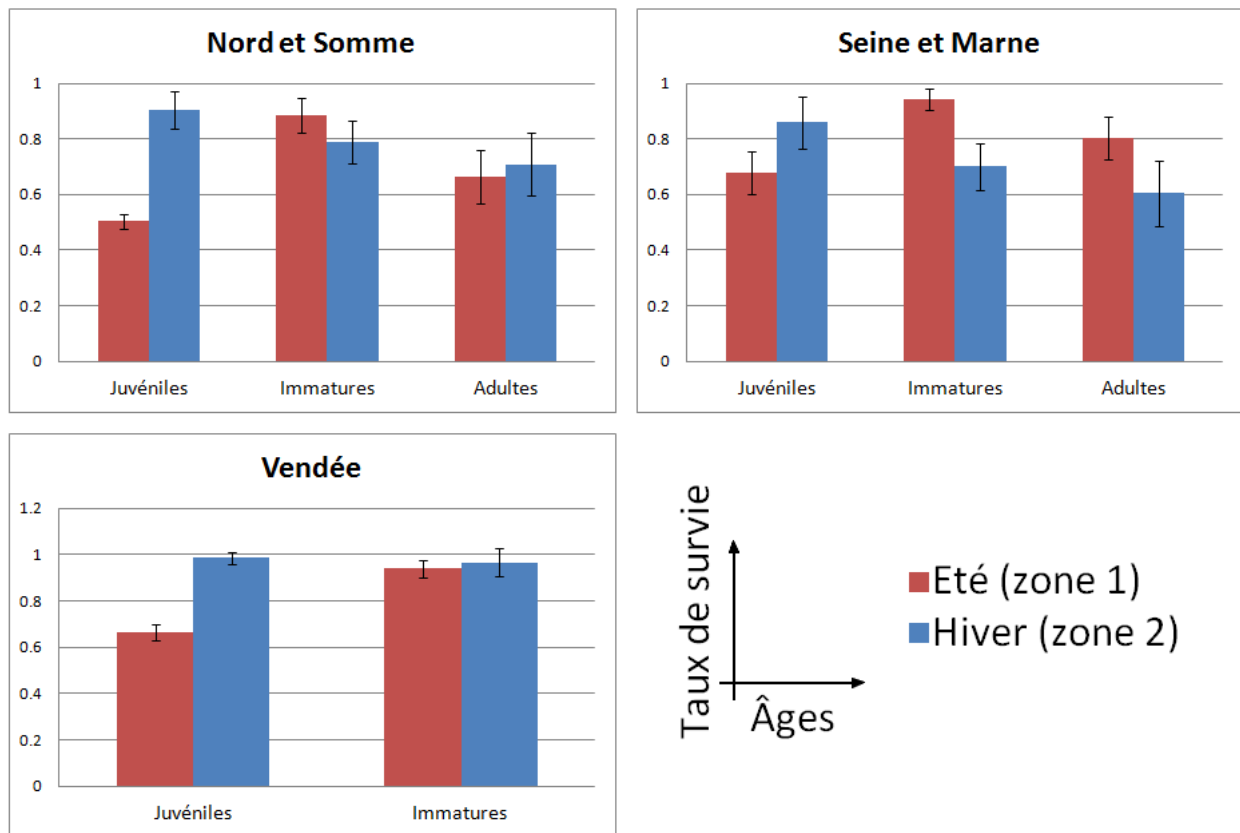


Figure 11 : Estimation des taux de survie pour chaque groupe en fonction de l'âge de l'individu et de la saison (les barres d'erreur représentent les écarts-types)

Relation entre la stratégie d'hivernage et la survie

Pour chaque groupe et chaque âge, les taux de survie hivernaux ont ensuite été comparés en fonction de la zone fréquentée en hiver (zone 1 ou zone 2), et donc de la migration ou non des individus (Figure 12). Quel que soit le groupe ou la classe d'âge, le taux de survie est très proche de 1 pour les individus qui passent l'hiver dans la zone 1. Le taux de survie ne semble donc pas âge-dépendant pour les individus hivernant dans la zone 1, contrairement à ceux hivernant dans la zone 2.

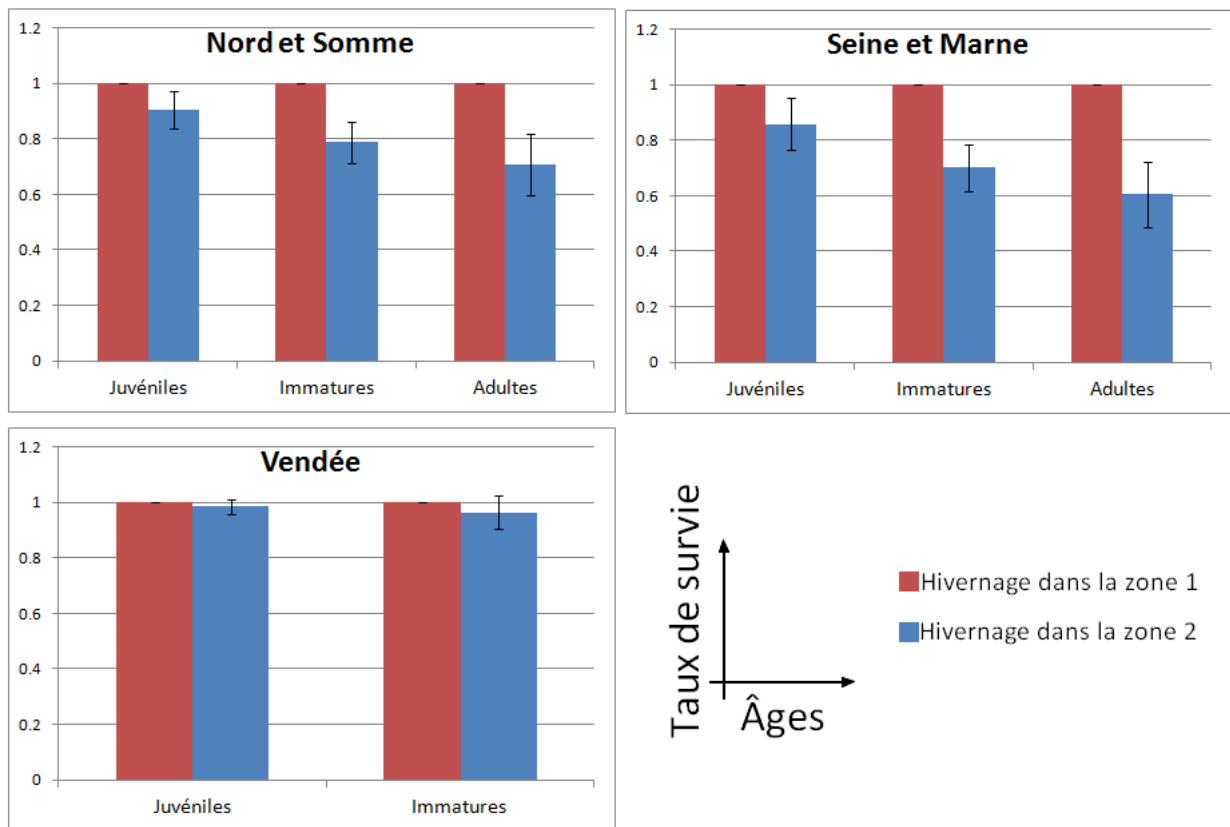


Figure 12 : Estimation des taux de survie hivernaux pour chaque groupe en fonction de l'âge de l'individu et la zone fréquentée durant l'hivernage (les barres d'erreur représentent les écarts-types)

DISCUSSION

Question 1 : Le cycle annuel des Mouettes mélanocéphales est-il identique pour toutes les colonies Françaises ?

L'analyse des contrôles visuels hivernaux de l'ensemble des colonies met en évidence l'existence d'une étroite relation entre le site de naissance d'un individu et son site d'hivernage : plus la colonie de naissance se situe au nord, plus l'individu hivernera au nord (Figure 3). Les Mouettes mélanocéphales suivent donc un modèle de migration en chaîne²⁷.

Ce modèle de migration est retrouvé fréquemment chez les oiseaux marins comme le Guillemot de brünnich *Uria lomvia*, et particulièrement chez les Laridés, comme le Goéland argenté *Larus argentatus* ou le Goéland marin *Larus marinus*²⁸. La migration en chaîne a également été démontrée chez le Goéland cendré *Larus canus* des colonies finlandaises. L'étude des données de baguage recueillies entre 1950 et 1982 pour cette espèce met en évidence une ségrégation spatiale durant la migration et l'hivernage chez les goélands de premier hiver en fonction de leur colonie d'origine : plus la colonie est située au nord, plus les oiseaux seront localisés au nord durant la migration et l'hivernage²⁹.

Cependant, tous les Laridés n'obéissent pas à ce schéma de migration. Le Goéland brun *Larus fuscus graellsii* par exemple, suit un modèle de migration dit en « Leapfrog » (migration en « saute-mouton »)³⁰. Dans ce modèle de migration, les individus des colonies les plus au nord vont migrer le plus au sud : les Goélands bruns des colonies islandaises hivernent principalement en Afrique, alors que ceux des colonies néerlandaises hivernent en France.

La stratégie d'hivernage des individus nés sur les colonies camarguaises diffère des autres colonies (Figure 4). En effet, les individus camarguais hivernent principalement en Espagne au Nord-Ouest de la méditerranée, alors que les individus des autres colonies sont situés le long des côtes Atlantiques durant la période hivernale. Cette migration vers le Sud-Ouest de l'aire de reproduction est similaire à celle des premières colonies de Mouettes mélanocéphales en Mer noire, qui migrent principalement au sud de la méditerranée, jusqu'au nord du Maroc¹⁴.

Les individus des autres colonies françaises, colonisées plus récemment, ont adopté une stratégie de migration et d'hivernage différente. En effet, la migration hivernale est réalisée le long de la côté Atlantique, de la mer du Nord et de la Manche, avec un déplacement vers le sud plus ou moins important selon les individus. Ce schéma de migration est commun à une autre espèce de la même famille, le Goéland brun *Larus fuscus* dont la sous-espèce *graellsii* s'est installée récemment dans le Nord-Pas-de-Calais et montre un dynamisme important (de 2 couples en 1997 à 260 en 2010)³¹.

Question 2 : Le modèle de la migration exploratoire de Baker¹¹ s'applique-t-il à la mouette mélanocéphale ? De plus, les données de migration et d'hivernage supportent-elles « l'arrival time hypothesis »¹²?

Les résultats de la partie 1 (étude de la localisation des contrôles visuels en hiver) montrent que les latitudes d'hivernages sont âges-dépendantes (Figure 7). En effet, plus l'âge des individus augmente, plus ils ont tendance à fréquenter la zone située la plus au nord. Les trois autres zones, par opposition, sont de moins en moins fréquentées par les individus avec l'âge. Ces résultats répondent donc à nos deux questions :

- 1) L'arrival time hypothesis¹² semble être vérifiée : les individus adultes ont tendance à hiverner à de plus faibles distances (zone 1) des aires de reproduction, afin de pouvoir y revenir plus rapidement.
- 2) Le modèle de la migration exploratoire de Baker¹¹ est partiellement démontré : les individus juvéniles explorent plus de territoire (zones 2, 3 et 4) que les adultes, car, inexpérimentés, ils ne connaissent pas les aires d'hivernage les plus propices ;

Il peut cependant exister un biais dans cette analyse, lié à la pression d'observation. En effet, certaines zones sont pauvres en observateurs, l'absence de contrôles visuels n'est donc pas forcément synonyme d'absence d'individus. Les conclusions sur l'effet de l'âge sur la zone d'hivernage restent toutefois valables, car cette variation de pression d'observation s'applique de façon équivalente à toutes les classes d'âge. De plus, il n'y a pas de difficultés d'identification âge-dépendante de la Mouette mélanocéphale¹⁴.

Le test de dispersion met en évidence une plus forte dispersion hivernale chez les individus de premier hiver (Figure 8), dispersion qui diminue avec l'âge. Il est à noter toutefois que les valeurs de dispersions des individus de troisième hiver et adultes sont calculées à partir d'un nombre plus faibles de contrôles visuels que pour les deux autres classes d'âge, ce qui pourrait diminuer ces valeurs de dispersion.

Ce résultat soutient donc l'hypothèse de modèle de migration exploratoire de Baker¹¹ : les jeunes individus se dispersent plus en hiver que les adultes, car, méconnaissant les aires d'hivernage, ils explorent les habitats afin d'évaluer leur potentiel.

C'est pour palier à la variation de la pression d'observation que les analyses basées sur les histoires des individus ont été réalisées. En effet, ces analyses prennent en compte la probabilité de contrôle visuel (**P**) d'un individu sachant qu'il est présent dans le système d'étude. Cette probabilité est plus forte dans la zone 1 que dans la zone 2, du fait du plus grand nombre d'observateurs présents (Figure 9). De plus, cette probabilité est plus faible en été, car les individus ne sont pas concentrés sur les aires d'hivernage comme en hiver, mais plus dispersés pour s'alimenter sur les champs à l'intérieur des terres ou occupés par la nidification, et donc moins facilement observables.

Les résultats concernant les mouvements migratoires ainsi déduits (Figure 10) montrent, comme pour l'analyse précédente, qu'il existe une variation de la zone d'hivernage en fonction de l'âge. On remarque en effet que le pourcentage d'oiseaux qui hivernent dans la zone 1 (au nord) et donc qui ne migrent pas ou peu est plus important chez les oiseaux immatures (27.5% +/- 4%) que chez les juvéniles (22.1 +/- 2%). Les individus adultes semblent également migrer moins dans la zone 2 que les juvéniles (25.3 +/- 6%), même si l'écart-type important de cette probabilité de transition **T** ne permet pas de l'affirmer avec certitude. Cet écart-type important pourrait s'expliquer par un nombre plus faible de données concernant les adultes que les juvéniles ou les immatures.

Cette deuxième analyse tend donc à confirmer le modèle de la migration exploratoire de Baker¹¹ : les juvéniles migrent plus fréquemment au sud, et donc se dispersent plus, afin d'évaluer le potentiel des différents habitats rencontrés, pour, à l'âge d'immatures (voir d'adultes), réduire leurs mouvements aux zones les plus propices. L'arrival time hypothesis semble également être supportée ici : les individus immatures, et probablement les adultes restent

dans la zone 1 en hiver, afin de rejoindre plus rapidement les sites de reproduction (situés dans la zone 1) soumis à une forte compétition.

Des résultats similaires de migration exploratoire de Baker (décrit comme courant chez les vertébrés³²) et d'arrival time hypothesis ont été mis en évidence chez un autre Laridé : le Goéland brun *Larus fuscus*^{11 31}. Les colonies de Goélands bruns du Nord-Pas-de-Calais ont été suivies par une méthode similaire de baguage couleur (1552 poussins bagués) et Delegrange³¹ a pu montrer que :

- (1) Les latitudes d'hivernage sont différentes en fonction de l'âge et les individus de premier hiver hivernent à des latitudes significativement plus méridionales que les individus de troisième hiver et les adultes ;
- (2) Les individus de premier et deuxième hiver sont significativement plus dispersés que les individus plus âgés.

Question 3 : Quelle est l'influence de la stratégie de migration sur la survie des individus ? (en lien avec la question 2)

Le taux de survie des individus juvéniles entre l'instant où ils sont bagués et le début de l'hiver est très faible (50.3% pour les colonies du groupe Nord+Somme par exemple) (Figure 11).

À ce taux de survie faible s'ajoute un certain pourcentage d'échecs des couvées et de mortalité (œufs non éclos, prédation des poussins, etc.) qui peut exister avant le baguage des jeunes individus (une ou deux semaine avant l'envol). Il existe donc une forte sélection des individus durant les premiers mois de leur vie³³.

Cette sélection importante des individus les plus robustes pourrait expliquer la forte augmentation du taux de survie des juvéniles (environ 90% selon les colonies) durant leur premier hiver dans la zone 2 (la plus au sud), probablement due également à la diminution du nombre d'individus, et donc à une compétition pour la nourriture moindre.

Marvelde *et al*⁸ ont également réalisé un programme de baguage couleur sur 2841 poussins de Mouettes mélanocéphales. Ils ont trouvé un taux de survie annuel des individus juvéniles d'environ 55 (+/- 2) %. Ce taux de survie annuel des juvéniles est assez similaire à ceux calculés dans notre étude ($50.3 \times 90.6 = 45.6\%$ pour le groupe Nord+Somme et $67.8 \times 85.9 = 58.2\%$

pour le groupe Seine-et-Marne), même s'il existe une grande variabilité selon la colonie d'origine.

C'est la compétition qui pourrait également expliquer le taux de survie hivernal plus faible chez les individus immatures dans la zone 2 que chez les juvéniles (78.9% pour le groupe de colonies Nord+Somme). En effet, les individus immatures sont dans l'ensemble des zones moins dispersés en hiver que les individus juvéniles (Figure 8), et donc probablement présents dans des aires à plus fortes densités, et donc à plus forte compétition alimentaire.

Les taux de survie des adultes sont assez difficiles à analyser car ils présentent d'importants écarts-types, dus au nombre de données plus faibles. De plus, les bagues couleurs, avec le vieillissement des oiseaux, s'usent fortement, et peuvent devenir illisibles ou même se casser (C. Duponcheel, communication et observation personnelles). C'est cet argument qui pourrait expliquer des taux de survie qui semblent plus faibles chez les adultes que chez les autres classes d'âges. On s'attendrait en effet à des taux de survie très importants chez les adultes, les Laridés étant en général des espèces à longue espérance de vie. Une étude réalisée sur le Goéland d'Audouin *Larus audouinii* a par exemple montré un taux de 0.91 +/- 0.06 pour les individus adultes³⁴.

Environ 25% (Figure 10) des individus n'hivernent pas dans la zone 2, et restent dans la zone la plus septentrionale (zone 1) et donc ne migrent pas ou peu en automne. Ces individus, quelque soit leur classe d'âge ou leur colonie d'origine, ont tous un taux de survie hivernal très proche de 1, avec un écart-type nul. L'ensemble des individus de notre échantillon de la population française de mouettes mélanocéphales qui hivernent dans la zone 1 survit donc durant cet hiver.

Les mouettes mélanocéphales auraient donc plus d'avantages à ne pas migrer en hiver. En effet, la migration sur une longue distance nécessite une grande dépense d'énergie³⁵, ce qui peut entraîner une plus forte mortalité. De plus, les jeunes individus, inexpérimentés, en se dispersant moins et en restant à proximité des autres individus, notamment les plus vieux, peuvent disposer des « informations publiques » et donc localiser plus facilement les zones d'alimentation optimales. C'est le cas par exemple chez la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*³⁶ qui utilise « l'information publique » fournie par les individus conspécifiques en période de reproduction.

Enfin, hiverner à faible distance des zones de reproduction, comme nous l'avons vu précédemment, est un avantage pour les adultes reproducteurs. S'ils migrent moins loin, ils pourront en effet revenir plus rapidement sur les aires de reproduction, soumises à une forte compétition pour les nids.

Une étude réalisée par le baguage sur le Merle noir *Turdus merula* a montré que la proportion d'individus non-migrants (résidents) augmente depuis 1970³⁷. L'augmentation des températures, due aux changements globaux que nous connaissons actuellement, pourrait avoir entraîné une sélection des oiseaux résidents, ce trait étant partiellement hérité génétiquement³⁸, car ils n'auraient plus d'avantage à migrer. Le comportement de « résidents » étant plus avantageux pour les Mouettes mélanocéphales, nous pourrions nous attendre, à long terme, à une adaptation similaire et peut être à une disparition du comportement de migration.

CONCLUSION

L'étude de la survie et de la migration des mouettes mélanocéphales françaises nous permet de faire des hypothèses pour expliquer l'expansion rapide de cette espèce :

- (1) Une forte sélection des jeunes individus les plus robustes dès la naissance leur permettra d'obtenir un taux de survie élevé durant leur premier hiver malgré leur forte dispersion et leur inexpérience.
- (2) La stratégie d'hivernage des adultes, qui s'éloignent peu des aires de reproduction, leur procure un accès plus rapide à ces aires qui optimisera la reproduction l'été suivant.
- (3) Une adaptation de certains individus, qui abandonnent la migration et se sédentarisent, augmente fortement leur taux de survie et pourrait être sélectionnée à long terme.

Le programme de baguage n'étant pas interrompu (déjà 3 poussins bagués en 2012, voir Figure 13), la poursuite de cette étude dans quelques années permettra de constater ou non la sélection de ce caractère de sédentarisation. De plus, ce type de suivi étant réalisé dans de nombreux pays d'Europe, la création d'une base de données de baguage internationale pourrait permettre de mieux comprendre les mouvements de colonisation, et l'origine des individus présents sur les colonies installées récemment.



Figure 13 : poussin de Mouette mélanocéphale bagué le 08/06/2012 (troisième individu bagué cette année), à gauche : en attendant de sa bague couleur, à droite : pose de sa bague couleur T97

BIBLIOGRAPHIE

1. Huntley, B., *et al.* (2007) *A climatic atlas of European breeding birds*. Durnham University, The RSPB, Barcelona
2. Voous, K.H. (1960) *Atlas of European birds*. Nelson, New York
3. Géroutet, P. (1999) *Les Palmipèdes d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris
4. Dubois, P.J., *et al.* (2008) *Nouvel inventaire des oiseaux de France*. Delachaux et Niestlé, Paris
5. Meininger, P., *et al.* (1998) *Proceedings of the 1st International Mediterranean Gull Meeting, Le Portel, Pas-de-Calais*. EcoNum, Bailleul
6. Johnson, A., and Isenmann, P. (1971) La nidification de la Mouette mélanocéphale *Larus melanocephalus* en Camargue. *Alauda* 39, 105-111
7. Yesou, P. (1997) Nidification de la Mouette mélanocéphale *Larus melanocephalus* en France, 1965-1996. *Ornithos* 4, 54-62
8. Marvelde, L., *et al.* (2009) Age-specific density-dependent survival in Mediterranean Gulls *Larus melanocephalus*. *Ardea* 97, 305-312
9. Dubois, P.J., and Rousseau, E. (2005) *La France à tire-d'aile*. Delachaux et Niestlé, Paris
10. Dorst, J. (1956) *Les migrations d'oiseaux*. Payot, Paris
11. Baker, R.R. (1980) The significance of the Lesser Black-backed Gull to models of birds migrations. *Bird Study* 27, 41-50
12. Ketterson, E.D., and Nolan, V.J. (1983) The evolution of differential bird migration. *Current Ornithology* 1, 357-402
13. Shedden, C.B., *et al.* (1985) The influence of colour-rings on recovery rates of Herring and Lesser Black-backed Gulls. *Ringing and Migration* 6, 52-54

14. Olsen, K.M., and Larsson, H. (2003) *Gulls of Europa, Asia and North America*. Helm Identification Guides, London
15. Anderson, D.R., *et al.* (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9, 683-693
16. Levene, H. (1960) *Robust tests for equality of variances*. Stanford University Press, Stanford
17. Schwarz, C.J., and Arnason, A.N. (1996) A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics* 52, 860-873
18. Lebreton, J.D., *et al.* (2009) Modeling individual animal histories with multistate capture-recapture models. *Advances in ecological research* 41, 87-173
19. Cormack, R.M. (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51, 429-438
20. Jolly, G.M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration—Stochastic model. *Biometrika* 52, 225-247
21. Seber, G.A.F. (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52, 249-259
22. Pradel, R., *et al.* (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59, 43-53
23. Choquet, R., *et al.* (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32, 1071-1074
24. Choquet, R. (2012) E-SURGE. (1.8.5 edn), CEFE, Biometry and population biology team
25. Akaike, H. (1973) *Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, Second International Symposium on Information Theory*. Springer-Verlag, Hungary
26. Anderson, D.R., and Burnham, K.P. (1999) Understanding information criteria for selection among capture-recapture or ring recovery models. *Bird Study* 46, 14-21

27. Newton, I. (2008) *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, London
28. Wernham, C.V., et al. (2002) *The migration atlas : movements of the birds of Britain and Ireland*. Poyser, London
29. Kilpi, M., and Saurola, P. (1985) Movements and survival areas of Finnish common gulls *Larus canus*. *Ann. Zool. Fennici* 22, 157-168
30. Hallgrimson, G.T., et al. (2012) Migration pattern of Icelandic Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus graellsii* : indications of a leap-frog system. *Journal of Ornithology* DOI: 10.1007/s10336-012-0816-4
31. Delegrange, A. (2010) Le goéland brun (*Larus fuscus*) nicheur dans le Nord-Pas-de-Calais : étude de l'hivernage et des migrations par le baguage. Université de Lille1, Station Marine de Wimereux
32. Baker, R.R. (1978) *The evolutionary ecology of animal migration*. Holmes & Meier, London
33. Newton, I. (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, San Diego
34. Oro, D., et al. (2004) Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *The Royal Society* 271, 387-396
35. Alerstam, T., et al. (2003) Long-distance migration : evolution and determinants. *Oikos* 103, 247-260
36. Danchin, E., et al. (2004) Public information : from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305, 487-491
37. Rivalan, P., et al. (2006) Contrasting responses of migration strategies in two European thrushes to climate change. *Global Change Biology* 13, 275-287
38. Berthold, P. (2001) *Bird migration : a general survey*. Oxford University Press, Oxford