



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2017

N°attribué par la bibliothèque

|||||

THESE

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE
NATURELLE**

Spécialité : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement par

Manon Ghislain

Le

**Réponses démographiques des oiseaux aux
changements globaux dans l'espace : des tendances
nationales à la gestion locale**

Sous la direction de : **Monsieur Henry, Pierre-Yves, Maître de conférences,**

Monsieur Jiguet Frédéric, Professeur

JURY :

Mme. Machon, Nathalie	Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris (075)	Présidente
M. Henry, Pierre-Yves	Maître de conférences, Muséum national d'histoire naturelle, Brunoy (091)	Directeur de Thèse
M. Jiguet, Frédéric	Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris (075)	Directeur de Thèse
M. Barbraud, Christophe	Chargé de Recherche, CNRS, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Villiers-en-Bois (076)	Rapporteur
M. Besnard, Aurélien	Maître de conférences, CNRS, Université de Montpellier (034)	Rapporteur
M. Gimenez Olivier	Maître de conférences, CNRS, Université de Montpellier (034)	Examineur
Mme. Machon, Nathalie	Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris (075)	Présidente

Remerciements

Mes premiers remerciements vont à mon encadrant **Pierre-Yves Henry**, pour la confiance qu'il a eu en moi en m'acceptant sur ce projet de thèse, et pour la patience qu'il a gardé tout au long de ces trois ans. Merci pour son encadrement, ses conseils avisés, et la transmission de ses connaissances.

Je remercie également **Frédéric Jiguet** d'avoir accepté de prendre la direction de ma thèse, et de m'avoir envoyée sur le terrain découvrir la fabuleuse ville de Volgograd, en participant au programme Ortolan.

Merci également à **Olivier Gimenez** pour toutes les connaissances qu'il a pu partager avec moi, pour son aide éclairée pour le développement des modèles bayésiens, sa participation à mes comités de thèse, sa réactivité à toute épreuve et ses encouragements.

Pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse, consacrer du temps à l'évaluation de mes recherches et me permettre de bénéficier de leur expertise et leurs conseils, je remercie **Aurélien Besnard**, **Christophe Barbraud**, et **Nathalie Machon**, également pour son implication essentielle de directrice de l'école doctorale.

Merci aux membres de mes comités de thèses : **Alexandre Robert** et **Isabelle Le Viol** pour leur aide, leur soutien et leurs idées, **Christophe Luczak** pour la confiance qu'il m'a accordée, et les échanges enrichissants que nous avons pu avoir durant mes stages de Master, et **Romain Julliard** pour son expérience, pour la dynamisation passée du CRBPO, en particulier du programme STOC-Capture, et la direction du CESCO, une des unités dans laquelle j'ai eu la chance d'être accueillie.

Je remercie **Fabienne Aujard**, directrice de l'unité MECADEV pour avoir pu y réaliser ma thèse, et **Marc Théry**, pour l'animation de l'équipe BIOADAPT.

Merci à toute l'équipe du CRBPO, **Khaldia Akkari**, **Olivier Dehorter**, **Pierre Fiquet**, **Marielle Peroz** et **Romain Provost**, pour tout le travail qu'ils accomplissent pour centraliser les données et coordonner les bagueurs, sans lequel le baguage n'existerait pas en France. Merci à **Jérôme Fournier**, pour les riches échanges que nous avons pu avoir, sur le baguage et sur ses missions en Terre Adélie. Merci également à **Romain Lorrillière** pour ses chouettes chaussettes.

Un merci particulier à tous les **bageurs** qui se sont pour la plupart bénévolement investis dans le STOC-Capture, et ont ainsi contribué depuis plus de 25 ans à la construction de cette base de données.

Je remercie la **région Nord-Pas-de-Calais**, et la **Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité**, qui ont financé le projet, et également tous ses partenaires : le Laboratoire d'Océanographie et de Géosciences (Université Lille 1), CAP-ORNIS Baguage, le Conseil Général du Département du Nord, les Espaces Départementaux Naturels du Pas-de-Calais, le Parc Naturel Régional des Caps et Marais

d'Opale, le Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement 'Chaine des Terrils' et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS Montpellier).

Timothée Bonnet, merci pour ton aide indispensable depuis la Suisse pour le développement des modèles, désolée d'avoir monopolisé ton attention durant deux soirées du nouvel an pour ça. Merci pour ton implication dans l'écriture du papier, surtout durant le « rush » final.

Nicolas Villain, mon collègue préféré, merci pour ces trois années passées dans le même bureau. Cette thèse aurait été beaucoup moins supportable sans les centaines de litres de thé à la menthe bues, les dizaines de plaques de chocolat noir mangées, les sorties piscines, les soirées walking dead, sushis, mojitos, Game of Thrones, pintes, burgers et poutines. Plus qu'un collègue, tu as été un ami sur qui j'ai pu compter, pour me remonter le moral et t'embarquer avec moi dans les projets les plus fous, comme l'organisation du 3rd YNHM.

Je remercie aussi **Ugoline Godeau**, la stagiaire la plus cool du monde, pour le boulot que tu as réalisé et les défis de programmation que tu as relevé. Merci également d'avoir amené un peu de geekerie qui manquait dans ce labo.

Merci à tous les collègues MECADEV de Brunoy, **Fabien Pifferi** pour nous avoir permis d'avoir un sujet de moquerie grâce à sa voiture, **Jérémie Terrien** pour sa passion pour la reine des neiges, **Fathia Djelti**, **Delphine Champeval** et **Isabelle Hardy** pour les discussions amicales durant les moments de pause.

Merci également aux étudiants MECADEV de Brunoy, **Julie Landes** pour les thermos de thé et les discussions partagées dans notre bureau, **Céline Brunel** pour la belle amitié qui a perduré entre nous, **Sophie Dupont** pour sa bonne humeur et ses photos de cochons d'indes, **Thomas Le Tallec** pour l'exemple de droiture et d'assiduité au travail, **Laureline Chaise** pour ses récits des Kerguelen, **Pauline Thomas** pour m'avoir fait découvrir l'élevage de crevettes, et **Morgane Maillard** pour son innocence.

Manuela Da Fonseca et **Nadine Desplanques**, merci pour votre aide dans les nombreuses formalités administratives, très prenantes et pas toujours évidentes.

Mes remerciements vont également à mes collègues doctorants du CESCO, en particulier : mes collègues de bureau **Pauline Pierret** pour son soutien, son aide, sa relecture et ses encouragements et **Marine Levé**, pour sa bonne humeur et les discussions partagées avec une tasse de thé, **Claire Lorel** pour la super carte du matériel et méthode de la partie 2 (PS : désolée pour ton duvet et ton k-way), **Julie Pauwels**, pour avoir si brillamment pris la relève à la présidence du BDEM, **Nicolas Dubos** et **Léo Bacon**, pour leur aide pour les analyses stressantes de dernière minute, et finalement **Elie Gaget** pour tes talents de DJ.

Pour la grande aventure et les fabuleuses rencontres durant mon année de présidence, je ne pourrais pas ne pas remercier toute l'équipe du **Bureau des Doctorants et des Etudiants du Muséum**, ainsi que l'équipe d'organisation du **3rd Young Natural History scientists Meeting**.

Plus que des colocataires, ils ont été une véritable famille pour moi durant ces trois ans : merci **Julien Laignel, Cindy Fournier, Damien Delor et Jimmy Carter**.

Pour la passion pour l'ornithologie, la randonnée, les bivouacs sauvages, la cuisine au feu de bois et les jeux stupides que nous partageons depuis presque 12 ans maintenant, et pour m'avoir supportée toutes ces années, merci à mes meilleurs amis (les « ornithos ») : **Aurélien Salesse, Adrien Chaigne, Camille Denozière, Denis Guillaumin, et Timothée Bonnet**.

Merci à **Flore Delecourt** pour la colocation depuis quelques mois, les repas chips, la tolérance envers mon chat, les bobuns maison, la musique disco et ton soutien pour la dernière soirée de rédaction.

Pierre Quévreux, merci pour ton soutien durant ces derniers mois de thèse éprouvants. Rien n'aurait été pareil sans les pizzas maison, les goûters au bureau entre deux pages de rédaction, et les promenades parisiennes pour m'aérer l'esprit.

Evidemment, je remercie **mes parents** d'être fantastiques : avec une mère qui sauve les chatons en les nourrissant au biberon, et un père qui se met en colère si quelqu'un a le malheur de couper un arbre, je ne pouvais que devenir l'écologue sensible et motivée que je suis aujourd'hui. Merci à eux de m'avoir soutenue et encouragée jusqu'au bout pour cette thèse avec leurs récurrents « finis tes études d'abord ».

Gudule, merci, petit truc, d'être arrivé de nulle part au moment où j'avais le plus besoin de toi, et de t'être accroché à la vie de toutes tes forces.

Curriculum vitae

Articles

Article lié à la thèse :

Ghislain M., Bonnet T., Godeau U., Dehorter O., Gimenez O., Henry P.-Y. (2017). Climate drives the high survival synchrony among temperate songbird, *Ecology* (*prêt à soumettre*)

Autre article :

Dubos N., Le Viol I., Robert A., Teplitsky C., Ghislain M., Dehorter M., Julliard R. & Henry P.-Y. (2016). Body size is poorly predicted by temporal anomalies in climate and net primary production in breeding temperate songbirds, *Global Ecology and Biogeography* (*soumis*)

Participation à des congrès

Présentations orales

Ghislain M., Bonnet T., Gimenez O., Dehorter O., Henry P.-Y. Searching for the climatic synchronizers of annual fluctuations in survival across temperate songbirds 4^{ème} Society for Conservation Biology of Oceania Meeting et Queensland Ornithological Conference, Juillet 2016, Brisbane, Australie

Ghislain M., Bonnet T., Gimenez O., Dehorter O., Henry P.-Y. Very high synchrony of survival between species for common songbirds: which climate contribution? 3^{ème} Young Natural History scientists Meeting, Février 2016, Paris, France

Présentations affichées

Ghislain M., Henry P.-Y. Demographic responses of common birds to climate change through space: from national trends to local management 2^{ème} Young Natural History scientists Meeting meeting, Février 2015, Paris, France.

Ghislain M., Gimenez O., Luczak C., Jiguet F., Henry P.-Y. Projet de recherche DEMOSPACE — 2013-2016 : Réponses démographiques des oiseaux aux changements globaux dans l'espace : des tendances nationales à la gestion locale en Nord-Pas de Calais Journée d'échange « Le changement climatique : des impacts régionaux aux pistes d'adaptation, du Nord-Pas-de-Calais à l'Eurorégion », Décembre 2013, Lille, France

Autre

Réalisation d'un mini-film de présentation du projet DEMOSPACE pour le colloque : Au croisement de la recherche et des territoires, Novembre 2014, Lille, France

Enseignements et encadrement de stage

Supervision d'étudiant

Janvier-Juin 2015: Stage de Master 2 d'Ugoline Godeau "Réponses démographiques des passereaux communs aux variations climatiques en France" (Master 2 en Écologie, Biodiversité et Évolution, Université de Paris Sud, co-supervision P.-Y. Henry)

Enseignement

Octobre-Novembre 2013, Janvier 2015: Chargé de cours au CRBPO (MNHN) : gestion et analyse de données de baguages d'oiseaux, estimation de tailles de populations et analyses de survies de données de capture-marquage-recapture

Août 2014, 2015 et 2016: Encadrement de formation sur le terrain pour les candidats à la certification de marquage d'oiseaux (Mark, France)

Autres expériences scientifiques

Organisation du 3^{ème} Young Natural History scientists Meeting, congrès international pour jeunes chercheurs du Muséum National d'Histoire Naturelle, comme présidente de l'association organisatrice, le Bureau des Doctorants et des Etudiants du Muséum.

Liste des figures

Figure 1 Moyenne annuelle et mondiale des anomalies de la température de surface combinant les terres émergées et les océans par rapport à la moyenne établie pour la période 1986–2005	15
Figure 2 Anomalies de températures, année par année depuis 1900	16
Figure 3 Niveaux hiérarchiques de réponses au changement climatique	17
Figure 4 Changement des dates d'arrivée à la colonie de reproduction en relation avec le NDVI enregistré sur les sites d'hivernage	18
Figure 5 Relation entre : (A) Nombre de jeunes à l'envol par œuf pondu et nombre de jours avec plus de 10mm de pluie durant la seconde partie de la période de reproduction, (B) Nombre de recrues par jeune volant et (C) survie des mâles reproducteurs en fonction du nombre de jours de pluie durant la période de reproduction	19
Figure 6 Populations férales de moutons a) Séries temporelle des comptages sur Hirta (rouge) et Boreray (vert) b) Nuage de point des deux séries temporelles	16
Figure 7 Différences interspécifiques dans la contribution relative de la variance environnementale à la variance du taux de croissance de population pour le taux de fécondité (a), la survie juvénile (b), la survie adulte (c).....	25
Figure 8 Nombre de stations STOC-Capture en France métropolitaine actives par année	28
Figure 9 Répartition des stations de STOC-Capture en France métropolitaine	30
Figure 10 Nombre de stations présentes dans chaque milieu.....	31
Figure 11 Distribution du nombre de sessions par an réalisé pour chaque année et site	36
Figure 12 Schéma des estimations de survies en fonction de l'année de capture selon la méthode utilisée.....	42
Figure 13 Schéma conceptuel : représentations théoriques des variations de survies annuelles de quatre espèces, en cas de parfaite ou de faible synchronie.....	49
Figure 14 Schéma conceptuel : Réponses possible des survies locales à une variable climatique	50
Figure 15 Schéma conceptuel : Contribution du climat aux variations temporelles de survies.....	50
Figure 16 Schéma conceptuel : Variations possibles de réponses des espèces ou de groupes d'espèces aux variables climatiques	51
Figure 17 Fluctuations interannuelles des probabilités de survie locale par espèce (23), pour des individus adultes mâles non- <i>transients</i>	56
Figure 18 Relation entre survie annuelle des mâles adultes non- <i>transients</i> de fauvelles à tête noire et anomalies de précipitations et de températures	58
Figure 19 Relation entre survie annuelle des individus adultes males non- <i>transients</i> du Rouge-gorge familial et NAO en hiver.....	59

Figure 20 Relation entre survie annuelle des individus adultes mâles non- <i>transients</i> de Rossignol philomèle et Sahel rainfall en hiver.	59
Figure 21 Somme des poids d'AICc de tous les modèles incluant un paramètre climatique spécifique tiré de la procédure de sélection de modèles.	60
Figure 22 Nombre d'individus par espèce.	62
Figure 23 Variations annuelles des températures (en °C) et précipitations (en mm) printanières moyennes.	64
Figure 24 Estimations des taux de survies (en pourcents) des adultes de <i>Phragmites</i> des joncs entre 1969 et 1984 de deux sites du sud de l'Angleterre, en fonction de l'index de précipitation au Sahel de la saison humide précédente (Mai-Octobre) à l'ouest de l'Afrique.....	65
Figure 25 Variations temporelle des Sahel Rainfall Index de 1969 à 2013, pour comparer notre études (1989 à 2013) avec celles de Peach et al. (2008, 1963 à 1988) et Salewski et al. (2013, 1972 à 2005).66	
Figure 26 Répartition des 197 sites et leur habitat selon les régions biogéographiques et les régions administratives.....	72
Figure 27 Somme des poids d'AICc de chaque modèle incluant un paramètre en particulier (voir Tableau 10).....	76
Figure 28 Boîte à moustaches des survies moyennes des sites par année en fonction de leurs paramètres géographiques : a gauche, l'habitat; a droite, la région biogéographique	77
Figure 29 Somme des poids d'AICc de chaque modèle incluant un paramètre en particulier (voir Tableau 11).....	78
Figure 30 Boîte à moustaches des variances des probabilités de survie de chaque site par habitat....	79
Figure 31 Somme des poids d'AICc de chaque modèle incluant un paramètre en particulier (voir Tableau 12).....	80
Figure 32 Régression (en noir) des probabilités de survie à l'échelle des sites en fonction des anomalies de température (à gauche) et de précipitations (à droite).	80
FIGURE 33 Somme des poids d'AICc de chaque modèle incluant un paramètre en particulier (voir Tableau 13).....	82
Figure 34 Différences des effets des anomalies de précipitations et de températures sur la survie adulte des fauvettes à tête noire mâles en fonction de l'habitat du site	82
Figure 35 A gauche : Relation entre anomalies annuelles du nombre total d'individus et anomalies annuelles du nombre d'individus adultes. A droite : Relations entre survies annuelles et anomalies du nombre total d'individus ou anomalies du nombre d'individus adultes.	90
Figure 36 Relation entre anomalies de survies par espèce et d'une année t et anomalies de survies par espèces de l'année t-1.....	92

Figure 37 Relation entre survie résiduelle des taux de survie locale annuelle des mâles d’Hirondelles de rivage et de la taille de la population d’Europe occidentale, après avoir autorisé un effet des précipitations au Sahel.....93

Liste des tableaux

Tableau 1 Codes d'âges des individus possibles dans la base et leur correspondance.....	34
Tableau 2 Codes de sexes des individus possibles dans la base et leur correspondance	35
Tableau 3 Résultats des tests GOF pour chaque espèce : Probabilités d’absence de <i>transients</i> et de <i>trap-dependance</i>	38
Tableau 4 Probabilité d'absence d'individus <i>transients</i> en fonction des dates de captures.....	40
Tableau 5 Résultats des tests GOF pour chaque espèce après suppression de la première capture de chaque individu	41
Tableau 6 Test de la méthode de gestion de <i>transients</i> de (Hines et al. 2003) sur l'amélioration de l’adéquation du modèle et de la précision des estimations de survies (écart-types).....	43
Tableau 7 Détails de la sélection de modèle par AICc de l’investigation de l’effet sur la survie adulte des a) anomalies printanières de températures (T) et précipitations (P) (seulement les six meilleurs modèles sont montrés), b) anomalies hivernales de NAO, c) anomalies de Sahel Rainfall (SR)	57
Tableau 8 Estimations des paramètres du meilleur modèle examinant les effets des variations climatiques sur la survie adulte, et part de variance temporelle (annuelle) expliquée par le climat ...	61
Tableau 9 Comparaison des variances temporelles et de l'ICC d'un modèle classique et d'un modèle pour lequel le nombre d’individus des quatre espèces les plus abondantes a été équilibré	63
Tableau 10 Détails de la sélection de modèle par AICc de l’investigation des effets géographiques comparés à l’effet site sur la survie adulte à l’échelle du site	76
Tableau 11 Détails de la sélection de modèle par AICc de l’investigation des effets géographiques sur la variance de la survie adulte de chaque site	78
Tableau 12 Détails de la sélection de modèle par AICc de l’investigation des anomalies climatiques locales sur la survie adulte à l’échelle du site	80
Tableau 13 Détails de la sélection de modèle par AICc de l’investigation des anomalies climatiques locales sur la survie adulte à l’échelle du site en fonction des paramètres géographiques	81
Tableau 14 Parts de variances temporelles (annuelles) expliquées par le climat local printanier et la densité d’individus adultes.....	91
Tableau 15 Nombre d'individus dans chaque catégorie de sexe, et nombre de catégories conservées pour chaque espèce	114
Tableau 16 : Comparaison des modèles pour sélectionner les paramètres influençant la survie	116
Tableau 17 Comparaison des modèles avec et sans covariable individuelle	117

Table des matières

Introduction générale	15
Changements climatiques et biodiversité : quelles réponses ?	15
Réchauffement et variations climatiques.....	15
Contraintes des changements climatiques sur la biodiversité : des individus aux populations	17
La synchronie, outil de mesure des réponses des populations au climat	20
Les conditions environnementales, causes extrinsèques de synchronie.....	20
Densité-dépendance et synchronie.....	21
Au-delà de la synchronie : comment expliquer les différences entre populations ?	22
Traits d'histoire de vie et démographie	22
Désagrégation spatiale des processus démographiques et des effets climatiques	23
La survie adulte : un indicateur démographique pour l'étude des populations de passereaux ?	24
Quelles réponses démographiques des passereaux communs aux changements climatiques ?	26
Matériel et Méthodes	28
Le STOC-Capture en France : un suivi national à long terme du fonctionnement des populations d'oiseaux.....	28
Historique et objectifs	28
Un protocole standardisé	29
Contribution des suivis participatifs à large échelle	30
Les passereaux communs, espèces cibles du STOC-Capture	31
Sélection des données	32
Adéquation des données aux modèles de Capture-Marquage-Recapture	37
Choix de la méthode d'analyse	43
E-Surge et Mark, logiciels de CMR user-friendly	43
<i>Marked</i> : le langage de <i>Rmark</i> et la rapidité d' <i>ADMB</i>	43
La solution : la paramétrisation bayésienne.....	44
Modèles initiaux et variables d'ajustement	45
Variables climatiques.....	46
Partie 1 : Synchronie et part de variances temporelles expliquée par les variations climatiques	49
Introduction.....	49
Les variations interannuelles de survies sont-elles synchrones entre espèces ?	49
Un effet global du climat peut-il expliquer une part de cette synchronie ?	49
Des différences entre espèces peuvent-elles expliquer des variations résiduelles de survies non expliquées par les variations climatiques ?	50
Matériel et Méthodes.....	52

Le coefficient de corrélation intra-classe (ICC) comme outil de quantification de synchronie inter-espèce	52
Quel effet du climat sur la survie ? Limite des méthodes bayésiennes et traitement <i>a posteriori</i> des estimations de survies.....	52
L'effet du climat sur la survie et traits d'histoire de vie des espèces	53
Quel part de variance temporelle expliquée par le climat ? Les difficultés d'estimer des R^2 dans les modèles multi-espèces	54
Résultats	56
Synchronie entre espèces des variations temporelles de survie	56
Effet du climat sur la survie adulte	56
Effet du climat et traits d'histoire de vie	61
Part de variance temporelle expliquée par le climat.....	61
Discussion	62
Une très forte synchronie entre espèces.....	62
...en partie attribuable aux variations climatiques... ..	63
...mais une part discutable de la variance temporelle expliquée par le climat.....	66
Partie 2 : De l'échelle nationale à l'échelle locale : les spécificités des sites expliquent-elles des différences démographiques et/ou de réponses aux variations climatiques ?	69
Introduction.....	69
A quelle échelle spatiale les variations interannuelles de survie locale sont-elles les plus synchrones : le pays, la région ou le site ?	69
Comment expliquer les différences de réponses des sites aux variations environnementales ? ..	69
A quelle échelle spatiale s'effectuent les forçages climatiques ?.....	70
Matériel et Méthodes.....	71
Sélection des données pour l'analyse	71
Description des variables géographiques évaluées.....	71
A quelle échelle spatiale les variations de survies sont-elles synchrones ?.....	72
Etude préliminaire des effets de la géographie des sites sur leur survie	73
Variances démographiques temporelles et variables géographiques	74
Variations de survies à l'échelle des sites et climat local	74
Part de variance temporelle expliquée par le climat printanier à l'échelle des sites	74
Résultats	75
Synchronie interannuelle de la survie entre sites et régions biogéographiques	75
Etude préliminaire des effets des paramètres géographiques des sites sur la survie	75
Effets des paramètres géographiques des sites sur la variance de leur survie.....	77

Effet des anomalies climatiques locales sur la survie des sites	79
Part de variance temporelle expliquée par le climat à l'échelle des sites	81
Effets des anomalies climatiques locales en fonction des paramètres géographiques	81
Discussion	83
A quelle échelle spatiale s'observent les variations interannuelles de survies ?	83
Des effets des anomalies climatiques à l'échelle locale, comme à l'échelle nationale	83
Des sensibilités au climat communes à tous les sites ?	83
Partie 3 : Cyclicité et densité-dépendance des variations de survie	86
Introduction	86
Quelle part des variations interannuelles de survie est attribuable à la densité-dépendance ? ...	86
Les variations annuelles de survies sont-elles auto-corrélées dans le temps?	87
Matériel et Méthodes	88
Effet des anomalies de densité sur la survie adulte locale	88
Parts de variance temporelle expliquées par le climat et la densité d'adultes	88
Autocorrélation des variations de survies	89
Résultats	90
Effet des anomalies de densité sur la survie adulte locale	90
Parts de variance temporelle expliquées par le climat et la densité d'adultes	91
Autocorrélation temporelle des variations de survies	92
Discussion	93
La survie locale, dépendante de la densité d'adultes	93
Contribution de la densité et du climat aux variations temporelles de survie	94
Compensation entre autocorrélation des survies et densité	94
Discussion générale	96
Des variations annuelles de survie à l'échelle de la France, induites par forçage climatique et densité-dépendance	96
Expliquer l'impact des variations climatiques	97
Quels seront les effets des changements climatiques sur la survie ?	98
Les limites de l'étude de paramètres démographiques	98
Applications à la conservation	99
Bibliographie	101
Annexes	113
Description des espèces sélectionnées	113
Sexages par espèce	114

Sélection des paramètres	115
Existe-t-il une variation annuelle de la survie différente en fonction du sexe de l'individu ?	115
Existe-t-il une variation annuelle de la survie différente si l'individu est capturé pour la première fois sur le site (transient) ?	115
Existe-il une différence du taux de transience en fonction du sexe ?	116
Y-a-t'il plus de transients chez les individus non sexés ?	116
Existe-t'il une hétérogénéité de capture individuelle ?	116
Description des caractéristiques géographiques des sites étudiés	118
Manuscrit de la partie 1 pour soumission à « Ecology »	123

Introduction générale

Introduction générale

Changements climatiques et biodiversité : quelles réponses ?

Réchauffement et variations climatiques

Le **réchauffement climatique**, également appelé réchauffement global, est défini comme étant « un phénomène d'augmentation des températures sur la plus grande partie des océans et de l'atmosphère terrestre, mesuré à l'échelle mondiale sur plusieurs décennies, et qui traduit une augmentation de la quantité de chaleur retenue à la surface terrestre » (Grand Larousse Universel).

Dès 1897, Svante Arrhenius, prix Nobel de chimie, fait l'hypothèse d'un lien entre la quantité de CO₂ présente dans l'atmosphère et la température globale du globe. Il se rendit alors compte que si le mouvement initié par la révolution industrielle continuait, la teneur en CO₂ de l'atmosphère pourrait augmenter et contribuer à réchauffer le climat : il estime qu'un doublement du taux de CO₂ causerait un réchauffement de ~5 °C, soit un peu plus que les prévisions de 2 à 4,5 °C faites par le GIEC plus de cent ans plus tard, en 2007 (Arrhenius and Holden 1897). Il est aujourd'hui en effet prouvé que ce réchauffement planétaire est effectivement dû à **un forçage anthropique** (« Climate Change 2001: Working Group I: The Scientific Basis », GIEC, 2001).

Même si la prise de conscience des risques des activités humaines sur le climat n'est pas récente, ce n'est que durant ces trente dernières que nous avons commencé à constater à l'échelle planétaire l'augmentation des températures (Figure 1).

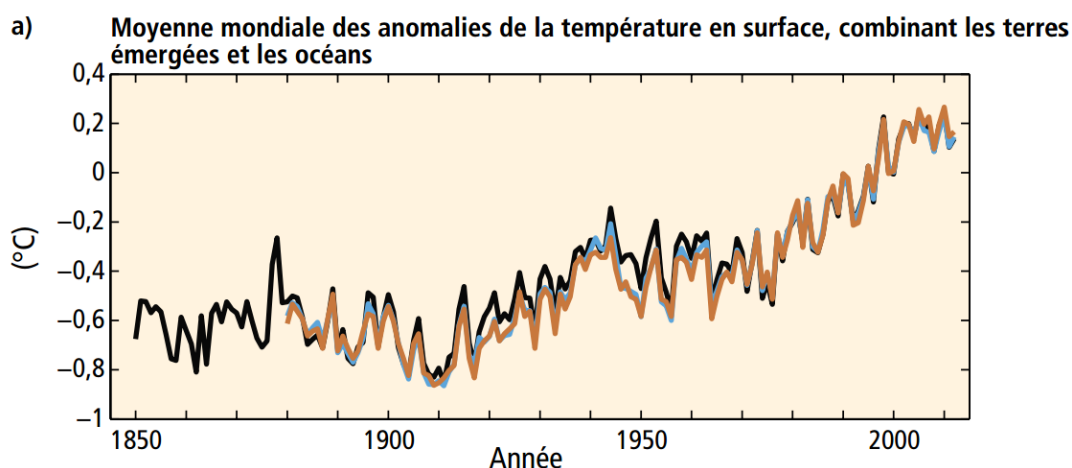


FIGURE 1 MOYENNE ANNUELLE ET MONDIALE DES ANOMALIES¹ DE LA TEMPERATURE DE SURFACE COMBINANT LES TERRES EMERGEES ET LES OCEANS PAR RAPPORT A LA MOYENNE ETABLIE POUR LA PERIODE 1986–2005. LES DIFFERENTS ENSEMBLES DE DONNEES SONT REPRESENTES PAR DES COURBES DE COULEURS DIFFERENTES (RAPPORT DE SYNTHESE DU GIEC, 2014).

¹ Anomalie : écart positif ou négatif des valeurs d'un élément météorologique par rapport à sa moyenne (Grand Larousse Universel)

A l'échelle de la **France**, ces changements climatiques se font particulièrement sentir depuis les années 1980. On constate notamment un nombre très élevé d'années anormalement chaudes ces trente dernières années (Figure 2). L'année 2014 a ainsi été l'année la plus chaude jamais observée en France par Météo France depuis le début des relevés, en 1900, l'année 2015 se plaçant en 3ème position. Dans le futur, outre la hausse des températures moyennes, estimée entre 0.6°C et 1.3°C à un "horizon proche (2021-2050)", il en résultera également "une augmentation du nombre de jours de vagues de chaleur en été" et "une diminution du nombre de jours anormalement froids en hiver" sur l'ensemble de la France. D'ici à la fin du XX^e siècle (2071-2100), les experts prévoient des hausses de températures encore plus fortes (de 2,6 °C à 5,3 °C en été) qui provoqueront des vagues de chaleur et des épisodes de sécheresse plus fréquents et également "un renforcement des précipitations extrêmes" – pouvant entraîner d'importantes inondations (Ouzeau et al. 2014).

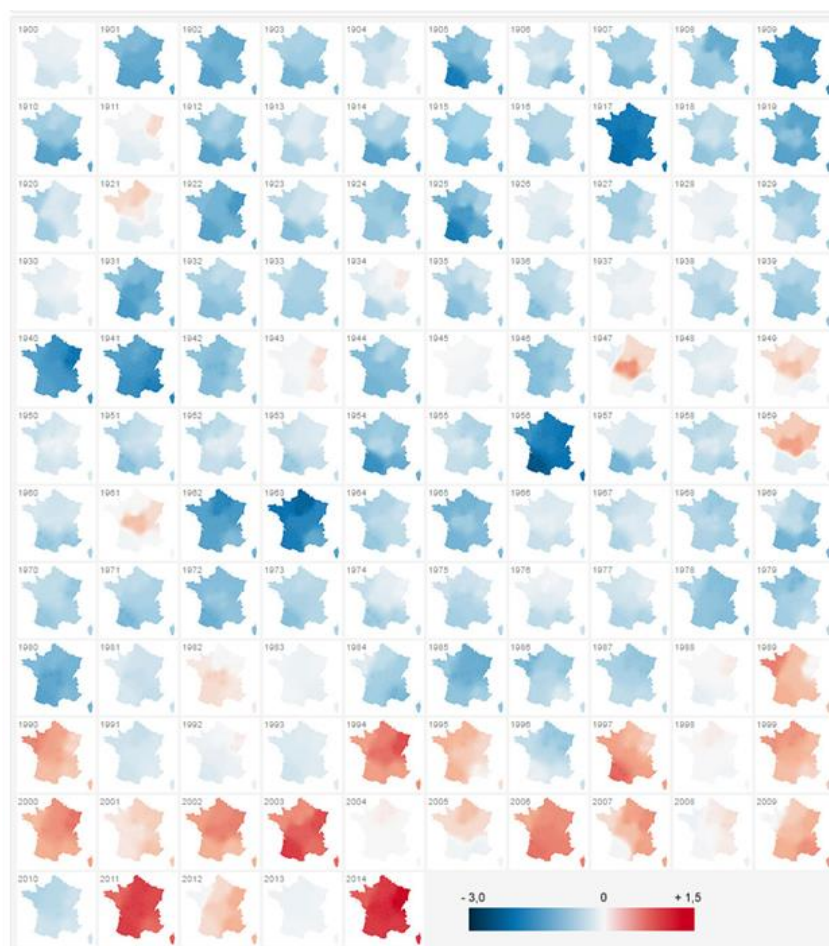


FIGURE 2 ANOMALIES DE TEMPERATURES, ANNEE PAR ANNEE DEPUIS 1900. LES PERIODES FROIDES (EN DESSOUS DE LA NORMALE) APPARAISSENT EN BLEU, CELLES AU-DESSUS EN ROUGE, TANDIS QUE LES CARTES BLANCHES, SE SITUENT DANS LA NORMALE (MODIFIE DE : BARUCH & POUCHARD 2014)

Contraintes des changements climatiques sur la biodiversité : des individus aux populations

Il est avéré aujourd'hui que ces modifications climatiques ont un impact sur la biodiversité. Chacun a déjà entendu parler des menaces que fait peser la fonte précoce des glaces de la banquise arctique sur l'Ours polaire *Ursus maritimus* en raison de l'augmentation des températures (Stirling et al. 2016). Plus récemment, le journal « Le Monde » citait un rapport de l'université du Queensland (Brisbane, Australie), dans lequel les auteurs racontent l'histoire de *Melomys rubicola*, un petit rongeur qui serait le premier mammifère à disparaître à cause du réchauffement climatique (Gynther et al. 2016). Malgré 900 pièges et 60 appareils photos posés sur l'unique île de Bramble Cay où il habitait, ce rongeur reste introuvable. L'élévation du niveau de la mer, et donc l'immersion d'une partie de l'île, ainsi que les événements climatiques extrêmes plus fréquents seraient la cause de sa disparition.

Ces contraintes climatiques sur la biodiversité s'appliquent en cascade via trois niveaux **hiérarchiques** (McLean et al. 2016, Figure 3). Des modifications des **traits individuels** s'enchaîneront des paramètres **démographiques**, qui impacteront la taille de la **population**. Cette chaîne hiérarchique peut être illustrée par l'exemple de la Marmotte à ventre jaune. Chez ce mammifère montagnard du Colorado, il a été démontré qu'une modification de sa **phénologie** (une sortie plus précoce d'hibernation, et donc une reproduction avancée dans le temps) sera synonyme d'une modification d'**histoire de vie** (une plus longue période de croissance pour les jeunes), et donc une **physiologie** optimisée des individus (une masse corporelle plus élevée). De meilleurs **paramètres démographiques** (survie des individus) en lien avec ces changements des traits des individus sont ainsi constatés, augmentant au final la **taille de la population** (Ozgul et al. 2010).

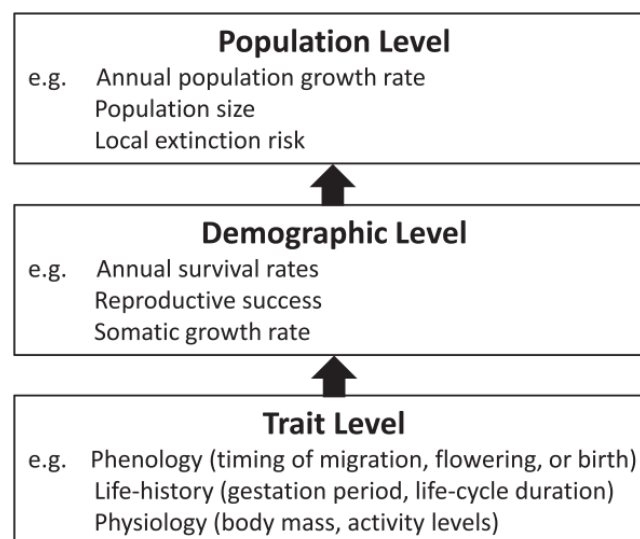


FIGURE 3 NIVEAUX HIERARCHIQUES DE REPONSES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE (MCLEAN ET AL. 2016)

Par exemple chez les oiseaux, certains changements de **traits** des individus sont d'abord constatés, comme des modifications de **phénologie** et de **traits d'histoire de vie**, avec un avancement significatif de dates de ponte de deux jours par degré Celsius (Dunn and Møller 2013) ou une arrivée précoce des hirondelles rustiques *Hirundo rustica* pour les « vieux » adultes (plus d'un an) sur les colonies de reproduction (Figure 4), et donc une reproduction avancée en cas d'hiver au climat favorable (représenté par le NDVI²) (Saino et al. 2004).

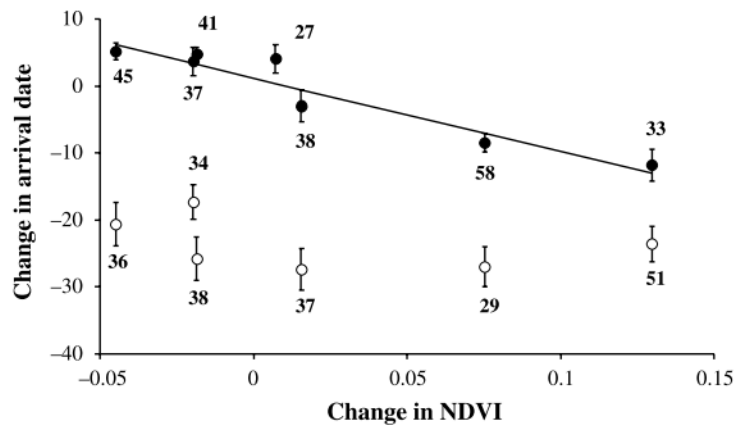


FIGURE 4 CHANGEMENT DES DATES D'ARRIVÉE À LA COLONIE DE REPRODUCTION EN RELATION AVEC LE NDVI ENREGISTRÉ SUR LES SITES D'HIVERNAGE. LA LIGNE REPRÉSENTE LA RÉGRESSION POUR LES POINTS DES VIEUX ADULTES DE PLUS D'UN AN (CERCLES PLEINS). LES CERCLES VIDES REPRÉSENTENT LES JEUNES ADULTES D'UN AN (SAINO ET AL. 2004)

De même, des modifications d'ordre **physiologique** comme des changements de **condition corporelle** (Gardner et al. 2016) ou de **taille** des individus (Gardner et al. 2014), qui seront plus grands en cas de températures plus chaudes l'année précédente, pourraient augmenter leur probabilité de survie.

Des études ont prouvé le lien entre ces modifications physiologiques et/ou comportementales et des variations des paramètres démographiques. Par exemple, la reproduction précoce du bruant chanteur *Melospiza melodia* augmentera son succès de reproduction (Wilson and Arcese 2003).

Ces perturbations de traits entraîneront donc en cascade des modifications au niveau **démographique** (Cubaynes et al. 2011), on peut ainsi relier aux variations climatiques : (1) la **survie juvénile**, par exemple celle des jeunes de troglodytes mignons *Troglodytes troglodytes*, particulièrement vulnérables aux années pluvieuses, qui présente alors une réduction de 25% de leur survie (Robinson et al. 2007) ; (2) la **survie adulte** (Loison et al. 2002); (3) le **recrutement** des nouveaux adultes

² NDVI : Indice de Végétation de la Différence Normalisée, sensible à la quantité et la vigueur de la végétation

reproducteurs dans la population locale (Öberg et al. 2015) ; ou encore (4) la **productivité**, définie la proportion de jeunes dans la population totale (Julliard et al. 2004). Par exemple, les précipitations durant la période de reproduction du traquet motteux *Oenanthe oenanthe* ont un effet négatif sur leur démographie, le nombre de jours de pluies diminuant le succès reproducteur, le recrutement ou la survie des adultes reproducteurs (Öberg et al. 2015), (Figure 5).

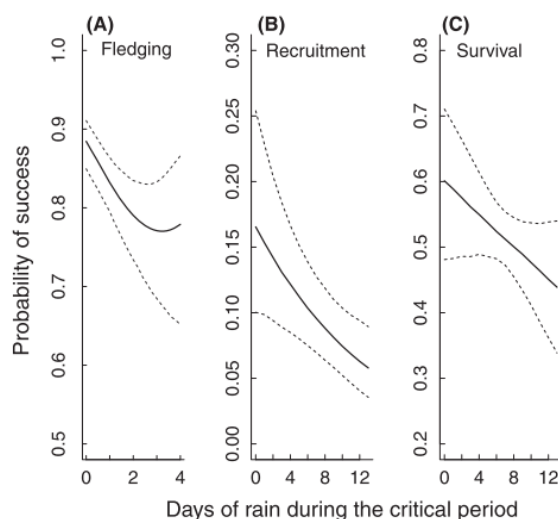


FIGURE 5 RELATION ENTRE : **(A)** NOMBRE DE JEUNES A L'ENVOL PAR ŒUF PONDU ET NOMBRE DE JOURS AVEC PLUS DE 10MM DE PLUIE DURANT LA SECONDE PARTIE DE LA PERIODE DE REPRODUCTION, **(B)** NOMBRE DE RECRUES PAR JEUNE VOLANT ET **(C)** SURVIE DES MALES REPRODUCTEURS EN FONCTION DU NOMBRE DE JOURS DE PLUIE DURANT LA PERIODE DE REPRODUCTION (ÖBERG ET AL. 2015)

C'est via ces phénomènes démographiques que des modifications seront observées à l'**échelle des populations**. Le réchauffement climatique modifie la **répartition** de certaines espèces d'oiseaux : en Europe par exemple, il a été constaté un changement dans les communautés d'oiseaux et de papillons, avec un décalage vers le nord respectivement de 37 et 114 km (Devictor et al. 2012). Ce décalage n'est cependant pas suffisant pour compenser le décalage des températures vers le nord (*id est* leur augmentation), et les populations accumulent des « dettes climatiques ». De même, les espèces à maximum thermique³ faible montrent un plus net **déclin** entre 1980 et 2005 (Jiguet et al. 2010b).

³ Moyenne des températures printanières et estivales de la partie la plus chaude de l'aire de reproduction en Europe

La synchronie, outil de mesure des réponses des populations au climat

La **synchronie** entre différentes populations est définie comme des changements coïncidents dans la taille ou la démographie de ces populations locales (Schaub et al. 2015). Elle existe chez de nombreux taxons : les mammifères, Grenfell *et al.* (1998) ayant montré une très forte synchronie dans les fluctuations des tailles de deux populations différentes de moutons sur deux îles de l'archipel de Saint-Kilda en Ecosse (Figure 6); les insectes (Peltonen et al. 2002) ou encore les oiseaux, comme c'est le cas de la taille des populations de Pluvier neigeux *Charadrius nivosus* synchronisée au sud de la côte pacifique des Etats-Unis (Eberhart-Phillips et al. 2016).

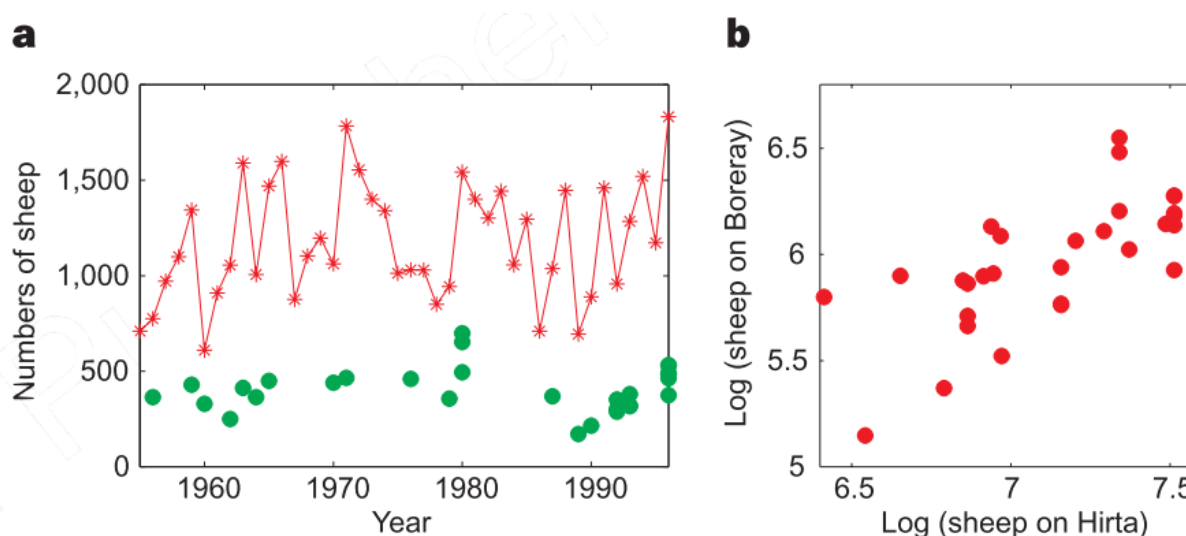


FIGURE 6 POPULATIONS FERAIRES DE MOUTONS A) SÉRIE TEMPORELLE DES COMPTAGES SUR HIRTA (ROUGE) ET BORERAY (VERT) B) NUAGE DE POINT DES DEUX SÉRIES TEMPORELLES (EN LOG) (GRENFELL ET AL. 1998)

Cette synchronie peut concerner plusieurs populations d'une même espèce, comme dans l'exemple du mouton ou du Pluvier neigeux, mais aussi plusieurs espèces différentes d'une même communauté : sur l'île de May en Ecosse, trois espèces coloniales d'alcidés, le Macareux moine *Fratercula arctica*, le Guillemot de troïl *Uria aalge* et le Pingouin torda *Alca torda* ont une survie des adultes synchronisée à plus de 75% entre espèces (Lahoz-Monfort et al. 2011).

Nous en étudierons ici les deux principales catégories de facteurs pouvant expliquer la synchronie : les causes extrinsèques, ou environnementales, et les causes intrinsèques propres aux populations (Hudson and Cattadori 1999).

Les conditions environnementales, causes extrinsèques de synchronie

Premièrement, les causes **extrinsèques**, aussi appelées « **effet Moran** », concernent les variables environnementales communes qui pourraient expliquer cette corrélation de dynamique de plusieurs populations (Saether et al. 2007). Elles peuvent être diverses, comme (i) la **régulation des prédateurs** commune sur les différentes populations des Pluviers neigeux au sud des Etats-Unis (Eberhart-Phillips et al. 2016), ou (ii) l'abondance des **ressources alimentaires** : les faînes des arbres expliqueraient en

partie la synchronie de démographie des populations de Mésanges charbonnières *Parus major* et de Mésanges bleues *Cyanistes caeruleus* du nord de l'Europe (Saether et al. 2007, Saether et al. 2003a). Mais la cause extrinsèque la plus souvent invoquée est (iii) la variation des **variables climatiques** (Grosbois et al. 2006, 2009, Lahoz-Monfort et al. 2011). Si nous reprenons l'exemple initial des moutons (Grenfell *et al.* 1998), les conditions météorologiques en mars et avril (températures, précipitations et vents) communes aux deux îles influeraient de manière similaire sur la mortalité périnatale, et donc sur la taille des populations. Par conséquent, les conditions météorologiques induiraient la synchronie de fluctuations de tailles entre les deux populations.

Des facteurs climatiques à **large échelle** sont souvent évoqués pour expliquer au mieux la synchronie : dans le cas précédents des mésanges, la taille des populations est également positivement corrélée à l'oscillation nord atlantique (NAO) (Saether et al. 2007). Toujours chez la Mésange bleue, l'investigation des variables climatiques affectant trois populations méditerranéennes a montré que leur survie était corrélée à un indice à large échelle de précipitations au Sahel influençant le climat estival Européen, mais également à des indices locaux (sites de reproduction) de températures et de précipitations (Grosbois et al. 2006). La température de surface de la mer (SST) est fréquemment évoquée comme variable climatique expliquant la synchronie des différentes espèces/populations d'oiseaux marins (Grosbois et al. 2009, Robinson et al. 2013).

Densité-dépendance et synchronie

Cependant, ces causes extrinsèques ne suffisent pas à expliquer la synchronie entre populations et/ou espèces, qui est également la conséquence de **facteurs intrinsèques**. Les fluctuations des populations d'oiseaux sont souvent régulées par des mécanismes de **densité-dépendance** (Newton and Brockie 1998) ou de dispersion, génératrices de synchronie (Ranta et al. 2005, Saether et al. 2007), en complément des variations environnementales (Grøtan et al. 2009b, Norman and Peach 2013).

Grøtan et al. (2009) montrent par exemple que les fluctuations de tailles de populations de Mésanges charbonnières aux Pays-Bas sont en partie expliquées par les variations environnementales (les températures printanières et la quantité de graines disponible à l'automne), mais la densité d'individus (le nombre de femelles) est également responsable de la co-variation des taux de croissance des populations. Cet effet de densité-dépendance peut être décalé dans le temps, entraînant des cycles dynamiques suivant ces décalages temporels (Ripa 2000).

Chez les passereaux, cette densité-dépendance des populations s'explique principalement par des effets de **compétition pour les ressources alimentaires**, que ce soit durant les périodes de migrations (Moore and Yong 1991), en hiver (Cooper et al. 2015), ou en période de reproduction (Martin 1987, Ruffino et al. 2014).

Au-delà de la synchronie : comment expliquer les différences entre populations ?

Traits d'histoire de vie et démographie

Même s'il peut exister une forte synchronie entre des espèces proches, il est intéressant de se questionner sur les caractéristiques qui vont « **désynchroniser** » des espèces ou des sites, et les faire réagir différemment aux variations climatiques. Comment expliquer que certaines espèces pourraient être moins impactées que d'autres, voir même favorisées par les variations climatiques ?

Les tendances de tailles des populations variant selon le **maximum thermique** des espèces (Jiguet et al. 2010b, Pearce-Higgins et al. 2015), une sensibilité différente des paramètres démographiques en est nécessairement à l'origine.

La dispersion affectant la survie locale (Lande et al. 1999, Engen 2001), les **espèces migratrices**, se dispersant plus, seraient plus sujettes à une désynchronisation de leur survie que les **espèces sédentaires**, même si des modifications de leur phénologie (Both et al. 2009) leur permettent de s'adapter aux variations climatiques.

Ensuite, un lien fort a été montré entre pression climatique et composition de la communauté d'espèces, incluant par exemple le ratio entre généralistes et spécialistes (Devictor et al. 2008, Barnagaud et al. 2011). Une étude réalisée en Angleterre sur 59 espèces d'oiseaux nicheurs durant 45 ans a également montré que l'abondance des populations des **espèces spécialistes**⁴ de certains habitats était plus sensible aux hautes températures que les espèces généralistes d'habitats (Pearce-Higgins et al. 2015), alors que les espèces généralistes sont connues pour s'adapter plus facilement aux variations des conditions thermiques (Gilchrist 1995). On peut donc envisager que les espèces n'auront pas exactement les mêmes variations démographiques si elles sont généralistes, ou spécialistes de certains habitats. Peu d'études montrent cependant si les espèces d'habitats particuliers seraient plus sensibles que d'autres : on sait notamment que les zones humides sont des habitats sensibles aux variations environnementales et menacés, les espèces d'oiseaux qui y vivent (notamment les passereaux paludicoles) pourraient donc être plus perméables aux variations climatiques, affectés par des changements de végétation ou de disponibilité alimentaire. De plus, pour ces espèces, la relation entre synchronie et dispersion y est plus forte que pour des espèces de milieux secs (Paradis et al. 1999), les mécanismes démographiques impliqués ne sont donc pas exactement les mêmes.

⁴ Une espèce généraliste est en mesure de prospérer dans un grand nombre de conditions environnementales et peut faire usage d'une grande variété de ressources. Une espèce spécialiste au contraire ne peut s'épanouir que dans une gamme étroite de conditions environnementales ou d'alimentation. (Davies et al. 2012)

Désagrégation spatiale des processus démographiques et des effets climatiques

Bien qu'à large échelle spatiale, les dynamiques des populations peuvent être synchronisées par des variations environnementales globales, les différences existant aux échelles **régionales**, voir les **conditions locales** particulières des sites, peuvent faire varier cette synchronie, exigeant des actions de conservation sites-spécifiques (Van Oosten *et al.* 2015).

Comment expliquer ces différences de démographies entre sites? Nous pouvons formuler des hypothèses sur certaines propriétés générales ou inhérentes des sites étudiés qui permettraient d'expliquer leurs différences de réponses aux variations climatiques. Néanmoins, assez peu d'études à large échelle analysant les particularités géographiques des sites ont jusqu'à présent permis d'étayer ces hypothèses.

Les premières hypothèses sont purement **géographiques**. Il est facile d'imaginer que la sensibilité des individus d'un site à une vague de chaleur varie en fonction de sa **latitude** : une canicule n'aura pas le même effet à Boulogne-Sur-Mer qu'à Nice. De même que les espèces ayant des maxima thermiques faibles sont plus sensibles au réchauffement climatique (Jiguet *et al.* 2010), les lieux plus septentrionaux, moins chauds en moyenne pourraient être plus affectés en cas de fortes températures, et inversement, les sites méridionaux seraient plus sensibles à de fortes précipitations. Toutefois l'étude de la productivité de sept espèces communes migratrices de fauvettes entre 1994 et 2006 indique que malgré une productivité meilleure aux latitudes moyennes pour six d'entre elles, il existe une adaptation locale qui limite les variations démographiques subséquentes aux changements de températures (Eglington *et al.* 2015). Cette étude reste cependant à confirmer avec un plus large panel d'espèces, et notamment des espèces sédentaires, avec une moindre capacité de dispersion comme vu plus haut.

De même, l'exposition des sites à différents climats pourrait ne pas être uniquement fonction de leur latitude, mais également de leur **biogéographie**. En France, la région atlantique est plus exposée aux aléas climatiques (tempêtes, vent,...) que la région continentale plus tamponnée, ou que la région méditerranéenne plus chaude et sèche (INPN).

Les caractéristiques propres aux sites peuvent également entrer en jeu. La résilience d'un site face au changement climatique peut par exemple dépendre de son **habitat**. Les zones humides sont des habitats pour lesquels la végétation est très sensible aux niveaux d'eau. En cas de fortes précipitations, l'eau peut inonder la zone et, au contraire, une grosse vague de chaleur peut l'assécher (Zwarts *et al.* 2009). Nous testerons donc si la variance démographique de ces habitats liée au climat est plus forte. Le classement du site en espace protégé ou non peut aussi entraîner des différences de réponses aux variations climatiques : les **actions de gestion** réalisées sur les espaces naturels permettent de réduire le déclin des populations enragé par le climat (Newson *et al.*, 2014).

La survie adulte : un indicateur démographique pour l'étude des populations de passereaux ?

Il est important de comprendre quels sont les **paramètres démographiques** fondamentaux qui vont piloter l'abondance des populations. Ici, nous discuterons du cas des **passériformes** (ou passereaux), espèces qui seront étudiées dans cette thèse, car en fonction des ordres et des familles d'espèces, toutes les populations ne sont pas sensibles aux mêmes variables démographiques (Saether and Bakke 2000).

Les oiseaux marins ou les rapaces par exemple, auront plutôt tendance à avoir une **stratégie démographique K**, basée sur une reproduction plus tardive (la maturité sexuelle n'étant atteinte qu'après plusieurs années), avec un nombre faible de jeunes à chaque événement de reproduction (MacArthur & Wilson n.d., Figure 7). Pour ces espèces, la **longévité** des individus (via la **survie adulte**) est donc un paramètre démographique déterminant pour la fluctuation de taille et le maintien des populations (Saether and Bakke 2000).

A contrario, les passereaux, de plus petits oiseaux, seront en général matures très rapidement, souvent dès un an. Ils ont une **stratégie r** (ou stratégie reproductive), ce qui veut dire qu'ils misent sur une forte fécondité, avec de faibles chances d'atteindre la maturité sexuelle pour les jeunes (Saether and Bakke 2000). Leur longévité étant souvent plus faible, quels facteurs démographiques expliquent la plus grande part de variance dans l'abondance des populations ?

Avant tout, il est avéré que l'influence de la stochasticité démographique et de la **stochasticité environnementale** (ici, le climat) sur la tendance de taille de populations d'une espèce décroît avec son temps de génération (Saether et al. 2013). Les passereaux ayant un temps de génération très court (Cramp and Brooks 1992, Saether and Bakke 2000), les changements de paramètres démographiques quels qu'ils soient auront nécessairement des conséquences sur l'abondance des populations.

Même si chez toutes les espèces, l'élasticité de la survie adulte est plus grande que celle de la fécondité, la contribution de la fécondité à la croissance de la population sera plus importante chez des espèces avec de larges portées, et, comme supposé plus haut, la survie adulte a une plus grande contribution chez les espèces longévives que chez les petits passereaux (Saether and Bakke 2000).

Cependant, plus la taille de la population est grande, plus la part de variance du taux de croissance expliquée par les fluctuations environnementales agissant sur la **survie adulte** sera importante comparée à la **fécondité** ou à la **survie juvénile**, peu importe l'espèce d'oiseau étudiée (Saether et al. 2016, Figure 8), rendant ainsi la survie adulte adéquate pour l'études des populations de passereaux communs.

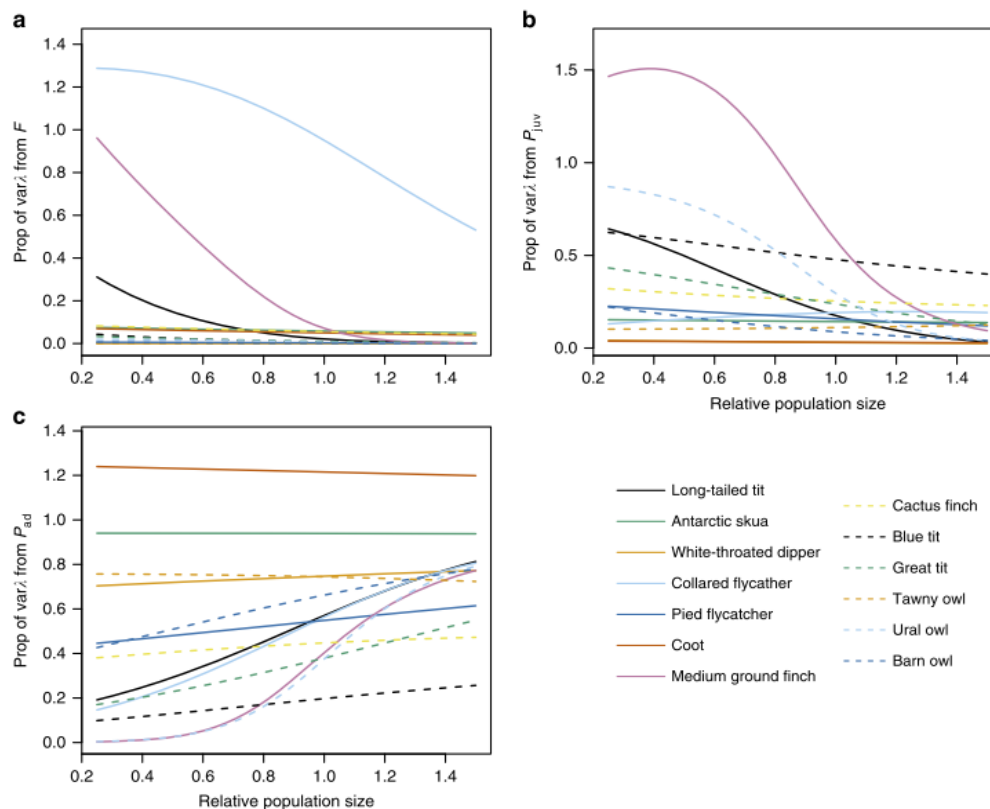


FIGURE 7 DIFFERENCES INTERSPECIFIQUES DANS LA CONTRIBUTION RELATIVE DE LA VARIANCE ENVIRONNEMENTALE A LA VARIANCE DU TAUX DE CROISSANCE DE POPULATION POUR (A) LE TAUX DE FECUNDITE, (B) LA SURVIE JUVENILE, ET (C) LA SURVIE ADULTE (SAETHER ET AL. 2016)

En pratique sur le terrain, tous ces paramètres ne sont pas aussi faciles les uns que les autres à étudier. Même si la capture usuelle au filet japonais, technique non sélective des individus en fonction de leur âge pour les passereaux, donne une estimation de la productivité d'une année (nombre de jeunes/nombre total d'individus), pour obtenir des données précises de succès de reproduction (nombre de jeunes à l'envol), un suivi particulier de couples reproducteurs au nid est nécessaire. De plus, les jeunes individus dispersant plus sur d'autres sites les années suivantes que les adultes (Paradis et al. 1999), l'estimation de la survie juvénile locale n'est pas renseignée par un assez grand nombre de recapture d'individus. Il est en effet compliqué de distinguer la dispersion de la mortalité durant les neuf premiers mois de vie des passereaux, période pendant laquelle se déroule la plus grande part de dispersion (Sharp et al. 2008). L'estimation de la survie adulte est plus aisément réalisable, car les individus adultes sont fidèles à leur site de reproduction.

Quelles réponses démographiques des passereaux communs aux changements climatiques ?

L'objectif de cette thèse sera de répondre à trois questions :

- Existe-t-il une synchronie de la survie des adultes entre les différentes espèces de passereaux communs à l'échelle de la France, et quelle est la part du climat permettant d'expliquer cette synchronie ? Les réponses des survies adultes aux variations climatiques dépendent-elles des espèces, des traits des espèces, ou sont-elles communes à toutes ?
- A quelle échelle spatiale constate-t-on cette synchronie : les variations de survies en réponse au climat dépendent-elles de phénomènes à large échelle, ou bien peut-on distinguer des différences géographiques ? Puis à l'échelle des sites, quelles sont les spécificités expliquant les variations résiduelles ?
- Et enfin, ces variations de survies sont-elles liées à d'autres mécanismes, comme la densité-dépendance, et donc fonction du nombre d'individus présent d'une espèce, voir de toutes les espèces ?

Matériel et Méthodes

Matériel et Méthodes

Le STOC-Capture en France : un suivi national à long terme du fonctionnement des populations d'oiseaux

Historique et objectifs

Le Suivi Temporel des Oiseaux Communs nicheurs en France par Capture-Marquage-Recapture, ou STOC-Capture, a été initié en 1989 par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), au sein du Muséum National d'Histoire Naturelle. (<http://crbpo.mnhn.fr/spip.php?article41&lang=fr>).

Ce programme de baguage, basé sur la capture, le marquage, le relâcher sur place, et la recapture ultérieure d'oiseaux vise à documenter et quantifier sur le long terme les processus démographiques sous-jacents aux variations d'abondance des passereaux communs en France.

C'est après 2001 que ce programme prend réellement son essor grâce à une aide au financement des filets de capture attribuée aux bagueurs pour toute nouvelle station créée (financé par une dotation du Ministère en charge de l'Environnement). Cela a permis l'ouverture progressive de nouvelles stations, le nombre de stations actives passant de 27 en 2000 à 123 en 2013 (Figure 8). Ainsi, 261 sites différents ont été suivis entre 1989 et 2013, situés dans toute la France (Figure 9), par plus de 400 bagueurs bénévoles.

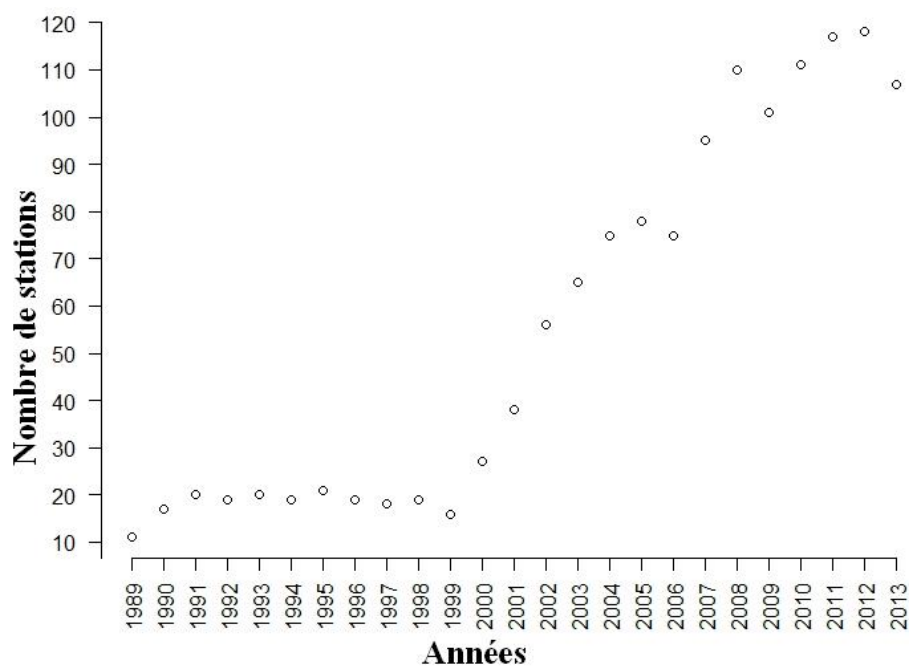


FIGURE 8 NOMBRE DE STATIONS STOC-CAPTURE ACTIVES EN FRANCE METROPOLITAINE PAR ANNEE

Un protocole standardisé

Ce protocole de suivi est basé sur la répétition, plusieurs années de suite et sur un même site, d'un protocole standardisé d'échantillonnage. L'échantillonnage se fait par Capture-Marquage-Recapture des oiseaux nicheurs à l'aide de filets, au cours de plusieurs sessions de capture au printemps. Pour un site donné, la standardisation du protocole est garantie par la fixité du protocole de capture, en termes de moyens, d'emplacement des filets, de durée des sessions et de dates des sessions.

Pour avoir un suivi homogène, chaque station est établie sur un habitat présumé stable dans le temps, et homogène. La forme de la station est choisie si possible circulaire ou carrée, et continue, afin de minimiser les effets de bord. Des filets japonais (de 12 mètres de longueur, à maille de 16mm) sont placés régulièrement avec une densité recommandée de 5 filets par hectare. Le nombre de filets n'est pas imposé et est choisi en fonction de la surface de l'habitat ciblé et du nombre de bagueurs et aides-bagueurs. Il est en général entre 10 et 15, allant de quatre pour la plus petite station à 70 pour la plus grande. L'emplacement est le nombre de filets doivent impérativement rester les mêmes d'une année à l'autre.

Un minimum de trois sessions de capture entre mai et juillet est obligatoire, la plage temporelle étant adaptée en fonction de la latitude ou de l'altitude du site. Cependant, pour maximiser le nombre de données, nous avons toléré des petits écarts au protocole et conservé des sites qui n'auraient réalisé que deux sessions certaines années (dus à des impondérables de disponibilité ou de conditions météorologiques), et nous avons gardé les captures réalisées en avril. Les dates des sessions, une fois établies, doivent être les mêmes d'une année à l'autre. Une à cinq sessions supplémentaires sont possibles selon la disponibilité des bagueurs notamment pour maximiser le taux de capture des juvéniles, mais elles doivent dans ce cas être réalisées tous les ans, et également toujours aux mêmes dates. En cas de mauvais temps (pluie, vent, froid), les captures sont arrêtées, la session est annulée et reportée dans un délai le plus court possible (au maximum une semaine après).

Les filets sont de préférence déroulés à l'aube, pour bénéficier au maximum de la période d'activité intense matinale. La durée des sessions est fixe, en général de l'aube à midi. Sur certaines stations, les bagueurs continuent les captures toute la journée, d'autre commencent à capturer la veille en fin d'après-midi. Mais ces variations sont des propriétés fixes de chaque site.

Pour minimiser les risques de mortalité et limiter au maximum le dérangement des oiseaux en reproduction, l'intervalle entre deux visites des filets de capture ne doit pas être supérieur à trente minutes, en particulier en cas de rosée matinale ou de soleil important, et donc de risque élevée de stress physiologique. De même, la manipulation des individus doit être la plus rapide possible. Les oiseaux capturés sont marqués ou contrôlés via une bague avec un numéro unique, l'espèce est identifiée, et ils sont sexés et âgés selon des critères de plumage et de mue détaillés plus loin (Svensson

1992, Demongin et al. 2016). Ils sont manipulés et relâchés à proximité immédiate du filet où ils ont été capturés, et par conséquent sur leur territoire de reproduction.

Contribution des suivis participatifs à large échelle

Pour étudier les mécanismes de variations démographiques de plusieurs populations sur de larges aires géographiques, et comprendre les impacts des variations climatiques sur ces populations, des données récoltées à **large échelle** sont nécessaires (Julliard 2004).

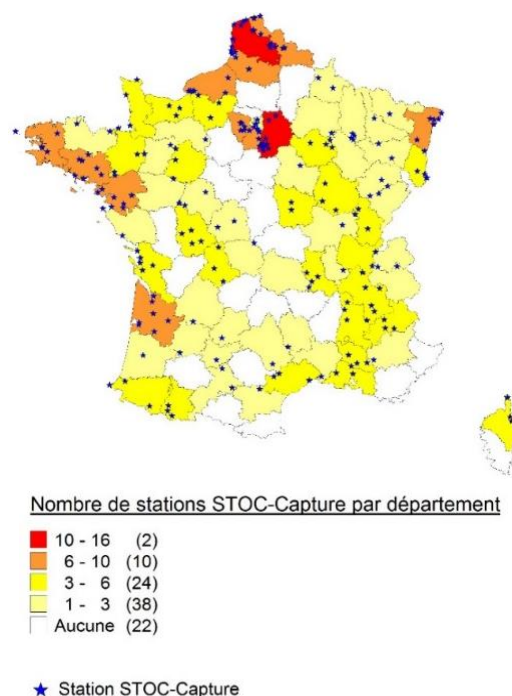


FIGURE 9 REPARTITION DES STATIONS DE STOC-CAPTURE EN FRANCE METROPOLITAINE

Les stations du STOC-Capture, présentes sur 76 des 97 départements de France métropolitaine (Figure 9) ont la particularité de couvrir une importante aire géographique, permettant des analyses à échelle nationale.

Sur les 154 sites dont les bagueurs responsables ont répondu à une enquête par mail visant à identifier le milieu du site suivi (Figure 10), un tiers sont dans des zones humides (la roselière étant l'habitat le plus représenté), le reste des sites étant des milieux de type buissonnant ou forestier. Nous pourrions ainsi étudier les différences de variations démographiques et de réponses aux variations climatiques entre ces deux types milieux.

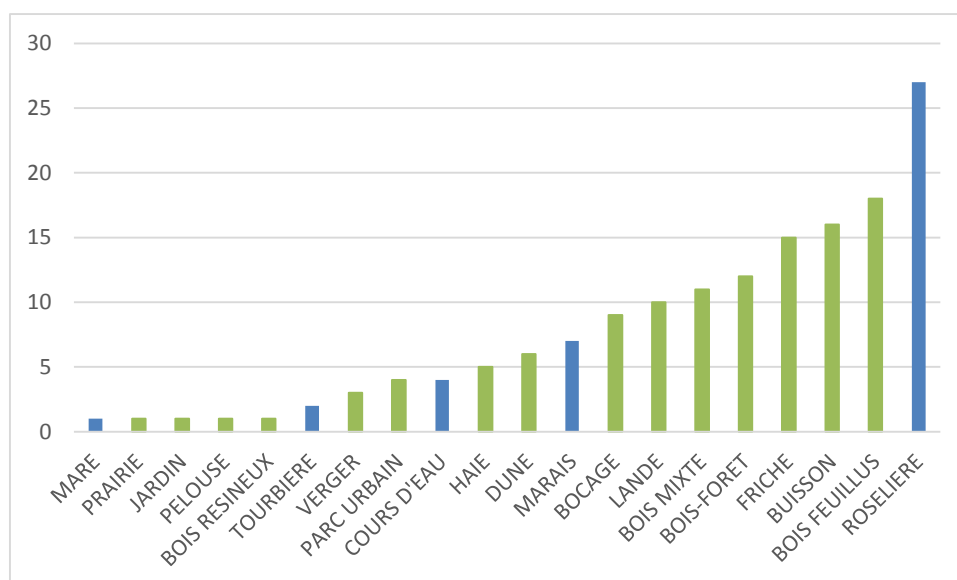


FIGURE 10 NOMBRE DE STATIONS PRESENTES DANS CHAQUE MILIEU, PARMI LES 154 POUR LESQUELLES L'INFORMATION EST DISPONIBLE

Les passereaux communs, espèces cibles du STOC-Capture

L'ordre des passériformes regroupe plus de la moitié des espèces d'oiseaux (Cramp and Brooks 1992).

Appelés de manière générique passereaux (ou *songbirds* en anglais), ils ont été l'objet de suivis par Capture-Marquage-Recapture à échelles nationales lors de ces dernières décades (Robinson et al. 2009, Jiguet et al. 2012, Johnston et al. 2016). La répartition nationale des espèces communes et leur cycle de vie annuel en font d'excellents indicateurs de réponses aux perturbations climatiques.

Les espèces les plus capturées par le protocole STOC-Capture sont caractéristiques des strates buissonnantes de végétation (Fauvette à tête noire, Merle noir), ou des zones humides (Rousserole verderolle. Une part des espèces est migratrice à longue-distance, et hiverne en Afrique, l'autre part est migratrice courte-distance ou sédentaire, et hiverne en France ou au sud de l'Europe. Les 23 espèces étudiées sont détaillées en annexe (voir « Description des espèces sélectionnées »).

Sélection des données

Les données brutes, telles qu'extraites de la base de données, étant pour certaines anciennes, peuvent présenter des erreurs. De plus, toutes les données ne sont pas exploitables dans les analyses et un tri en amont est nécessaire. La reproductibilité de cette étude nécessite de réaliser à nouveau toutes les étapes de tri présentées dans le tableau ci-dessous, même si ces détails ne sont pas indispensables pour comprendre les méthodes utilisées.

	Filtre / Tri réalisé	Nombre de données *	Nombre de sites	Nombre d'individus
	Nombre de données initial	332999		247425
1	Suppression des données non récoltées en France métropolitaine (DOM/TOM), ou sans information de localisation	332964		247395
2	Suppression des données non récoltées entre avril et juillet (période de reproduction)	317113		233579
4	Suppression des données avec des problèmes dans le numéro de bague, rendant l'individu impossible à identifier	317075		233551
5	Suppression des oiseaux trouvés morts sans indication précise de la date de la mort (plus d'une semaine)	316998		233544
6	Suppression des erreurs d'identification d'espèce (deux espèces différentes pour un même individu)	316910		233508
7	Suppression des erreurs de doubles données de baguage pour un même individu	316892		233504
8	Suppression des baguages et contrôles d'oiseaux qui ne sont pas réalisés au filet dans le cadre du STOC (contrôles visuels des bagues couleurs ou hors protocole)	315915		233333
9	Suppression des données avec un problème de localisation ou d'identification de la station	314444		231957
10	Dans un premier temps, seules les espèces représentant 95% des individus capturés ont été gardées (le choix sera ensuite restreint, voir détails de l'étape 17)	284609		206185
11	Ne garder que les individus adultes (voir détails sur les critères de définition des classes d'âge ci-dessous)	175765		113800
12	Ne garder que les individus dont les espèces sont correctement sexées (voir détails sur les critères de définition des sexes ci-dessous)	172881	257	111626
13	Supprimer les combinaisons site-année ayant moins de deux sessions	172881	249	110070
14	Division des sites ayant eu une modification du nombre de filets au cours du suivi (si plus de deux filets ont été déplacés, ajoutés, ou supprimés, le site est divisé en deux sites différents, voir détails ci-dessous)	164066	268	105776
15	Suppression des sites avec moins de deux années de capture	161675	232	104004
16	Ne garder une combinaison site-espèce que s'il y a au minimum cinq individus par an en moyenne sur la période de suivi du site	138326	228	85659
17	Après premières analyses, suppression des espèces pour lesquelles le nombre d'individus est insuffisant pour estimer des survies (détails ci-dessous)	136784	228	85659
18	Suppression des données récoltées sur des sites d'habitat « zones humides » avant 2001, car trop peu de sites sont concernés avant cette année	132043	227	82094

*Une donnée correspond à une information de capture ou recapture d'un individu.

Détails des différentes étapes de la table ci-dessus :

- (1) Les données sont extraites de la base de données nationale du CRBPO.
- (2) Seules les données récoltées en France métropolitaine (Corse comprise) sont conservées. Les données d'oiseaux contrôlées à l'étranger ne sont pas conservées.
- (3) Seule la période de reproduction est considérée dans l'étude. Cette période est choisie des mois d'avril à juillet.
- (4) Certains numéros de bague (un petit nombre) sont mal renseignés dans la base de données, suite à une mauvaise compatibilité avec une ancienne version d'Excel. Ils sont écrits sous forme scientifique, par exemple « 440907E6 » pourrait correspondre à plusieurs numéros de bague de 440907 à 4409079.
- (5) Le manque de précision sur la date de leur mort ne permet pas de les inclure dans les analyses de survie.
- (6) Ces erreurs ne peuvent pas être corrigées, car il n'est pas possible de savoir laquelle des deux données est mauvaise.
- (7) Idem que (6).
- (8) Cette suppression des contrôles visuels ou lors de sessions supplémentaires permet de garder un protocole standard sur toutes les stations.
- (9) Même si nous avons pu corriger un grand nombre de ces données dans la base nationale, certaines restent impossibles à localiser correctement.
- (10) Les 38 espèces représentant 95% des données sont dans un premier temps sélectionnées. Parmi ces espèces, certaines ont été supprimées, car non adaptées au milieu échantillonné. Par exemple, le Pic épeiche *Dendrocopos major* fréquente les strates arborées supérieures, le Chardonneret élégant *Carduelis carduelis*, le Moineau domestique *Passer domesticus*, le Verdier d'Europe *Chloris chloris* ou encore la Linotte mélodieuse *Carduelis cannabina* sont plus adeptes des milieux ouverts. Ainsi, 29 espèces sont conservées pour la suite.
- (11) Les individus sont âgés par les bagueurs selon des critères de plumage et de mue (Svensson 1992). Leur âge est ainsi indiqué selon les codes nationaux (Tableau 1).

TABEAU 1 CODES D'AGES DES INDIVIDUS POSSIBLES DANS LA BASE ET LEUR CORRESPONDANCE (DEHORTER O. & CRBPO 2017)

Code	Age
PUL	Poussin
1A	Première année civile
2A	Deuxième année civile (jusqu'à 9A possible)
1A?	Première année civile probable
2A?	Deuxième année civile probable (jusqu'à 9A? possible)
+1A	Plus de un an
+2A	Plus de deux ans (jusqu'à +8A possible)
+1?	Plus de un an probable
+2?	Plus de deux ans probable (jusqu'à +9? possible)
	Avec la même logique, il est possible de coder jusqu'à 9A, 9A?, +9A, +9?
VOL	Oiseau volant

A partir de ces codes nous avons donc défini deux catégories d'oiseaux :

- (a) Les *adultes*, avec les codes +1A, +2A, etc... mais également +1?, +2?, etc... (131616 individus)
- (b) Les *juvéniles*, avec les codes PUL, 1A et 1A? (103077 individus)

Pour les individus qui ne seraient pas âgés correctement, pas âgés du tout, ou qui auraient été âgés deux fois différemment une même année (à la fois *adulte* et *juvénile*), nous avons décidé d'appliquer les critères suivants, pour optimiser le nombre d'individus adultes pour la suite de l'analyse :

- si un individu n'est pas âgé une année (code VOL) (1779 individus), mais qu'il a déjà été capturé une année précédente, il est classé *adulte* ; (25 individus)
- si un individu est âgé à la fois *juvénile* (avec les critères PUL ou 1A) et *adulte* la même année (776 individus), mais qu'il a déjà été capturé une année précédente, il est classé *adulte* ; (56 individus)
- si un individu est âgé *juvénile*, mais qu'il a déjà été capturé une année précédente, il est classé *adulte* ; (57 individus)
- si un individu est âgé à la fois *juvénile* (avec le critère 1A?) et *adulte* la même année, il est classé *adulte*. (10 individus)

(12) Pour définir le sexe d'un individu, nous ne prenons en compte que le sexe donné lors de la première année où il est capturé en tant qu'*adulte* (sans tenir compte des sexages réalisés lors des captures ultérieures). Le bagueur détermine le sexe de l'individu en fonction de son plumage (dimorphisme sexuel), de la présence/absence de protubérance cloacale⁵ ou de

⁵ Protubérance cloacale : la plupart des passereaux peuvent être sexés durant la période de reproduction par la forme de leur protubérance cloacale (Svensson 1992, Demongin et al. 2016).

plaque incubatrice⁶, voir des mesures biométriques (dimorphisme de taille) (Svensson 1992) et l'indique selon les codes du Tableau 2 pour la base de données.

TABEAU 2 CODES DE SEXES DES INDIVIDUS POSSIBLES DANS LA BASE ET LEUR CORRESPONDANCE (DEHORTER O. & CRBPO 2017)

Code	Sexe
?	Inconnu
F	Femelle sûre
M	Mâle sûr
F?	Femelle probable
M?	Mâle probable

Nous avons donc créé trois catégories de sexes en fonction du code indiqué pour chaque individu durant sa première année de capture :

- (a) Les *femelles*, indiquées *F* ou *F?* (64804 individus)
- (b) Les *mâles*, indiqués *M* ou *M?* (93988 individus)
- (c) Les individus indéterminés, indiqués par le code : ? (10304 individus)

Par exemple, si un individu n'a jamais été sexé durant cette première année, il sera classé *indéterminé*. Si un individu a été sexé plusieurs fois différemment durant cette première année, c'est le sexe le plus souvent donné (toujours durant la première année) qui sera attribué (donc 4219 mâles et 2324 femelles). En cas « d'égalité », l'individu sera classé comme *indéterminé* (126 individus).

La catégorie indéterminée n'est gardée que pour les espèces qui présentent une forte incertitude sur le sexage et donc un fort pourcentage d'individus au sexe indéterminé (arbitrairement fixé à > 8%), les autres espèces considérées ayant une part négligeable d'individus non sexés. Pour chaque espèce, ce pourcentage, ainsi que le nombre de catégories de sexes utilisées (deux ou trois si les indéterminés sont conservés) sont présentés en annexe (voir « Sexages par espèce »).

- (13) Le protocole recommande trois sessions de capture au minimum, mais nous gardons pour l'analyse les années pour lesquelles au minimum deux sessions ont été réalisées, car il peut arriver qu'une année une des sessions ne soit pas réalisée (intempéries...), et nous souhaitons préserver au maximum la continuité des sites, ainsi qu'un maximum de données (Figure 11) ;

⁶ La plaque incubatrice est une zone sans plume localisée sur le ventre développée juste avant l'incubation, généralement chez les femelles (Svensson 1992, Demongin et al. 2016).

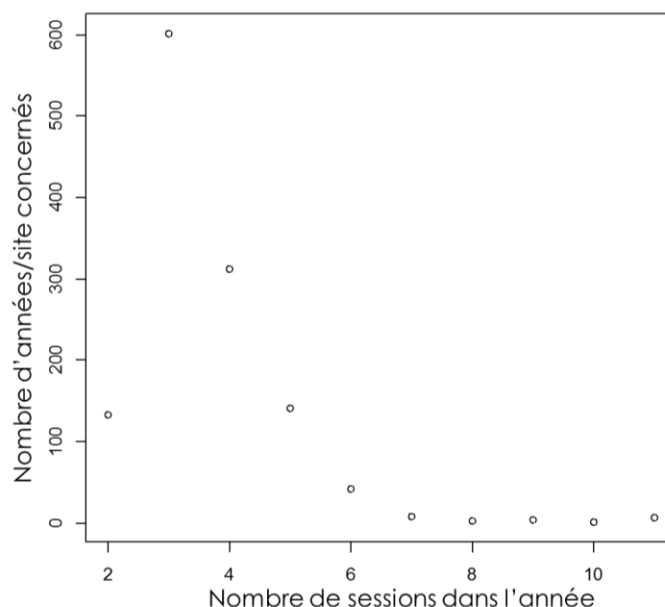


FIGURE 11 DISTRIBUTION DU NOMBRE DE SESSIONS PAR AN REALISE POUR CHAQUE ANNEE ET SITE

(14) Bien que le nombre et l'emplacement des filets doivent rester constants d'une année à l'autre, il peut arriver que certains soient supprimés ou déplacés. Plusieurs causes peuvent en être l'origine : une station trop grande impossible à gérer, des filets situés dans une zone qui devient inondée, ou sur laquelle ont lieu des actions de gestion modifiant le milieu.

Pour garder une continuité des sites, mais tout de même prendre en compte ces changements, nous avons choisi de considérer un site comme ayant deux protocoles de Capture-Marquage-Recapture (donc de le traiter comme deux sites indépendants) si plus de deux filets ont été supprimés, ajoutés, ou déplacés entre deux années ;

(15) Au minimum deux années de captures sont nécessaires sur un site pour estimer des survies ;

(16) Pour avoir suffisamment de données par espèce et par site pour estimer des taux de survie, nous ne conservons une espèce sur un site pour l'analyse que si cinq individus ont été capturés par an en moyenne ;

(17) Malgré un premier choix de 29 espèces dans celles représentant 95% des données, certaines ne présentaient pas suffisamment d'individus une fois les autres filtres appliqués (impossibilité d'estimer des survies) pour pouvoir estimer des taux de survie. Nous avons donc conservé 23 espèces, listées en annexe (voir « Description des espèces sélectionnées »).

(18) Avant 2001, année où le STOC Capture a été redynamisé, au maximum trois sites par années sont établis en milieu de type zone humide. Nous n'avons donc conservé ce type de site qu'après l'année 2001, pour avoir suffisamment de données caractéristiques.

Adéquation des données aux modèles de Capture-Marquage-Recapture

Avant de réaliser des estimations de survies par utilisation de modèles de Capture-Marquage-Recapture de Cormack-Jolly-Seber (Lebreton et al. 1992), qui estiment conjointement les variations de survie et de probabilité de capture, il est nécessaire de vérifier l'adéquation des données à ces modèles, via un test d'ajustement (*Goodness-of-fit test*, GOF).

Deux hypothèses principales doivent être respectées pour assurer que le modèle décrive correctement les données (Choquet et al. 2009a):

- (1) Il n'existe pas de *trap-dependance*⁷, définie comme un changement de capturabilité d'un individu après qu'il ait été capturé une première fois, et donc chaque individu présent dans la population à un temps t aurait la même chance d'être capturé à ce temps t indépendamment de son histoire de capture passée. En général, ce changement de capturabilité est plutôt faible en cas de longues périodes entre occasions de capture (Pradel and Sanz-Aguilar 2012), et ne devrait pas poser de problème dans notre cas, les histoires de captures étant considérées par années;
- (2) Il n'y a pas de problème de *transients*, c'est à dire d'individus en transit dans la population suivie, étant définis comme juste « passant » sur le site échantillonné, mais n'ayant aucune chance d'être à nouveau recapturé, car ne se reproduisant pas sur ce site (Hines et al. 2003). En pratique, cela signifie que chaque individu marqué et présent dans la population à un temps t a la même probabilité de survie au temps $t+1$ (Lebreton et al. 1992), aux variables d'ajustements près (détaillées plus loin).

Ce test de GOF a été réalisé avec le logiciel *U-care* (Choquet et al. 2009a), pour un modèle de Cormack-Jolly-Seber, se basant sur des histoires de Capture-Marquage-Recapture (CMR) des individus, et décrivant simultanément les variations temporelles et entre groupes d'individus (pour le test de GOF, le sexe et le site) de probabilités de survie locale et de recapture (Lebreton et al. 1992).

Pour des raisons pratiques (temps de calcul), le test est réalisé séparément pour chaque espèce, un test global sur tous les individus avec les espèces en groupe n'est pas possible du fait du nombre trop important d'individus et dépasse les capacités de *U-Care* et/ou de l'ordinateur.

Les résultats du test pour chaque espèce sont présentés dans le Tableau 3.

La composante 2.CP testant la *trap-dependance* nous indique que pour la plupart des espèces, aucune *trap-dépendance* n'est détectée ($p > 0.1$ pour 16 des 23 espèces): tous les individus ont la même chance

⁷ Réponse comportementale à la capture

d'être capturés à chaque occasion de capture indépendamment de leur histoire de capture passée, conformément à l'hypothèse (1).

La composante 3.SR testant la présence de *transients* indique qu'il y a plus d'oiseaux qu'attendus qui ne sont vus qu'une seule fois pour presque toutes les espèces ($p < 0.1$ pour 6 espèces, $p < 0.01$ pour quatre espèces et $p < 0.001$ pour 12 espèces), ce qui invalide l'hypothèse (2). Pour toutes les espèces suivies, il y a donc un contingent non-négligeable d'individus en transit, qui ne font pas partie de la population étudiée, et qui sont susceptibles de biaiser négativement les estimations de survie (Buckland and Baillie 1987).

TABEAU 3 RESULTATS DES TESTS GOF POUR CHAQUE ESPECE : PROBABILITES D'ABSENCE DE TRANSIENTS ET DE TRAP-DEPENDANCE. SIGNIFICATION DES CODES DE PROBABILITES : >0.1 : ' ', >0.01 : '*', >0.001 : '', >0 : '***' (DDL= DEGRES DE LIBERTE)**

Espèces	ddl	chi2	P value du test global	P value du test <i>transient</i> 3.SR	P value du test <i>trap-dependance</i> 2.CP	
<i>P major</i>	96	55.23	1.000	0.002	**	0.163
<i>P caeruleus</i>	44	12.02	1.000	0.041	*	1.000
<i>F coelebs</i>	124	68.14	1.000	0.002	**	0.599
<i>E schoeniclus</i>	124	68.14	1.000	0.002	**	0.599
<i>T merula</i>	190	328.61	0.000	***	***	0.014 *
<i>P pyrrhula</i>	35	14.56	0.999	0.014	*	1.000
<i>S atricapilla</i>	180	317.08	0.000	***	***	0.014 *
<i>P biarmicus</i>	15	5.07	0.992	0.126		1.000
<i>S communis</i>	122	98.24	0.944	0.000	***	0.023 *
<i>P modularis</i>	129	120.24	0.697	0.000	***	0.029 *
<i>C cetti</i>	41	26.03	0.967	0.011	*	0.256
<i>T philomelos</i>	98	45.48	1.000	0.049	*	0.153
<i>E rubecula</i>	107	74.79	0.992	0.000	***	0.213
<i>P collybita</i>	117	67.62	1.000	0.000	***	0.037 *
<i>T troglodytes</i>	43	24.98	0.987	0.031	*	0.576
<i>P trochilus</i>	53	51.69	0.525	0.000	***	0.102
<i>L megarhynchos</i>	183	156.24	0.825	0.000	***	0.016 *
<i>S borin</i>	145	121.96	0.918	0.000	***	0.461
<i>H polyglotta</i>	85	54.56	0.996	0.001	***	0.275
<i>A palustris</i>	41	26.21	0.965	0.003	**	0.378
<i>A scirpaceus</i>	129	416.53	0.000	***	***	0.000 ***
<i>A schoenobaenus</i>	49	42.60	0.729	0.000	***	0.615
<i>A caudatus</i>	67	32.50	1.000	0.012	*	0.880

Les données de baguage de passereaux présentent souvent ce problème d'individus *transients*, suite à la capture d'oiseaux non-locaux présentant une probabilité de survie locale nulle après leur première capture (Pradel *et al* 1997).

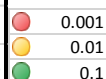
Ces individus *transients* (donc non-locaux) peuvent avoir plusieurs origines selon les espèces ou les populations. Ils peuvent être (a) des individus, encore en migration, réalisant une halte sur le site suivi, (b) des résidents voisins du site suivi effectuant une visite occasionnelle, par exemple avant d'établir leur territoire, ou en dispersion post-nuptiale, ou encore (c) des individus non-reproducteurs/en échec de reproduction (Clavel *et al.* 2008).

Pour mieux comprendre la nature de ces individus *transients*, un deuxième test de GOF a été réalisé sur cinq des 23 espèces, ayant des traits biologiques contrastés (la Fauvette à tête noire, le Merle noir, la Rousserole effarvate, la Mésange charbonnière et le Pouillot véloce ; cf. annexe « Description des espèces sélectionnées »). En supprimant toutes les captures réalisées avant le 10 mai, puis avant le 25 mai, puis avant le 10 juin, nous voulons tester l'hypothèse (a) selon laquelle ces individus seraient des migrants tardifs capturés en halte migratoire prénuptiale.

Pour quatre de ces cinq espèces, les problèmes de *transients* sont toujours présents, et ce même après avoir supprimé les dates de captures comportant possiblement des individus en halte migratoire (Tableau 4). Seule la Mésange charbonnière, qui est cependant beaucoup plus sédentaire que les autres, ne montre plus d'individu *transient*. Ces individus *transients* ne sont donc pas que des migrants tardifs, mais plutôt, comme le suggèrent les hypothèses (b) et (c), des résidents voisins ou des individus en dispersion après une (tentative de) reproduction.

TABEAU 4 PROBABILITE D'ABSENCE D'INDIVIDUS *TRANSIENTS* EN FONCTION DES DATES DE CAPTURES CONSERVEES

Données conservées	Espèce	Nombre d'individus	p-trans
initial	SYLATR	20701	0.0000
>10 mai	SYLATR	18831	0.0000
>25 mai	SYLATR	15193	0.0000
>10 juin	SYLATR	10768	0.0000
initial	TURMER	10866	0.0000
>10 mai	TURMER	10279	0.0000
>25 mai	TURMER	8151	0.0000
>10 juin	TURMER	5739	0.0220
initial	ACRSCI	14492	0.0000
>10 mai	ACRSCI	14248	0.0000
>25 mai	ACRSCI	12388	0.0000
>10 juin	ACRSCI	9155	0.0000
initial	PARMAJ	4946	0.0337
>10 mai	PARMAJ	4429	0.0919
>25 mai	PARMAJ	3119	0.0517
>10 juin	PARMAJ	1814	0.0858
initial	PHYCOL	7431	0.0025
>10 mai	PHYCOL	6935	0.0035
>25 mai	PHYCOL	5273	0.0045
>10 juin	PHYCOL	3519	0.0088



Ne pas tenir compte de ces individus *transients* biaise négativement les estimations de probabilité de survie locale des oiseaux, car les probabilités de survies seraient à la fois basées sur des individus *transients* et des individus résidents (Buckland and Baillie 1987).

L'utilisation d'un modèle tenant compte des *transients* (Pradel et al. 1997) est donc nécessaire. Ce modèle fonctionne comme un effet « cohorte de capture » des individus sur les probabilités de survie (Figure 12) :

- une probabilité de survie appelée **phi'** pour les individus capturés pour la première fois cette année-là (et donc potentiellement *transients*) ;
- une seconde probabilité de survie appelée **phi** pour les individus capturés pour la deuxième année ou plus (donc avérés résidents).

L'efficacité de ce modèle pour éliminer les individus *transients* est testée en réitérant le test du *Goodness-of-fit*, mais cette fois en supprimant la première capture de chaque individu. Le modèle est efficace, car les probabilités d'absence d'individus *transients* sont supérieures à 0.1 pour 18 espèces, et supérieures à 0.01 pour les 5 autres (Tableau 5).

TABEAU 5 RESULTATS DES TESTS GOF POUR CHAQUE ESPECE APRES SUPPRESSION DE LA PREMIERE CAPTURE DE CHAQUE INDIVIDU : PROBABILITES D'ABSENCE DE *TRANSIENTS* ET DE *TRAP-DEPENDANCE*. SIGNIFICATION DES CODES DE PROBABILITES : >0.1: ' ', >0.01: '*', >0.001: '', >0: '***' (DDL= DEGRES DE LIBERTE, NA=PAS ASSEZ DE DONNEES POUR EFFECTUER LE TEST)**

Espèces	ddl	chi2	P value du test global	P value du test <i>transient</i>	P value du test <i>trap-dependance</i>	
				3.SR	2.CP	
P major	25	9.57	0.998	0.060	*	0.629
P caeruleus	4	0.00	1.000	0.500		1.000
F coelebs	31	10.16	1.000	0.042	*	0.326
E schoeniclus	7	0.94	0.996	0.500		0.494
T merula	125	85.34	0.997	0.517		0.435
P pyrrhula	2	0.94	0.626	0.247		NA
S atricapilla	101	39.39	1.000	0.406		0.202
P biarmicus	2	0.94	0.626	0.247		NA
S communis	46	13.24	1.000	0.321		0.766
P modularis	68	37.02	0.999	0.609		0.166
C cetti	19	7.76	0.989	0.296		0.167
T philomelos	32	7.10	1.000	0.379		0.674
E rubecula	36	13.56	1.000	0.176		0.629
P collybita	28	15.73	0.970	0.021	*	1.000
T troglodytes	7	2.27	0.943	0.427		NA
P trochilus	15	2.98	1.000	0.561		1.000
L megarhynchos	97	57.47	1.000	0.074	*	0.077
S borin	51	22.34	1.000	0.169		0.589
H polyglotta	16	2.87	1.000	0.235		1.000
A palustris	7	2.92	0.893	0.115		1.000
A scirpaceus	81	66.11	0.884	0.033	*	0.280
A schoenobaenus	9	4.56	0.871	0.333		NA
A caudatus	2	0.00	1.000	0.500		NA

Les taux de survies **phi'** des individus potentiellement *transients* seront en moyenne inférieurs de 0.053 par rapport aux taux de survies **phi** des individus avérés résidents. (La moyenne des différences est calculée avec une valeur moyenne de survie par espèce, d'après le modèle qui sera utilisé dans la partie 1). Les contraintes de calculs et de convergences nous obligent à faire l'hypothèse que ce taux de *transients* est indépendant de l'année ou de l'espèce.

Le problème de l'utilisation de ce modèle est qu'il diminue considérablement le nombre d'individus contribuant à l'estimation de la survie locale **phi**, présumant la première année qu'ils sont un mélange de *transients* et d'individus résidents en proportions inconnues. D'autant plus qu'une part importante des individus (25 à 97% selon l'espèce) n'est capturée qu'une seule année du fait de la survie locale adulte faible pour ces petits passereaux (0.4 à 0.6).

La méthode alternative présentée par Hines *et al.* (2003) propose d'utiliser les recaptures intra-annuelles pour définir dès la première année des individus comme étant résidents (Figure 12). Un oiseau peut en effet être capturé plusieurs fois durant une année sur le même site, et si suffisamment de jours séparent deux captures, alors nous pouvons supposer que cet individu est résident.

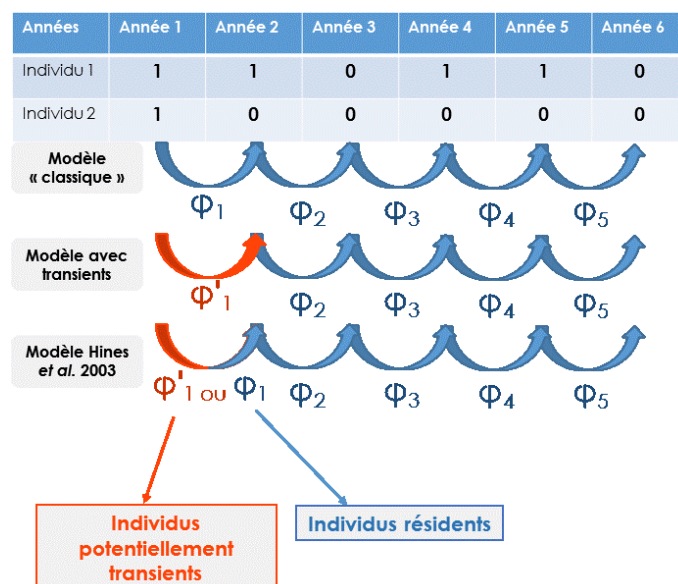


FIGURE 12 SCHEMA DES ESTIMATIONS DE SURVIES EN FONCTION DE L'ANNEE DE CAPTURE SELON LA METHODE UTILISEE

Cette méthode testée sur trois espèces, comparée avec un autre modèle équivalent, dans notre cas, n'améliore que peu l'adéquation du modèle (mesurée par l'AICc) ou la précision des estimations de survies (Tableau 6). Même si l'adéquation du modèle aux données est meilleure (de 12 à 35 points d'AICc en moins), les erreurs-standard des estimations de survies ne sont que peu réduits (d'environ 0.02). La méthode suggérée par Hines et al. est en fait performante sur des protocoles avec un nombre important de sessions par an. Dans le STOC Capture, la majorité des sites sont suivis avec seulement trois sessions de capture par an. Cela explique que la méthode de Hines et al. n'améliore que peu la prise en compte des *transients*.

TABEAU 6 TEST DE LA METHODE DE GESTION DE *TRANSIENTS* DE (HINES ET AL. 2003) SUR L'AMELIORATION DE L'ADEQUATION DU MODELE ET DE LA PRECISION DES ESTIMATIONS DE SURVIES (ECART-TYPES)

		Modèle avec <i>transients</i> de Pradel et al.		Modèle de Hines et al.	
Espèce testée	Pourcentage d'adultes capturés au moins deux fois la première année	AICc	Erreur-standard moyenne des survies estimées	AICc	Erreur-standard moyenne des survies estimées
Fauvette à tête noire	13%	1729	0,110665	1717	0,093477
Merle noir	15%	1274	0,110842	1253	0,09922
Rousserole effarvate	17%	1946	0,087221	1911	0,071529

Choix de la méthode d'analyse

Plusieurs méthodes ont été envisagées pour analyser les variations de survies à l'aide de modèles de Capture-Marquage-Recapture.

E-Surge et *Mark*, logiciels de CMR user-friendly

Les analyses devaient initialement être réalisées avec le logiciel *E-surge* (Choquet et al. 2009b). C'est un logiciel de Capture-Marquage-Recapture très facile à prendre en main et dont je connaissais déjà l'utilisation. Il permet notamment de gérer des effets aléatoires. Cependant, après des premiers tests, divers obstacles sont apparus.

Le premier problème était l'utilisation d'un effet « site » sur la survie. Les données ont été récoltées sur 254 sites différents. Hors, le logiciel *E-surge* ne peut gérer un paramètre en effet fixe que s'il a maximum 50 valeurs différentes. L'utilisation de ce paramètre « site » en effet aléatoire n'est pas gérable non plus, car demande un temps de calcul trop important sur *E-Surge*.

Un autre problème de l'utilisation d'*E-surge* est l'impossibilité d'automatiser le calcul par programmation, et donc la nécessité de recommencer le paramétrage à chaque modèle.

Même si cette l'automatisation est possible pour la logiciel *Mark* (White and Burnham 1999), via la librairie *Rmark* (Laake 2013) du logiciel R, celle-ci ne permet pas pour l'instant d'y gérer les effets aléatoires qui nous intéressent (White and Burnham 1999).

Marked : le langage de *Rmark* et la rapidité d'*ADMB*

L'utilisation de la librairie *marked* pour le logiciel R (Laake et al. 2015) a également été envisagée pour les analyses, car elle présente certains avantages. Comme *marked* est programmable dans R, il est possible d'automatiser les calculs. De plus, l'implémentation de *ADMB*⁸ (Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., Magnusson, A., Maunder, M. N., Nielsen, A., & Sibert 2012) permet de réduire fortement

⁸ Automatic Differentiation Model Builder

les temps de calcul pour les modèles avec beaucoup d'individus, beaucoup d'occasions de capture, et beaucoup de paramètres (après quelques tests, nous avons remarqué qu'un modèle peut être calculé jusqu'à 50 fois plus vite qu'avec *Rmark*. De plus, la prise en main de cette librairie est très facile, rapide et intuitive, le langage étant le même que celui utilisé dans la librairie *Rmark*.

Cependant, même si contrairement à *Rmark*, l'utilisation d'effets aléatoires est possible, au-delà d'un certain nombre de valeurs, la mémoire vive nécessaire est trop importante. Il s'agit également d'une librairie développée récemment (2013) et encore en développement, qui peut donc présenter certaines limites. En effet, certains de nos résultats semblaient incohérents, certains modèles plus paramétrés présentant des déviations plus importantes que d'autres modèles moins paramétrés, et donc probablement des problèmes de minima locaux.

La solution : la paramétrisation bayésienne

Le choix de la méthode d'estimation des probabilités de survie et de capture s'est donc porté sur des méthodes bayésiennes par MCMC (Markov chain Monte Carlo, Gilks et al. 1995), plus flexibles pour l'utilisation d'effets aléatoires (Barry et al. 2003), plus libres pour le codage des modèles, et plus aptes à pouvoir calculer ce qui demande trop de mémoire vive aux logiciels classiques et les méthodes fréquentistes.

Un premier essai a été réalisé sur le logiciel *STAN* (Gelman et al. 2015), conseillé comme étant mieux adapté aux grands jeux de données (avec beaucoup d'individus et beaucoup d'occasions de capture), notamment en terme de temps de calcul (Korner-Nievergelt et al. 2015). Cependant, des problèmes liés à l'initialisation du modèle (impossibilité de trouver des valeurs initiales compatibles) ont été rencontrés dès le début, empêchant les calculs. Ces problèmes persistaient, même avec l'utilisation de valeurs initiales estimées par d'autres modèles plus simples, ou des modifications de leurs distributions.

Les estimations des distributions des *posteriors*⁹ ont donc été obtenues avec le logiciel *JAGS* (Plummer 2003) exécuté depuis R (R Core Team 2015), via la librairie *R2jags* (Su and Yajima 2015).

Comme critère de convergence de modèle de Cormack-Jolly-Seber (Lebreton et al. 1992), j'ai utilisé un $R\text{-hat} < 1.1$ comme critère de convergence (Brooks and Gelman 2012), qui est basé sur la comparaison de variances à travers les chaînes, avec la variance des chaînes. Chaque simulation est réalisée avec 50000 itérations de trois chaînes nécessaires à la convergence et un *burn-in* de 10000 itérations. Pour information, un modèle très simple, intégrant les effets fixes décrits plus loin et un effet aléatoire

⁹ La distribution des posterior décrit ce que nous savons des paramètres après analyse des données en ayant donné les connaissances des « prior » au modèle. (Korner-Nievergelt et al. 2015)

année, nécessite environ trois semaines de calcul, la comparaison de modèles n'a donc pas pu être possible car un nombre restreint de modèle pouvait être réalisé.

L'utilisation d'un cluster (Villeurbanne) a été envisagée pour diminuer le temps de calcul, mais ces modèles nécessitent plus de mémoire vive que celle disponible sur ce type de clusters.

Modèles initiaux et variables d'ajustement

La littérature et des analyses préliminaires réalisées avec *marked* sur des modèles simplifiés avec un nombre restreint d'espèces et d'années ont permis de déterminer les paramètres pouvant influencer la survie et/ou la probabilité de capture, et donc d'ajuster les modèles de CMR pour estimer au plus juste les variations de survie. Les paramètres à conserver ont été identifiés par sélection de modèle par AICc (Burnham and Anderson 2004), un modèle avec un paramètre étant considéré comme meilleur si son AICc est d'au moins deux points inférieurs qu'un modèle sans ce paramètre. La sélection de tous ces paramètres est présentée en détails en annexe (« Sélection des paramètres »). Tous les paramètres présentés ci-dessous sont considérés en facteurs « fixes » sur la **probabilité de survie** et/ou la **probabilité de capture**, excepté l'effet site traité en aléatoire.

- (1) Chez les passereaux, le **sexe** de l'individu est considéré comme pouvant modifier à la fois la probabilité de **survie** locale, les mâles adultes survivant mieux que les femelles, mais également la **probabilité de capture** de l'individu (Pollock 1982, Siriwardena et al. 1998). Trois niveaux de sexes sont définis : les mâles, les femelles, et les indéterminés (voir Annexes, partie « Sexage des espèces » ;
- (2) La **survie** est également corrigée pour le problème d'individus **transients**, le modèle **phi'phi** (Pradel et al. 1997) différenciant les individus potentiellement **transients** (capturés pour la première année) des individus avérés résidents (capturés au moins pour la deuxième année) (voir la partie « Adéquation des données aux modèles de Capture-Marquage-Recapture ») ;
- (3) La **survie** moyenne et la **probabilité de capture** sont également considérées comme potentiellement différentes selon l'**espèce** (23 espèces).
- (4) Le **site** échantillonné (254 sites) peut également affecter les **probabilités de survie** et de recapture sans que nous puissions prendre en compte les déterminants multiples de ces variations (effets de forme et taille de site, d'habitat) ;
- (5) Pour gérer l'**hétérogénéité de probabilité de capture** individuelle, une covariable a été calculée pour chaque individu *i* comme étant la moyenne du nombre de recaptures annuelles par la fonction :

$$Covariable_i = \ln\left(\frac{\text{nombre de captures} - \text{nombre d'années de capture}}{\text{nombre d'années de capture}} + 1\right)$$

Cette covariable individuelle est une variante de celle utilisée par (Julliard 2004) qui exploite les recaptures intra-annuelles. La covariable a été transformée à l'aide d'un logarithme népérien car on s'attend à ce que la probabilité qu'un individu soit capturé au moins une fois une année n'est pas une fonction linéaire de son nombre de recaptures intra-annuelle, mais une fonction log-linéaire (min=0, soit une capture par an, max=2.56, soit 12 captures par an en moyenne, moy=0.21). Ces différences de capturabilité de chaque individu pourraient être d'origine comportementale (évitement des filets, témérité (Le Coeur et al. 2015)), liées à la position des nids par rapport aux filets, à la distance du territoire de l'individu aux bords de la station, ou à la forme de la station.

Tous les sites n'étant pas forcément échantillonnés durant toute la période de l'étude mais en moyenne 6 ans, pour chaque individu, la probabilité de capture a été fixée à 0 les années où son site de capture n'est pas échantillonné.

Les échanges d'individus entre sites sont négligeables et ont été ignorés. Un individu changeant de site suivi étant considéré comme 'mort' pour son site de départ, et 'recrue' pour son site d'arrivée.

Variables climatiques

Comme il n'est pas recommandé de tester l'effet de toutes les variables climatiques possibles, nous avons réalisé un choix parmi les nombreuses variables existantes et disponibles.

Tout d'abord, le choix des variables climatiques doit pouvoir permettre de répondre aux questions clés que l'on se pose sur la biologie des espèces étudiées, ici l'effet des variations interannuelles de conditions climatiques sur la survie (Grosbois et al. 2008, Frederiksen et al. 2014). De plus, ces variables doivent être choisies, pour être pertinentes et leurs effets comparables, parmi celles les plus souvent utilisées dans la littérature existante pour démontrer un tel effet.

Des corrélations existant entre certaines de ces variables, il est nécessaire d'en identifier un nombre réduit, susceptible de caractériser les principales variations des conditions climatiques.

Ces variables climatiques doivent être obtenues pour les périodes critiques pour la survie des individus. Concernant les passereaux, les conditions lors des périodes hivernales et de reproduction peuvent affecter la survie (Grosbois et al. 2006).

Selon ces périodes nous utiliseront donc :

- (1) Des variables globales à large échelle pour les zones d'hivernage**, en fonction du statut migratoire de l'espèce (voir annexe, « Description des espèces sélectionnées ») :

- La NAO¹⁰ hivernale est une très bonne variable intégrative à la fois de la température et des précipitations. Elle présente l'avantage d'être globale sur toute l'Europe, et donc idéale pour les espèces sédentaires/migratrices courtes-distances en hiver (Saether et al. 2003a, Grosbois et al. 2006, Robinson et al. 2007, Lahoz-Monfort et al. 2011, Salewski et al. 2013). Une valeur positive de NAO indique un hiver relativement chaud et humide en Europe de l'Ouest, alors qu'une valeur négative décrira un hiver froid et sec. Elle présente également l'avantage d'avoir des données disponibles et facilement accessibles en ligne (<http://www.cru.uea.ac.uk/~timo/datapages/naoi.htm>), et utilisés dans nombre d'analyses explorant l'effet de la rigueur hivernale en Europe (surtout aux hautes latitudes).
- Pour les espèces migratrices hivernant au sud du Sahel, nous avons utilisé la moyenne des précipitations entre juillet et septembre comme indicateur des conditions hivernales (Sanderson et al. 2006, Grosbois et al. 2006, 2008, Nevoux et al. 2008, Barbet-Massin et al. 2009). Ces données sont disponibles également en ligne (http://research.jisao.washington.edu/data_sets/sahel/).
- Pour les espèces migrant au sud-est de l'Afrique, aucune variable climatique n'a été testée en hiver.

(2) Des variables locales à l'échelle des sites durant la période de reproduction, les moyennes de valeurs journalières de précipitations et de températures (Sanz et al. 2003, Grosbois et al. 2006, Salewski et al. 2013, Illán et al. 2014, Öberg et al. 2015) étant extraites des données météorologiques de l'E-OBS avec une résolution de 0.25° via la librairie R *climateExtract* (disponible à <https://github.com/RetoSchmucki>) et ensuite moyennées par site entre avril et juillet.

Pour chaque variable climatique, les anomalies sont calculées comme la moyenne de l'année moins la moyenne des moyennes annuelles sur la période d'étude (1989-2013) et standardisées par l'écart-type.

Dans la partie 1, les anomalies printanières de températures et précipitations sont moyennées à l'échelle nationale, dans la partie 2, elles sont gardées à l'échelle des sites.

¹⁰ North Atlantic Oscillation

Partie 1

Partie 1 : Synchronie et part de variances temporelles expliquée par les variations climatiques

Cette partie sera soumise pour publications à « Ecology ». Le manuscrit à soumettre est joint aux annexes.

Introduction

Les variations interannuelles de survies sont-elles synchrones entre espèces ?

L'étude de la synchronie entre différentes populations ou espèces permettant de mesurer une réponse globale d'une communauté aux variations environnementales (ici, les variations climatiques), nous estimerons dans un premier temps s'il existe une synchronie temporelle des variations interannuelles de survie chez les 23 espèces de passereaux communs sélectionnées (Figure 13), et nous quantifierons le pourcentage de synchronie entre ces espèces.

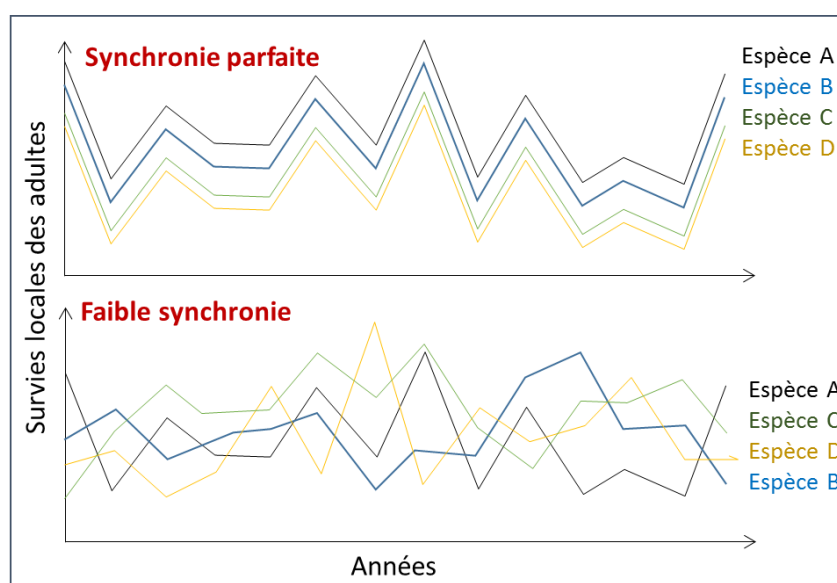


FIGURE 13 SCHEMA CONCEPTUEL : REPRESENTATIONS THEORIQUES DES VARIATIONS DE SURVIES ANNUELLES DE QUATRE ESPECES, EN CAS DE PARFAITE OU DE FAIBLE SYNCHRONIE.

Un effet global du climat peut-il expliquer une part de cette synchronie ?

En étudiant les valeurs annuelles de survies estimées nous testerons si les variations interannuelles climatiques de deux périodes sensibles de la vie des passereaux, la reproduction et l'hivernage, permettent d'expliquer cette synchronie. Ces réponses aux variations climatiques n'étant pas forcément linéaires, nous considérerons également des réponses quadratiques possibles. Dans l'exemple illustré sur la Figure 14, les variations de la variable climatique pourraient (1) ne pas montrer d'effet sur la survie, (2) révéler un effet négatif sur la survie, (3) ne révéler un effet négatif qu'au-dessus d'une certaine valeur.

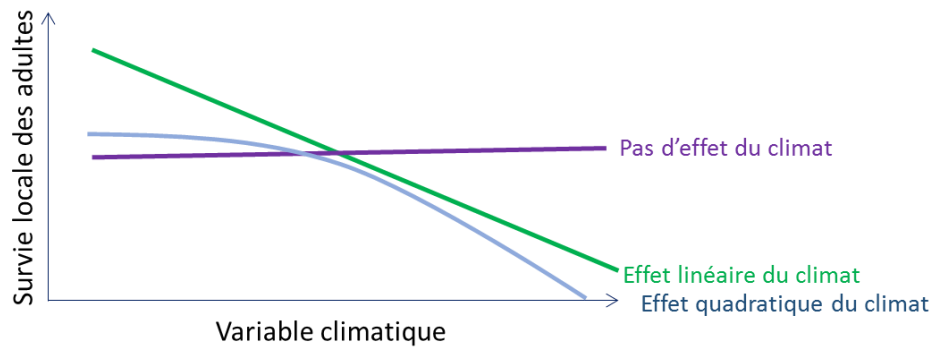


FIGURE 14 SCHEMA CONCEPTUEL : REPONSES POSSIBLE DES SURVIES LOCALES A UNE VARIABLE CLIMATIQUE TESTEE

Ces variables climatiques, même significatives, peuvent n'expliquer qu'en partie les variations annuelles de survie. Nous estimerons donc quelle part de variance temporelle est expliquée par ces variables climatiques (Figure 15).

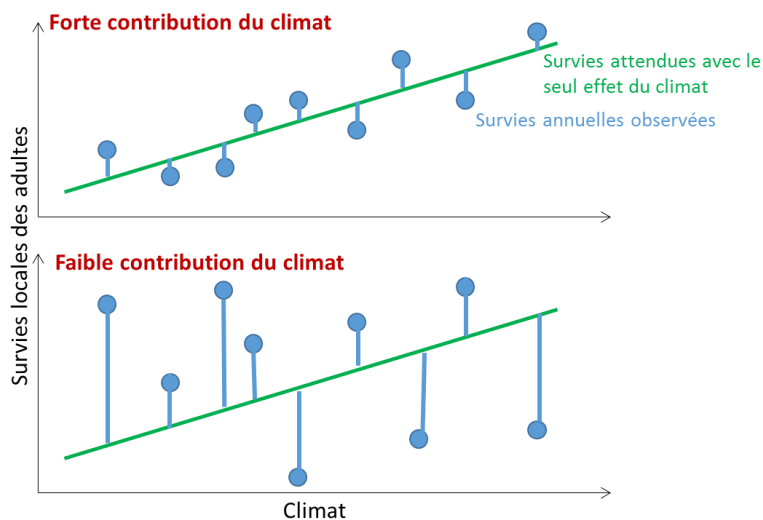


FIGURE 15 SCHEMA CONCEPTUEL : CONTRIBUTION DU CLIMAT AUX VARIATIONS TEMPORELLES DE SURVIES. LES TRAITS BLEUS VERTICAUX REPRESENTENT LA VARIANCE RESIDUELLE NON EXPLIQUEE PAR LE CLIMAT.

Des différences entre espèces peuvent-elles expliquer des variations résiduelles de survies non expliquées par les variations climatiques ?

Enfin, nous chercherons s'il existe une part résiduelle de réponses espèces spécifiques au climat (Figure 16) qui désynchroniseraient ces variations annuelles entre espèces, ou si ces différences potentielles peuvent se résumer par certains traits d'histoire de vie, comme la migration (migrateurs versus sédentaires) ou la spécialisation à un habitat en période de reproduction (zones humides versus milieux buissonnants).

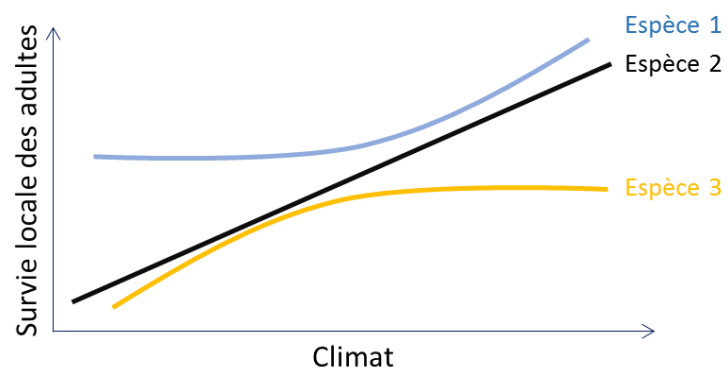


FIGURE 16 SCHEMA CONCEPTUEL : VARIATIONS POSSIBLES DE REPONSES DES ESPECES OU DE GROUPES D'ESPECES AUX VARIABLES CLIMATIQUES

Matériel et Méthodes

Le coefficient de corrélation intra-classe (ICC) comme outil de quantification de synchronie inter-espèce

La synchronie temporelle entre espèces des variations des taux de survies interannuelles a été quantifiée suivant le principe d'analyse de Grosbois et al. (2009) et Lahoz-Monfort et al. (2011).

Pour cela, j'ai ajouté à un modèle de CMR, dont les probabilités de survies et de captures ont été ajustées comme présentées précédemment dans le matériel et méthodes, deux paramètres sur la probabilité de survie :

- un effet aléatoire année δ_t , caractérisant la variation interannuelle de survies commune à toutes les espèces, les δ_t de chaque année suivant une distribution normale $\delta_t \sim (0, \sigma_\delta^2)$
- un effet aléatoire année:espèce ε_{sit} défini comme la variation annuelle de survie spécifique de chaque espèce, chaque ε_{sit} suivant une autre distribution normale : $\varepsilon_{sit} \sim (0, \sigma_\varepsilon^2)$.

La survie Φ_{sit} d'un individu i d'une espèce s à un temps t est donc définie, avec l'ensemble des variables d'ajustements α_{it} (espèce, sexe, *transient* et effet aléatoire site), par :

$$[\Phi_{sit}] = \alpha_{it} + \delta_t + \varepsilon_{sit}$$

L'intra-classe corrélation (ICC), utilisée pour quantifier la synchronie interannuelle entre espèces, est ensuite calculée en utilisant les estimations de variances des effets aléatoires année et année:espèce σ_δ^2 et σ_ε^2 :

$$ICC = \frac{\sigma_\delta^2}{\sigma_\delta^2 + \sigma_\varepsilon^2}$$

L'ICC quantifie la fraction de variance interannuelle ($\sigma_\delta^2 + \sigma_\varepsilon^2$) commune à toutes les espèces. Plus l'ICC est grand, plus la variation de survie est dépendante de facteurs qui affectent l'ensemble des espèces (par exemple, des fluctuations climatiques à large échelle), et donc plus les différences de variations de survie entre espèces sont faibles.

Quel effet du climat sur la survie ? Limite des méthodes bayésiennes et traitement *a posteriori* des estimations de survies

Pour évaluer l'effet des variations climatiques sur la survie, la méthode suggérée par Grosbois et al. (2009) consiste à intégrer les variables climatiques directement dans les modèles de CMR dans l'équation modélisant les variations de probabilité de survie. Nous aurions ainsi pu tester, par comparaison de plusieurs modèles et analyse des estimations des paramètres (i) s'il existe un effet du climat sur la survie, (ii) si cet effet est linéaire ou quadratique et (iii) si cet effet varie entre espèces.

Cependant, cette estimation des effets du climat directement dans les modèles de CMR a posé deux problèmes majeurs :

- Le premier est un problème de convergence : malgré un très grand nombre d'itérations (jusqu'à 100 000), et donc un temps de calcul conséquent (> 2mois), les paramètres climatiques ne convergeaient pas, rendant impossible leur estimation ;
- Le second est lié au nombre de modèles nécessaires à l'inférence statistique : si l'on veut tester les trois hypothèses précédentes, avec des interactions des effets linéaires ou quadratiques avec les espèces, des interactions entre les effets des précipitations et températures, le nombre de modèles devient alors irréalisable, compte tenu du temps de calcul nécessaire (trois semaines pour un modèle sans climat), et des difficultés de convergence.

Nous avons donc opté pour une analyse *a posteriori* des estimations de survies. Ces estimations sont extraites du modèle CMR initial (sans effet climat), par années, espèces, incluant l'interaction années : espèces, pour les individus mâles (aux estimations de survies plus précises car basées sur plus d'individus) et non-*transients* (pour obtenir la survie locale des individus résidents).

Les valeurs de la première et dernière année de l'analyse (survies de 1989 à 1990 et de 2013 à 2014) n'ont pas été incluses dans l'analyse, car elles semblaient respectivement sur et sous estimées (Figure 17). Les effets des paramètres climatiques ont été analysées sur toutes les survies des 23 espèces ensemble, pour les années 1990 à 2013 pour les espèces des milieux buissonnants, et 2002 à 2013 pour les espèces de zones humides) par modèle linéaire (fonction *lm* dans R), incluant un effet fixe espèce. Ces estimations étant calculées sur l'échelle logit puis retransformées en survies réelles, elles suivent une loi normale (test de Shapiro, p-value = 0.65) permettant l'utilisation de modèles linéaires.

Les effets du climat ont été évalués par comparaison d'AICc (Burnham and Anderson 2004) et *averaging* pour répondre aux trois questions posées plus haut (effet significatif ou non, linéaire ou quadratique, espèce-dépendant ou non). Les effets de la NAO et des précipitations au Sahel ont été testés séparément, les deux variables climatiques printanières températures et précipitations ont été testées dans le même modèle, incluant une possible interaction entre les deux.

L'effet du climat sur la survie et traits d'histoire de vie des espèces

En plus de l'interaction possible entre espèce et climat, le lien entre probabilités de survie, climat et traits d'histoire de vies des espèces a également été évalué, comme précédemment sur les estimations de survie par comparaison d'AICc.

Le meilleur modèle climatique qui aura été détecté précédemment est modifié pour intégrer une interaction entre climat et deux spécificités des espèces : leur stratégie de migration (migratrices versus sédentaires), et leur habitat (milieux humides ou buissonnants). Ces caractéristiques des espèces sont détaillées en annexe (voir « Description des espèces sélectionnées »)

Pour disposer d'un nombre important d'espèces dans chaque catégorie, ce test est réalisé uniquement sur le climat au printemps, où toutes les espèces sont analysées ensemble.

Quel part de variance temporelle expliquée par le climat ? Les difficultés d'estimer des R^2 dans les modèles multi-espèces

Une méthode recommandée pour estimer la part de variance temporelle expliquée par chaque variable climatique est celle de Loison *et al.* (2002) et Grosbois *et al.* (2009), qui consiste à comparer les estimations de variances des effets aléatoires année $\sigma_{\delta}^2(\text{res})$ et $\sigma_{\delta}^2(\text{tot})$, respectivement de modèles avec et sans climat. La contribution C_{δ} d'une variable climatique à la variance temporelle est alors estimée comme :

$$C_{\delta} = 1 - \frac{\sigma_{\delta}^2(\text{res})}{\sigma_{\delta}^2(\text{tot})}$$

Cependant, les problèmes de convergences mentionnés plus haut ne nous permettent pas d'estimer ces variances en incluant directement le climat dans les modèles de CMR. Nous avons donc utilisé deux méthodes alternatives pour estimer cette contribution du climat aux variations de survie.

La première méthode (« méthode 1 ») est assez proche de celle détaillée ci-dessus, et présentée par Grosbois *et al.* (2008). En utilisant le meilleur modèle pour calibrer l'effet du climat sur la survie (d'après la sélection de modèles par AICc réalisée précédemment), j'ai défini deux modèles linéaires mixtes (*lmer* de la librairie *lme4* dans R ; Bates *et al.* 2016), l'un incluant l'effet d'une variable climatique (modèle climat), et l'autre sans (modèle nul), corrigés par un effet fixe espèce et intégrant effet aléatoire année dans chacun. La contribution $C_{\delta,c}$ d'une variable climatique c à la variance temporelle est ensuite calculée comme précédemment par comparaison des variances des effets aléatoires année entre les deux modèles :

$$C_{\delta,c} = 1 - \frac{\sigma_{\delta}^2(\text{climat})}{\sigma_{\delta}^2(\text{nul})}$$

Cependant, cette méthode par utilisation des estimations de survies n'est pas parfaite, les probabilités de survies étant par définition comprises dans l'intervalle [0, 1] alors que le modèle linéaire pourra prédire des valeurs qui pourront sortir de cet intervalle.

Nous avons donc voulu confirmer ces résultats par une « méthode 2 », une fois de plus basée sur les estimations de survies *a posteriori*. Deux modèles linéaires simples sont comparés : dans chacun, les probabilités de survies dépendent d'un effet fixe espèce, mais dans l'un des deux une variable climatique est ajoutée (encore une fois, son effet étant déterminé précédemment par la sélection de modèles par AICc). L'estimation de la contribution du climat $R^2(\text{estimé})$ à la variation de survie est calculée comme :

$$R^2(\text{estimé}) = R^2(\text{climat}) - R^2(\text{nul})$$

où $R^2(\text{nul})$ et $R^2(\text{climat})$ sont respectivement les R^2 ajustés des modèles sans et avec climat.

Ces deux méthodes ont cependant certaines limites statistiques, la précision des estimations des survies n'y étant pas prise en compte.

Résultats

Synchronie entre espèces des variations temporelles de survie

La variance de l'effet aléatoire année [$\sigma_{\delta}^2=0.969$ (0.707,1.335)] est plus élevée que celle de l'effet aléatoire résiduel année:espèces [$\sigma_{\epsilon}^2=0.254$ (0.210, 0.299)]. L'ICC a donc une valeur très élevée, de 79% (77%, 82%), ce qui démontre une forte synchronie inter-espèces, comme illustré dans la Figure 17 par le graphique des estimations annuelles de survie pour chaque espèce.

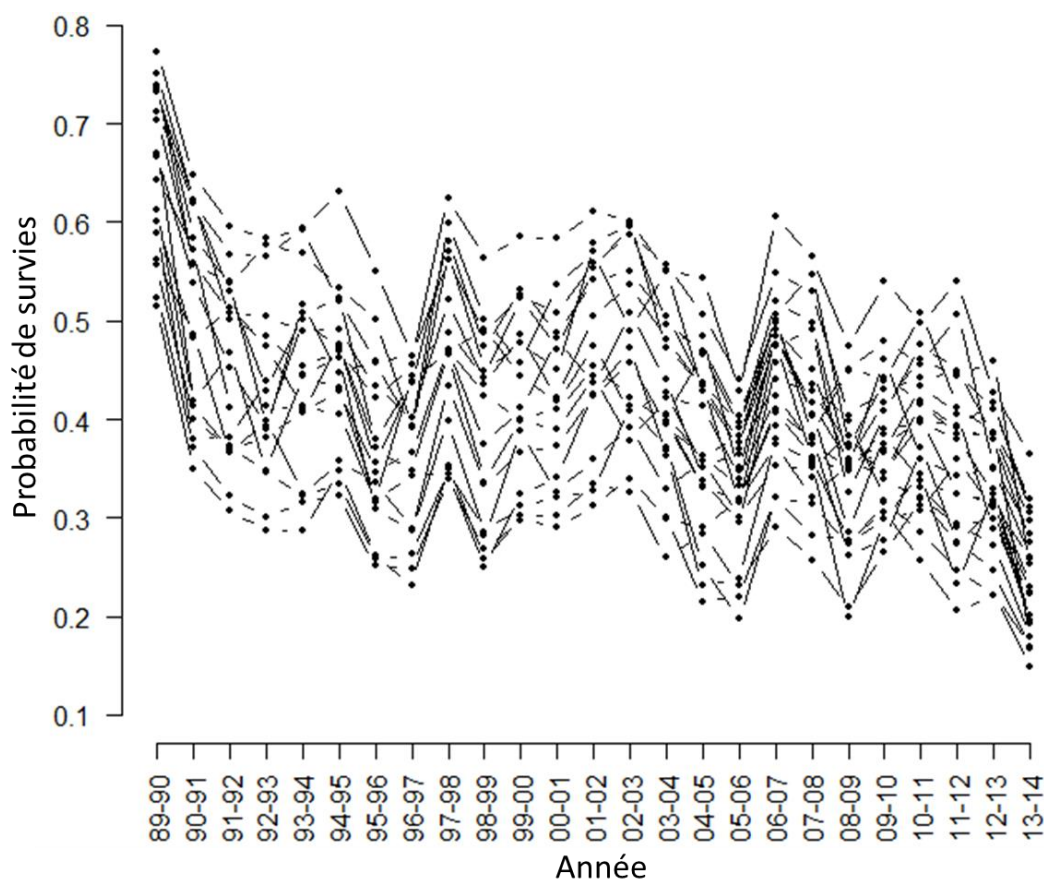


FIGURE 17 FLUCTUATIONS INTERANNUELLES DES PROBABILITES DE SURVIE LOCALE PAR ESPECE (23), POUR DES INDIVIDUS ADULTES MALES NON-TRANSIENTS

Effet du climat sur la survie adulte

Pour chaque paramètre climatique considéré, la comparaison de modèle par AIC (Tableau 7) exclut systématiquement les modèles avec une possible interaction de l'espèce avec l'effet du climat. L'effet du climat détecté est donc additif, et non dépendant de l'espèce.

Le climat printanier en période de reproduction affecte les probabilités de survies annuelles, les anomalies de températures et de précipitations ayant un effet quadratique interdépendant complexe, détaillé Tableau 7. Les survies sont maximales en cas de précipitations normales (anomalies proches de 0) et de températures légèrement faibles, ou en cas de précipitations très faibles et de températures très élevées (Tableau 8, Figure 18).

Pour le climat hivernal nous trouvons, par comparaison de modèles (Tableau 7) un effet positif (Tableau 8) linéaire du NAO sur la probabilité de survie. Les survies adultes sont meilleures en cas d'anomalies positives de NAO, et donc d'hivers chauds et humides, que lors d'hivers froids et secs (anomalies négatives de NAO) (Figure 19). Les anomalies de précipitations au Sahel ont un effet quadratique sur la survie adulte (Tableau 7, Tableau 8) : les probabilités de survie diminuent lorsque ces anomalies augmentent, mais se stabilisent pour des anomalies positives (Figure 20).

Dans chaque analyse, la somme des poids d'AICc (Figure 21) fournit un support robuste aux variables climatiques sélectionnées dans le meilleur modèle (>0.99), et à l'exclusion des modèles incluant des interactions possibles entre espèces et variables climatiques (<0.02).

TABLEAU 7 DETAILS DE LA SELECTION DE MODELE PAR AICc DE L'INVESTIGATION DE L'EFFET SUR LA SURVIE ADULTE DES A) ANOMALIES PRINTANIERES DE TEMPERATURES (T) ET PRECIPITATIONS (P) (SEULEMENT LES SIX MEILLEURS MODELES SONT MONTRES), B) ANOMALIES HIVERNALES DE NAO, C) ANOMALIES DE SAHEL RAINFALL (SR), (S=ESPECES, DDL = DEGRES DE LIBERTE, $\Delta AICc$ = CHANGEMENTS DANS LES VALEURS D'AICc, $wAICc$ = POIDS D'AICc)

	Modèle	ddl	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	$wAICc$
a)	S + P ² + T ² + P ² :T	30	721.27	-1378.12	0.00	0.48
	S + P ² + T ² + P:T ² + P ² :T	31	721.83	-1376.92	1.20	0.26
	S + P ² + T ² + P ² :T + P ² :T ²	31	721.30	-1375.87	2.25	0.16
	S + P ² + T ² + P:T ² + P ² :T + P ² :T ²	32	721.85	-1374.65	3.47	0.08
	S + P ² + T + P ² :T	29	716.46	-1370.80	7.32	0.01
	S + S:P + P ² + T ² + P ² :T	52	730.62	-1343.39	34.73	0.00
b)	S + NAO	17	460.51	-884.90	0.00	0.75
	S + NAO ²	18	460.52	-882.67	2.23	0.25
	S + S:NAO	31	464.76	-860.28	24.62	0.00
	S + NAO ² + S:NAO	32	464.77	-857.80	27.09	0.00
	S	16	437.17	-840.46	44.43	0.00
	S + S:NAO ²	46	469.22	-829.75	55.15	0.00
c)	S + SR ²	10	214.75	-407.73	0.00	0.98
	S + SR ² + S:SR	16	217.85	-399.09	8.64	0.01
	S + SR	9	203.33	-387.21	20.52	0.00
	S + S:SR ²	22	219.55	-386.06	21.67	0.00
	S + S:SR	15	206.30	-378.57	29.17	0.00
	S	8	195.00	-372.85	34.88	0.00

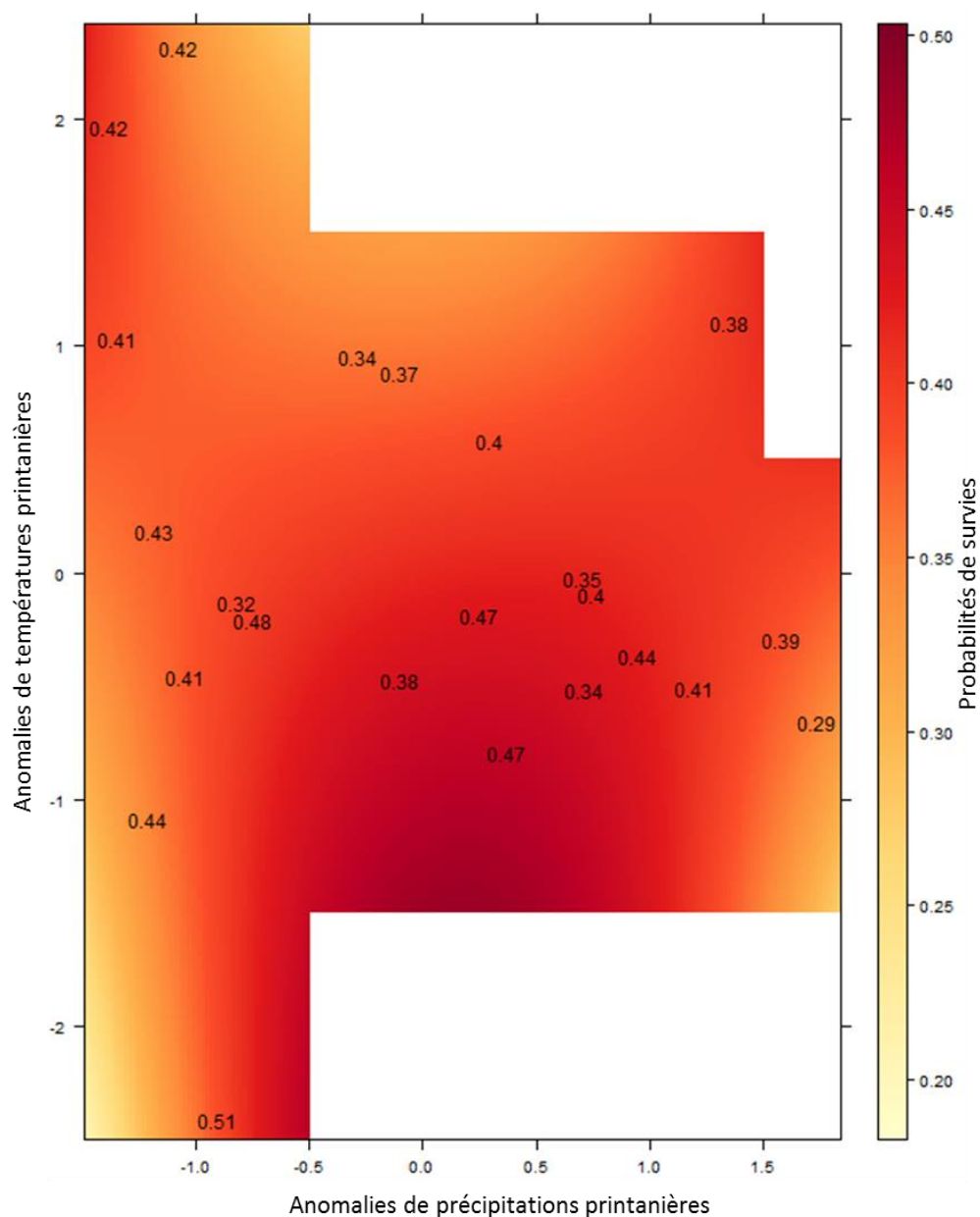


FIGURE 18 RELATION ENTRE SURVIE ANNUELLE DES MALES ADULTES NON-*TRANSIENTS* DE FAUVETTES A TETE NOIRE ET ANOMALIES DE PRECIPITATIONS ET DE TEMPERATURES LES ESTIMATIONS DE SURVIES ANNUELLES OBTENUES PAR LE MODELE PRESENTE EN MATERIEL ET METHODE SONT INDIQUEES EN NOIR. LES ESTIMATIONS DES EFFETS DES TEMPERATURES ET PRECIPITATIONS SONT OBTENUES PAR *MODEL AVERAGING* (VOIR TABLEAU 8)

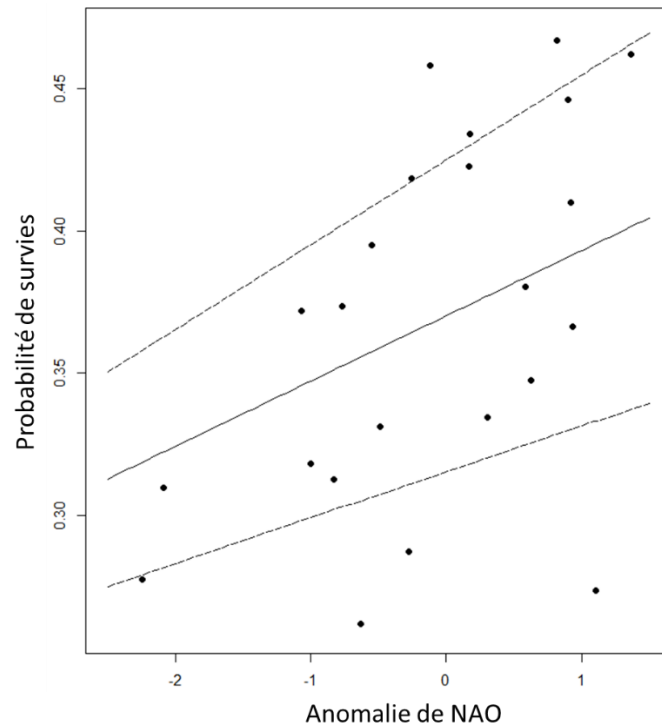


FIGURE 19 RELATION ENTRE SURVIE ANNUELLE DES INDIVIDUS ADULTES MALES NON-*TRANSIENTS* DU ROUGE-GORGE FAMILIER ET NAO EN HIVER. LES ESTIMATIONS DE SURVIES ANNUELLES OBTENUES PAR LE MODELE PRESENTE EN MATERIEL ET METHODE SONT REPRESENTEES PAR DES POINTS. LES ESTIMATIONS PERMETTANT DE TRACER LA LIGNE NOIRE DE LA REGRESSION LINEAIRE SONT OBTENUES PAR *MODEL AVERAGING* (VOIR TABLEAU 8), LES LIGNES POINTILLEES REPRESENTANT L'INTERVALLE DE CFIANCE A 95%

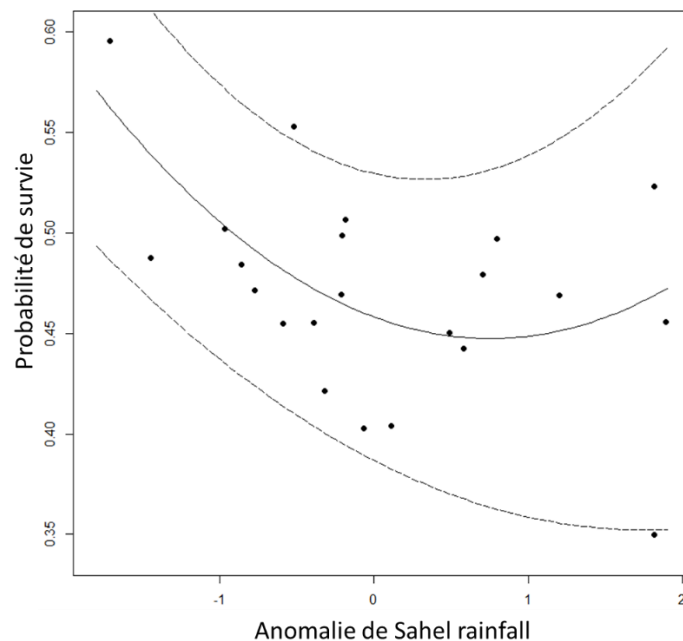
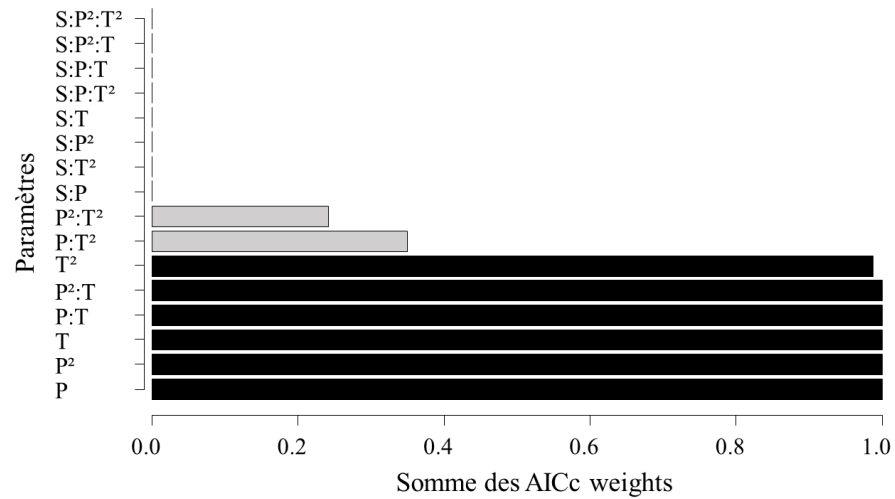
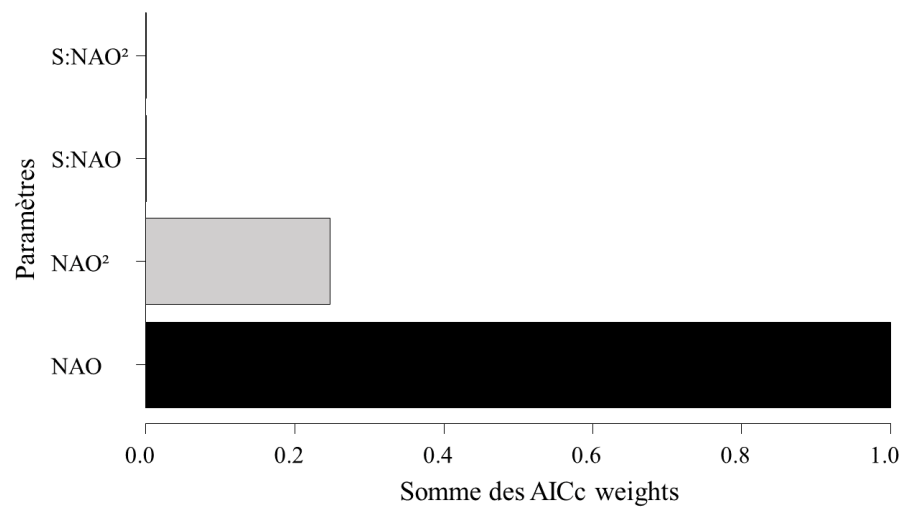


FIGURE 20 RELATION ENTRE SURVIE ANNUELLE DES INDIVIDUS ADULTES MALES NON-*TRANSIENTS* DE ROSSIGNOL PHILOMELE ET SAHEL RAINFALL EN HIVER. LES ESTIMATIONS DE SURVIES ANNUELLES OBTENUES PAR LE MODELE PRESENTE EN MATERIEL ET METHODE SONT REPRESENTEES PAR DES POINTS. LES ESTIMATIONS PERMETTANT DE TRACER LA LIGNE NOIRE DE LA REGRESSION LINEAIRE SONT OBTENUES PAR *MODEL AVERAGING* (VOIR TABLEAU 8), LES LIGNES POINTILLEES REPRESENTANT L'INTERVALLE DE CFIANCE A 95%

a)



b)



c)

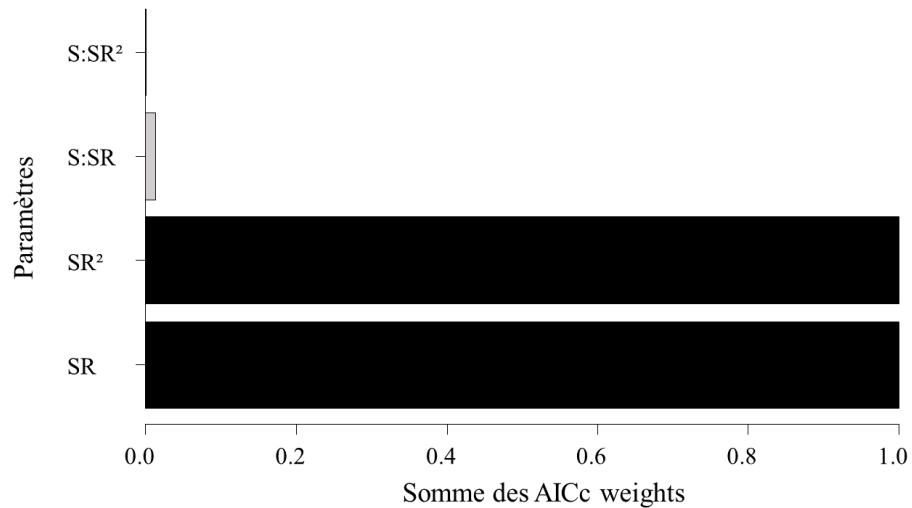


FIGURE 21 SOMME DES POIDS D'AICc DE TOUS LES MODELES INCLUANT UN PARAMETRE SPECIFIQUE TIRE DE LA PROCEDURE DE SELECTION DE MODELES POUR A) LES VARIABLES CLIMATIQUES PRINTANIERES, B) LES VARIABLES HIVERNALES POUR LES ESPECES SEDENTAIRES HIVERNANT EN FRANCE ET DANS LA REGION OUEST DE LA MEDITERRANEE, C) LES VARIABLES HIVERNALES POUR LES ESPECES MIGRANT AU SUD DU SAHEL. LES BARRES NOIRES REPRESENTENT LES PARAMETRES AYANT UN FORT SUPPORT STATISTIQUE DE LEUR EFFET, LES BARRES GRIS REPRESENTENT LES PARAMETRES AYANT UN FAIBLE SUPPORT STATISTIQUE DE LEUR EFFET.

Effet du climat et traits d'histoire de vie

La sélection de modèles par AICc ne révèle pas d'effet de la stratégie migratoire ou de l'habitat sur la survie en interaction avec l'effet des anomalies climatiques au printemps.

Le premier modèle comportant un de ces effets étant situé à 460 points d'AICc du modèle climatique défini par le plus petit AIC dans le Tableau 7 a).

Part de variance temporelle expliquée par le climat

Selon la méthode utilisée, la NAO explique 6 à 18% de la variance temporelle, les précipitations au Sahel 11 à 33%, et l'interaction entre température et précipitations 10 à 22% (Tableau 8).

La « méthode 1 » donne pour chaque facteur climatique une contribution moins importante du climat que la « méthode 2 ».

TABLEAU 8 ESTIMATIONS DES PARAMETRES DU MEILLEUR MODELE EXAMINANT LES EFFETS DES VARIATIONS CLIMATIQUES SUR LA SURVIE ADULTE, ET PART DE VARIANCE TEMPORELLE (ANNUELLE) EXPLIQUEE PAR LE CLIMAT, POUR CHAQUE FACTEUR CLIMATIQUE ETUDIE (σ^2_δ = VARIANCE DE L'EFFET ALEATOIRE ANNEE)

		Part de variance temporelle expliquée par le climat		Contribution climatique à la variance temporelle	
		« Méthode 2 »		« Méthode 1 »	
	Estimations des paramètres (95% CI)	R ² du modèle climat	R ² du modèle nul	σ^2_δ modèle nul	σ^2_δ modèle climat
Climat hivernal pour les espèces sédentaires		0.7242	0.6633	0.00240	0.00196
		6.09%		18.33%	
Intercept	0.41 (0.38,0.43)				
NAO	0.02 (0.02,0.03)				
Climat hivernal pour les espèces migratrices		0.5288	0.3784	0.00127	0.00214
		15.04%		40.57%	
Intercept	0.31 (0.28,0.35)				
Sahel rainfall	-0.03 (-0.04,-0.02)				
Sahel rainfall ²	0.02 (0.01,0.03)				
Climat printanier		0.7154	0.6146	0.00226	0.00176
		10.08%		22.27%	
Intercept	0.42 (0.39,0.44)				
Précipitations	0.02 (0.01,0.02)				
Précipitations ²	-0.02 (-0.03,-0.01)				
Températures	-0.05 (-0.07,-0.04)				
Températures ²	-0.00 (-0.02,-0.00)				
Précipitations:Températures	-0.01 (-0.02,-0.00)				
Précipitations ² :Températures	0.04 (0.03,0.05)				

Discussion

Une très forte synchronie entre espèces...

Le résultat majeur de cette partie est la très forte synchronie détectée entre espèces dans les variations de survies interannuelles : 79%. Les 23 espèces des passereaux étudiées ici ont donc des variations de survies très semblables d'une année à l'autre. Ce résultat est d'autant plus étonnant que ces espèces présentent des traits différents de migration, d'habitat, voire d'alimentation.

Cette estimation est robuste, même si toutes les espèces ne contribuent pas autant au jeu de données. En effet, un des biais possible pouvant induire une forte synchronie, serait la différence de nombre d'individus entre espèces. Quatre espèces ont beaucoup plus d'individus que les 19 autres (Figure 22), ce qui pourrait « forcer » cette synchronie. Un test préliminaire avait donc été réalisé en équilibrant les effectifs de ces quatre espèces. Pour cela, des individus au hasard de ces quatre espèces avec le plus d'individus avaient été supprimés du jeu de données, pour avoir un nombre d'individus équivalent aux six autres espèces les plus abondantes (environ 3500 individus, Figure 22).

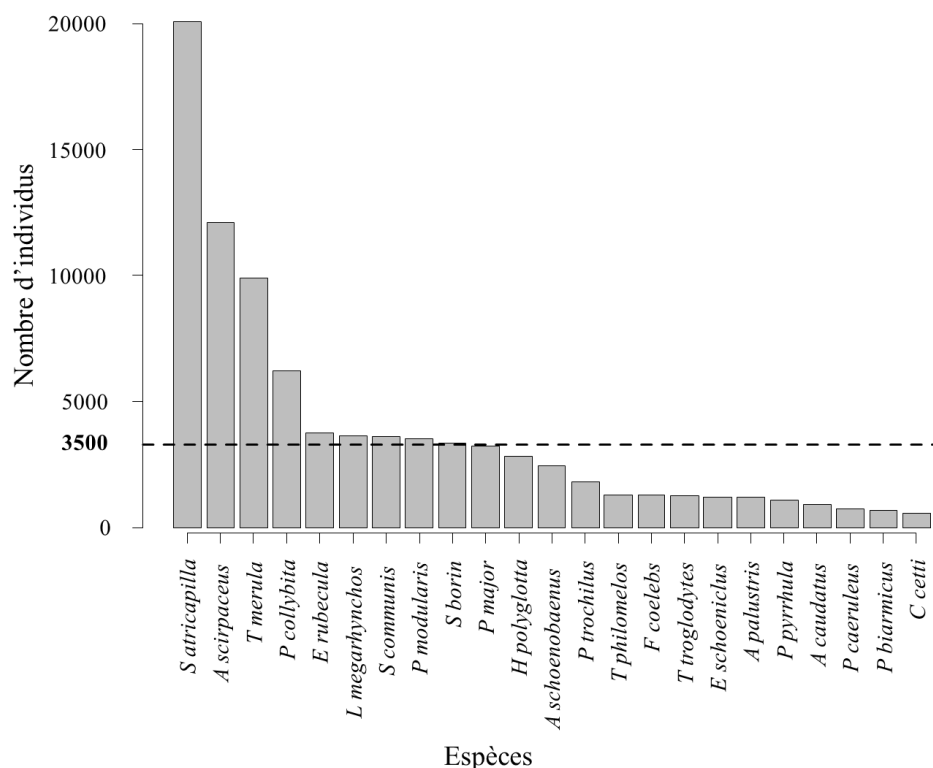


FIGURE 22 NOMBRE D'INDIVIDUS PAR ESPECE. LE TRAIT POINTILLE ROUGE REPRESENT LE NOMBRE D'INDIVIDUS DES CINQUIEMES A DIXIEMES ESPECES AVEC LE PLUS D'INDIVIDUS SUR LESQUELLES LES EFFECTIFS DES QUATRE ESPECES LES PLUS ABONDANTES ONT ETE EQUILIBREES PAR TIRAGE AU SORT D'INDIVIDUS.

La comparaison des ICC (indices de synchronie) de ces deux modèles ne montre pas de différence majeure entre les deux indices. La surreprésentation de quatre espèces en nombre d'individus n'augmente donc pas artificiellement la synchronie (Tableau 9).

TABEAU 9 COMPARAISON DES VARIANCES TEMPORELLES ET DE L'ICC D'UN MODELE CLASSIQUE ET D'UN MODELE POUR LEQUEL LE NOMBRE D'INDIVIDUS DES QUATRE ESPECES LES PLUS ABONDANTES A ETE EQUILIBRE SUR LE SIX ESPECES SUIVANTES

	Modèle initial	Modèle échantillonné
variance(année)	0.97 (0.70,1.34)	0.78 (0.50,1.14)
variance(année : espèces)	0.26 (0.21,0.30)	0.27 (0.21,0.31)
ICC	0.79 (0.77, 0.82)	0.75 (0.70,0.79)

...en partie attribuable aux variations climatiques...

Les perturbations environnementales à large échelle (effet Moran) pourraient donc expliquer cette synchronie entre espèces. Comme attendu, à la fois les variables climatiques hivernales et printanières expliquent les variations de survies, leur effet étant commun à toutes les espèces. Les variations climatiques à large-échelle sont donc une source de synchronisation des variations de survies entre espèces chez les passereaux communs.

Premièrement, le climat printanier (donc en période de reproduction) affecte la survie des 23 espèces étudiées. Les probabilités de survies sont optimales pour des précipitations moyennes, par exemple en 1997 (Figure 18, Figure 23), qui pourraient être synonymes d'une meilleure production primaire végétale, et donc d'une plus grande quantité de nourriture disponible (Yom-Tov and Geffen 2011). Très peu d'études montrent l'influence du climat du printemps sur la survie des adultes. Salewski *et al.* (2013) n'ont pas trouvé d'effet sur le climat de la saison de reproduction en n'étudiant cependant uniquement que l'effet potentiel des précipitations locales (et pas des températures), en analysant des données similaires pour sept espèces également incluses notre étude. Le climat auquel les passereaux sont exposés au cours des quatre mois de reproduction influe donc sur la survie des individus pour l'ensemble du cycle de vie annuel. La période de reproduction nécessite un important investissement énergétique pour les parents, en particulier pour l'approvisionnement alimentaire de leurs poussins (Sanz et al. 2003). Une abondance faible de nourriture oblige les parents à accroître leurs efforts de recherche, ce qui entraîne un effort métabolique coûteux et élevé (Thomas et al. 2001, Durant et al. 2007), potentiellement associé à une exposition accrue aux prédateurs (Low et al. 2010). Les adultes devraient également faire face à un trade-off entre le nourrissage de leur progéniture et la sécurisation de leur propre survie (Markman et al. 2002). Il est à noter également que les deux années de températures élevées combinées à de faibles précipitations, c'est-à-dire 2003 et 2006 (Figure 18, Figure 23) ont été suivies de taux de survie particulièrement élevés. Même s'il existe une niche climatique optimale, déterminée par l'interaction entre les précipitations et la température, des épisodes climatiques extrêmes tels que les vagues de chaleur pourraient être bénéfiques pour la survie des adultes. Les espèces ayant de larges niches thermiques comme les passereaux communs sont

connues pour pouvoir faire face à des températures extrêmes comme en 2003 (Jiguet et al., 2006). Ces conditions extrêmes auraient favorisé une production primaire élevée, augmentant la disponibilité alimentaire pour les oiseaux et réduisant le coût de la reproduction. Les événements extrêmes qui devraient être plus fréquents et intenses avec le changement climatique seront probablement des facteurs de renforcement de la synchronisation (avec moins de mortalité en cas de vague de chaleur) entre les espèces.

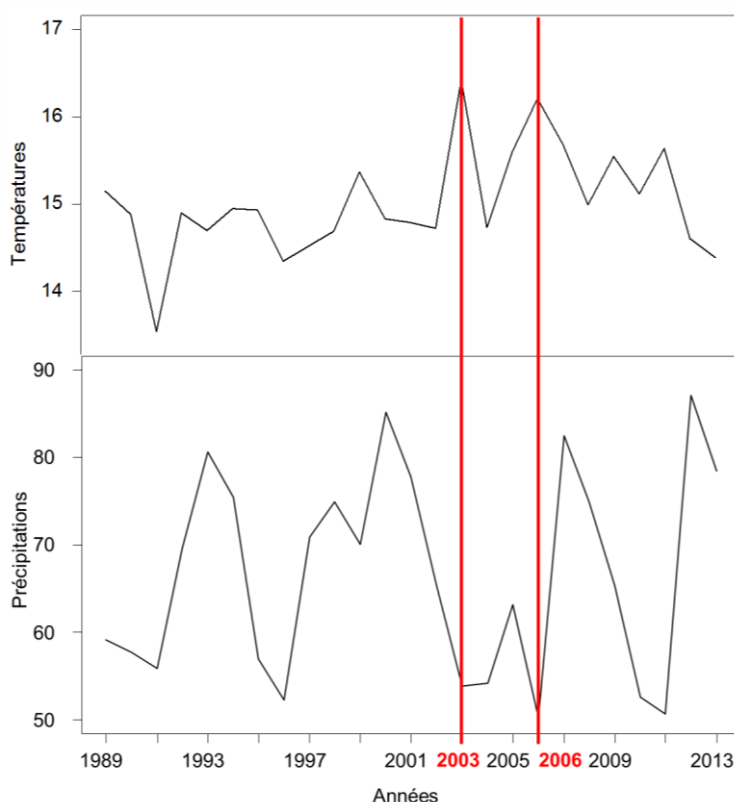


FIGURE 23 VARIATIONS ANNUELLES DES TEMPERATURES (EN °C) ET PRECIPITATIONS (EN MM) PRINTANIERES MOYENNES. LES DEUX ANNEES REPRESENTES EN ROUGE CORRESPONDENT A DES ANNEES DE FORTE CHALEURS ACCOMPAGNEES DE FAIBLES PRECIPITATIONS.

Les conditions hivernales ont-elles aussi une incidence sur la survie pour les 15 espèces sédentaires ou migratrices à courtes distances hivernant en Europe occidentale. La survie des adultes est plus élevée lors des hivers chauds et humides (c'est-à-dire avec des valeurs positives de NAO, Figure 19). Cinq des dix espèces étudiées par Robinson et al. (2007) ont montré une dépendance similaire de la survie des adultes aux variations de NAO en hiver, tandis que quatre espèces ont montré la dépendance opposée. Ce même effet est également relevé par Salewski *et al.* (2013) chez l'Accenteur mouchet, mais pas chez le Pouillot véloce, le Bruant des roseaux ou le Merle noir. Cependant, notre étude a l'avantage de combiner les données de toutes les espèces dans un même modèle, un jeu de données plus grand permettant une meilleure estimation des différents paramètres du modèle, maximisant la précision des estimations de la survie des adultes et justifiant une plus grande confiance dans nos résultats que

les études antérieures. La survie des oiseaux adultes hivernant en Europe est donc sensible, à la NAO, une variable climatique à grande échelle, les hivers chauds et humides favorisant cette survie.

En troisième lieu, les conditions hivernales affectent également la survie des sept espèces migratrices transsahariennes. Pour des anomalies de précipitations au Sahel négatives, la survie augmente avec l'augmentation des SR, puis, pour des anomalies positives, cette survie se stabilise (Figure 20). Cet effet négatif des précipitations au Sahel est inattendu, car la plupart des études précédentes documentent un effet positif sur la survie annuelle. Par exemple, les taux de survie de la Rousserole effarvate, du Pouillot fitis (Salewski et al. 2013), ou encore du Phragmite des joncs (Peach *et al.* 2008, Figure 24) augmentent avec l'augmentation des précipitations au Sahel. On suppose en effet que la survie des espèces migratrices sera meilleure dans le cas de fortes précipitations dans le Sahel, car l'augmentation de ces précipitations est associée à une meilleure productivité primaire et donc à une plus grande abondance d'insectes dans la savane africaine, une source importante de nourriture pour les oiseaux hivernants (Cheke and Holt 1993, Camberlin et al. 2007).

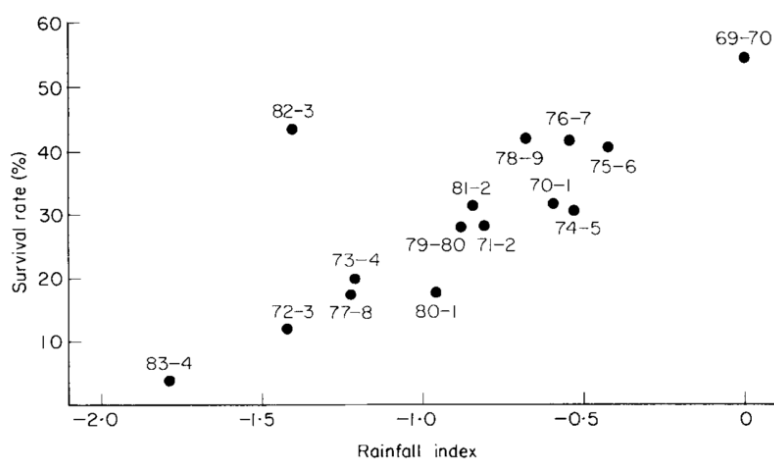


FIGURE 24 ESTIMATIONS DES TAUX DE SURVIES (EN POURCENTS) DES ADULTES DE PHRAGMITES DES JONCS ENTRE 1969 ET 1984 DE DEUX SITES DU SUD DE L'ANGLETERRE, EN FONCTION DE L'INDICE DE PRECIPITATION AU SAHEL DE LA SAISON HUMIDE PRECEDENTE (MAI-OCTOBRE) A L'OUEST DE L'AFRIQUE (PEACH ET AL. 2008).

Ces deux études (Peach et al. 2008, Salewski et al. 2013) ne sont cependant pas réalisées sur la même période d'étude ni au même endroit que la nôtre : 1969 à 1988 en Angleterre pour la première, et 1972 à 2005 en Allemagne pour la deuxième, et sont basées sur un plus petit nombre d'espèces. Il y a donc bien potentiellement un effet des précipitations au Sahel sur la survie adulte, mais sa direction est discutée et une étude à plus large échelle sur un pas de temps plus large pourrait permettre de la déterminer.

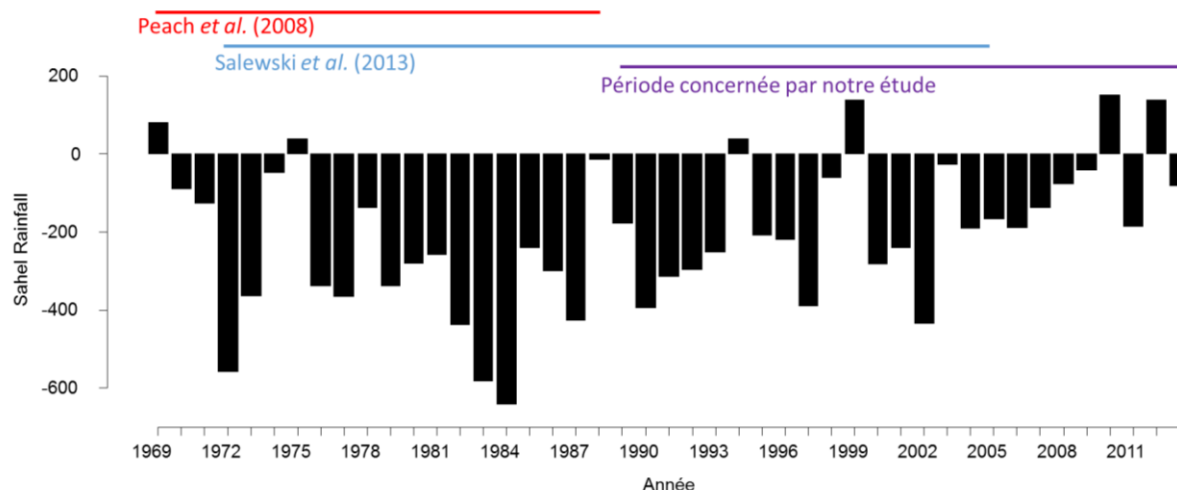


FIGURE 25 VARIATIONS TEMPORELLE DES INDICES DE PRECIPITATIONS AU SAHEL DE 1969 A 2013, POUR COMPARER NOTRE ETUDE (1989 A 2013) AVEC CELLES DE PEACH ET AL. (2008, 1963 A 1988) ET SALEWSKI ET AL. (2013, 1972 A 2005) (DONNEES : [HTTP://RESEARCH.JISAO.WASHINGTON.EDU/DATA_SETS/SAHEL](http://research.jisao.washington.edu/data_sets/sahel)). A NOTER: CES VALEURS SONT LES ANOMALIES DE PRECIPITATIONS CALCULEES ENTRE 1900 ET 2013, CE QUI EXPLIQUE QU'ELLES NE CORRESPONDENT PAS AUX VALEURS DE LA FIGURE 24, CALCULEES SUR PAR RAPPORT A LA PERIODE 1941-1970 (PEACH ET AL. 2008).

...mais une part discutable de la variance temporelle expliquée par le climat.

La part de variation temporelle expliquée par le climat est conséquente, de 6 à 40% selon la méthode choisie et la variable étudiée. Ces proportions de variances sont du même ordre de grandeur voir supérieures à celles estimées par Salewski *et al.* (2013), qui sont par exemple de 8,5% pour la part explicative de la NAO sur la survie de l'Accenteur mouchet, ou 7,2% pour les précipitations au Sahel sur la Rousserole effarvatte.

Malgré une très forte synchronie entre espèces, le climat n'explique donc qu'une part de la variance temporelle. On s'attend à ce que les anomalies climatiques, printanières, qui sont les mêmes pour toutes les espèces, soient une forte source de synchronie (Koenig 2002) et expliquent ainsi une plus grande partie de la variance temporelle de survies. Les véritables conditions climatiques sont probablement difficiles à résumer par l'utilisation unique de variables simples comme les températures moyennes ou les précipitations. Le climat est un ensemble complexe de plusieurs variables interagissant qui pourraient affecter la survie, comme le nombre de jours de gel, la couverture neigeuse, la sécheresse (Robinson *et al.* 2007), le nombre de jours de pluies, ou de jours consécutifs (Öberg *et al.* 2015). De plus, les indices climatiques à large échelle comme la NAO sont des approximations des facteurs climatiques exacts qui induisent localement la mortalité (Grosbois *et al.* 2008).

Nous ne savons pas exactement où les espèces et populations de notre étude passent l'hiver. En conséquence, nous n'avons pas pu définir de variables climatiques locales pour documenter plus précisément les conditions climatiques hivernales vécues. L'effet climatique pourrait également être

atténué par les individus en ajustant la phénologie de la migration des printemps aux conditions météorologiques (Saino et al. 2004, Moussus et al. 2011), réduisant ainsi l'impact des conditions défavorables sur la survie (Robinson et al. 2009). Quelle que soit la saison, le climat pourrait avoir un effet indirect sur la survie en modifiant la production végétale primaire et donc la disponibilité alimentaire, qu'elle soit d'origine végétale, comme la quantité de graines en hiver pour les espèces non migratrices (Perdeck et al. 2000) ou animale, avec les insectes : une complémentation alimentaire expérimentale des Traquets motteux pendant la période de reproduction augmente en effet la survie des adultes de 5% (Seward et al. 2013).

À notre connaissance, notre étude est la première à mettre en évidence la synchronie temporelle de survie des adultes de 23 espèces de passereaux communs à l'échelle d'un pays. Les variations climatiques à large échelle, pendant l'hiver ou la période de reproduction, contribue à expliquer une part conséquente de cette synchronisation entre espèces. Cette étude aidera à mieux prédire l'effet du climat sur les populations d'oiseaux à grande échelle spatiale.

Partie 2

Partie 2 : De l'échelle nationale à l'échelle locale : les spécificités des sites expliquent-elles des différences démographiques et/ou de réponses aux variations climatiques ?

Introduction

Comme nous l'avons vu dans la partie 1, les survies annuelles des passereaux communs adultes sont sensibles aux variations climatiques hivernales et en période de reproduction. Cette sensibilité au climat en période de reproduction est commune à toutes les espèces et permet d'expliquer en partie qu'elles présentent 79% de synchronie dans leurs variations interannuelles de survie. En effet, les variations climatiques d'anomalies de précipitations et de températures combinées nous permettent d'expliquer 10 à 22% des variations interannuelles de survies des individus adultes.

A quelle échelle spatiale les variations interannuelles de survie locale sont-elles les plus synchrones : le pays, la région ou le site ?

Les variations démographiques des populations sont expliquées par des processus à large-échelle, qui synchronisent les paramètres démographiques de différentes populations, mais également en partie par des processus locaux, qui généreront des fluctuations indépendantes pour chaque population (Liebhold et al. 2004).

Nous avons donc cherché à estimer la part de synchronie des survies des individus adultes à trois échelles spatiales différentes :

- (a) A l'échelle nationale de la France, celle de notre jeu de données ;
- (b) A l'échelle régionale : les quatre régions biogéographiques françaises (atlantique, continentale, méditerranéenne et alpine) étant soumises à des aléas environnementaux, en particulier climatiques, différents (Joly et al. 2010) ;
- (c) A l'échelle locale, celle des sites où sont réalisés les suivis (d'une superficie moyenne de trois hectares).

Comment expliquer les différences de réponses des sites aux variations environnementales ?

La part des variations temporelles de survie étant propre aux sites, qui désynchronise les variations nationales, pourrait s'expliquer par leurs spécificités géographiques. Nous étudierons donc si les variations de survies des sites, et notamment l'amplitude de leurs variations (variance) diffèrent en fonction de plusieurs paramètres géographiques :

- (a) Les sites ne sont pas situés sur les mêmes régions, qu'elles soient biogéographiques, ou administratives. Les régions biogéographiques sont de meilleures candidates pour expliquer les variations de survies des sites, de par leurs caractéristiques écologiques, mais nous

testerons également l'effet des régions administratives, car c'est l'échelle à laquelle sont conçues les politiques infranationales d'aménagement de l'environnement ;

- (b) La latitude paraît également une bonne hypothèse d'étude des variations de survie : le climat local variant fortement du nord au sud en France, les réponses des populations aux fluctuations climatiques pourraient également varier (Saether et al. 2003b, Jiguet et al. 2010a) ;
- (c) Enfin, l'habitat du site entre également en jeu : la végétation de certains habitats comme les zones humides étant connues pour être plus dépendantes des variations climatiques que dans les milieux buissonnants terrestres (Grime 2002).

A quelle échelle spatiale s'effectuent les forçages climatiques ?

Afin de mieux comprendre ces variations de réponses des sites aux fluctuations environnementales, nous testerons si les effets climatiques en période de reproduction sur la survie qui existent à l'échelle nationale s'appliquent également à l'échelle des sites. Puis nous quantifierons quelle part de variation temporelle des survies s'explique par ces variations climatiques. Enfin, nous rechercherons si ces effets climatiques diffèrent en fonction des propriétés géographiques de chaque site, ce qui pourrait expliquer une part d'a-synchronie dans les variations de survies nationales.

Matériel et Méthodes

Sélection des données pour l'analyse

Pour avoir un nombre suffisant de sites par année (ici en moyenne 88, et au minimum 53), seules les données récoltées entre 2001 et 2014 sont conservées. De même, seuls les 197 sites avec au minimum 100 individus adultes capturés durant la période d'étude sont analysés, éliminant ainsi les sites avec un nombre insuffisant de données pour estimer les probabilités de survies moyennes annuelles par site.

Description des variables géographiques évaluées

La latitude de chaque site est soit renseignée dans la base de données par le bagueur, soit déduite de la commune du site (moyenne 47.64 +/- 2.16). Les régions administratives testées sont les régions administratives historiques qui étaient utilisées jusqu'à fin 2015. Des sites sont présents sur 22 des 27 régions de France métropolitaine (Figure 26). L'effet des régions biogéographiques (plus significatives biologiquement) de chaque site est également évalué, en étant déduites des coordonnées géographiques (d'après une couche cartographique de l'INPN, <https://inpn.mnhn.fr/actualites/lire/301/>). La majorité des sites (127) est située en région atlantique, puis 50 sont localisés en région continentale, 15 en région méditerranéenne, et 5 en région alpine (cette dernière région biogéographique, comprenant trop peu de sites, n'est pas considérée dans l'analyse).

N'ayant pas l'information d'habitat pour chaque site, ils ont été classés de manière arbitraire en deux habitats : 54 sites - dont plus de 50% des individus sont des espèces spécialistes des zones humides - sont de type « zone humide », tandis que les 143 autres sites sont de type « milieu buissonnant » (Figure 26). Le détail des paramètres géographiques de chaque site est présenté en annexe (voir « Description des caractéristiques géographiques des sites étudiés »).

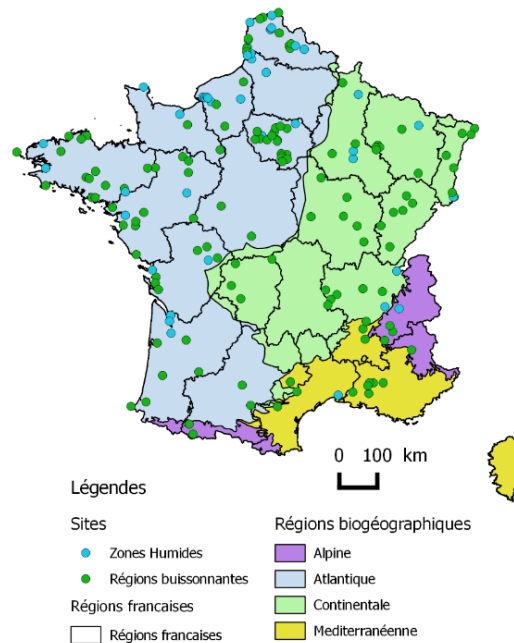


FIGURE 26 REPARTITION DES 197 SITES ET DE LEURS HABITATS SELON LES REGIONS BIOGEOGRAPHIQUES ET LES REGIONS ADMINISTRATIVES (C.LOREL & M. GHISLAIN).

A quelle échelle spatiale les variations de survies sont-elles synchrones ?

Exactement comme dans la partie 1, un modèle de CMR bayésien est réalisé pour estimer les survies annuelles moyennes par site. Les mêmes problèmes de convergences que précédemment étant rencontrés en ajoutant des paramètres dans le modèle, un seul modèle a été ajusté aux données, les estimations de survies moyennes par site et par année en ont ensuite été calculées avec ce modèle, pour être analysées.

Ce modèle comprend donc, en plus des variables d'ajustement sur les probabilités de survies et de captures présentées dans le matériel et méthodes, trois paramètres sur la probabilité de survie :

- un effet aléatoire année δ_t , caractérisant la variation interannuelle de survies commune entre tous les sites, les δ_t 's de chaque année suivant une distribution normale $\delta_t \sim (0, \sigma_\delta^2)$
- un effet aléatoire année:région-biogéographique ε_{sit} défini comme la variation annuelle de survie résiduelle spécifique des sites, chaque ε_{sit} 's suivant une autre distribution normale : $\varepsilon_{sit} \sim (0, \sigma_\eta^2)$
- un effet aléatoire année:site ε_{sit} défini comme la variation annuelle de survie résiduelle spécifique des sites, chaque ε_{sit} 's suivant une autre distribution normale : $\varepsilon_{sit} \sim (0, \sigma_\varepsilon^2)$.

Du fait des difficultés de convergence, nous n'avons pas pu examiner la possibilité pour les différentes espèces d'avoir des survies qui varient différemment d'une année à l'autre (effet aléatoire espèce:année), ou même, de varier de façon différente en fonction du site et de l'année (espèce:site:année), ou de la région biogéographique et de l'année (espèce:régio-biogéographique:année). Des modèles aussi complexes (avec deux effets aléatoires en interaction

avec l'année, ou un triple effet aléatoire) nécessitent trop de mémoire vive, et n'ont pas pu être construits.

L'ICC (Grosbois et al. 2009, Lahoz-Monfort et al. 2011) est cette fois choisi comme outil pour quantifier la synchronie interannuelle spatiale, c'est-à-dire entre sites ou entre régions, et calculé selon la même formule :

$$ICC = \frac{\sigma_{\delta}^2}{\sigma_{\delta}^2 + \sigma_{\epsilon}^2}$$

Les deux ICC calculés quantifient donc ici la fraction de variance interannuelle commune à tous les sites, ou à toutes les régions.

Les survies sont estimées à l'aide du modèle précédemment décrit sans l'effet aléatoire région-biogéographique:année, pour chaque site et année, pour la même espèce (Fauvette à tête noire, car la plus abondante dans les données), pour des individus mâles non *transients*, puis utilisées pour estimer l'influence des variables géographiques sur les variations de survies et les réponses aux fluctuations climatiques.

Etude préliminaire des effets de la géographie des sites sur leur survie

Une première étude préliminaire va nous permettre, par modèle linéaire, de déterminer si nos paramètres géographiques choisis ont un effet sur la survie. L'utilisation de modèles linéaires est possible car les probabilités de survies, estimées sur l'échelle logit, suivent une loi normale. Nous chercherons donc s'il existe des effets des régions, de la latitude (linéaire ou quadratique ; Eglinton *et al.* 2015) et de l'habitat sur les survies par site et année par comparaisons d'AICc de modèles additifs, n'ayant pas d'attente particulière sur de possibles interactions entre les paramètres géographiques. Le modèle est ajusté pour un effet année (effet fixe). L'effet des variables géographiques, s'il existe, est ensuite évalué par *model averaging* des modèles avec un $\Delta AICc < 10$ par rapport au modèle le plus parcimonieux ($\Delta AICc = 0$). Pour chaque paramètre, la somme des poids d'AICc de tous les modèles le contenant est réalisée, afin d'évaluer l'importance de ce paramètre dans le modèle (Burnham et al. 2002).

Pour déterminer quelles régions sont les plus pertinentes à utiliser, les régions administratives et les régions biogéographiques sont comparées dans la même sélection de modèles par AICc, les deux types de classifications de régions n'étant cependant jamais inclus dans le même modèle. De même, les latitudes étant liées aux régions, les deux variables ne sont jamais considérées dans un même modèle.

Cette première analyse permettra de sélectionner les variables géographiques les plus pertinentes pour la suite des analyses.

Variances démographiques temporelles et variables géographiques

Pour chaque site, la variance temporelle des probabilités de survie locale annuelle est calculée, puis l'effet des paramètres géographiques (habitat, latitude et région biogéographique) sur la variance de chaque site est estimé par comparaison d'AICc. Pour cela, un modèle GLM (modèle linéaire généralisé) avec une loi gamma est utilisé (Madan et al. 1998). Le nombre d'années pendant lequel le site a été étudié (entre 2 et 14 ans, en moyenne 6 ans +/- 3ans) est inclus en co-variable dans le modèle, car il peut influencer sur cette variance et donc biaiser l'estimation des effets géographiques. Les variances temporelles de survie et les durées de suivi de chaque site sont présentées en annexe (voir « Descriptions des caractéristiques géographiques des sites étudiés »). Ces effets sont ensuite quantifiés par *model averaging* des modèles avec $\Delta AICc < 10$, et le support de l'effet de chaque paramètre sur la variance des survies est justifié ou non par l'utilisation de la somme des poids d'AICc.

Variations de survies à l'échelle des sites et climat local

Contrairement à la partie 1, les variables climatiques locales de précipitations et de températures ne sont pas moyennées à l'échelle de la France, mais bien conservées à l'échelle du site. Nous testons donc l'effet des anomalies locales, centrées réduites sur la période d'étude, avec possibilité d'un effet linéaire ou quadratique des anomalies de précipitations et températures printanières, ainsi qu'une interaction entre elles par comparaison d'AICc, puis utilisation de *model averaging* ($\Delta AICc < 10$) pour en quantifier l'effet.

Le meilleur modèle climatique est ensuite conservé, pour une fois de plus tester par comparaison d'AICc et quantifier par *model averaging* l'interaction possible entre anomalies climatiques locales et paramètres géographiques du site, afin de révéler si l'influence du climat sur la survie locale varie en fonction de caractéristiques géographiques du site ou de l'habitat. L'utilisation de la somme des poids d'AICc permet dans les deux cas de justifier de l'importance de chaque paramètre.

Part de variance temporelle expliquée par le climat printanier à l'échelle des sites

La part de variance temporelle expliquée par le climat local à l'échelle des sites est évaluée en utilisant la méthode 1 décrite dans la partie 1. En utilisant le meilleur modèle pour calibrer l'effet du climat sur la survie (d'après la sélection des paramètres significatifs réalisée précédemment), deux modèles linéaires mixtes (*lmer* de la librairie *lme4* dans R ; Bates et al. 2016) sont définis : un modèle avec l'effet des variables climatiques (modèle climat), et l'autre sans (modèle nul), corrigés par un effet fixe site et intégrant effet aléatoire année dans chacun. La contribution C_δ du climat printanier à la variance temporelle est ensuite calculée comme précédemment par comparaison des variances des effets aléatoires année entre les deux modèles :

$$C_\delta = 1 - \frac{\sigma_\delta^2(\text{climat})}{\sigma_\delta^2(\text{nul})}$$

Résultats

Synchronie interannuelle de la survie entre sites et régions biogéographiques

La variance de l'effet aléatoire année $\sigma_{\delta}^2=1.21$ [0.80,1.89] est plus élevée que celle de l'effet aléatoire régions-biogéographiques:années $\sigma_{\eta}^2 = 0.17$ [0.04,0.32] ou que celle de l'effet aléatoire année:sites $\sigma_{\varepsilon}^2=0.98$ [0.94,1.00]. L'ICC a pour valeur 45% [35,54] pour les sites, et 12% [5,14] pour les régions biogéographiques. Il y a donc 45% des variations de survie qui sont synchronisées à l'échelle des sites, donc 55% de variations qui diffèrent, et une part inférieure des variations (12%) qui s'explique à plus large échelle, autrement dit à celle des régions biogéographiques.

Etude préliminaire des effets des paramètres géographiques des sites sur la survie

Trois des modèles contenant des effets géographiques (habitat et/ou régions biogéographiques) sont meilleurs que le modèle avec aucun effet géographique ($\Delta AICc = 2.69$, Tableau 10).

Comme attendu biologiquement, les régions biogéographiques sont de meilleurs estimateurs des survies des sites que les régions administratives ($\Delta AICc$ du meilleur modèle avec effet région administrative = 19.33, par rapport au meilleur modèle (le même) avec effet région biogéographique). De plus, le paramètre « région biogéographique » bénéficie d'un plus fort support de par la somme des poids d'AICc (0.57, Figure 27) que le paramètre « région administrative » (<0.01, Figure 27)

L'habitat semble influencer la probabilité de survie locale : l'effet de l'habitat est présent sur deux des trois meilleurs modèles (avec un $\Delta AICc < 2$, Tableau 10). Le *model averaging* confirme cet effet ($p < 0.05$), les survies des sites de milieux buissonnants étant de 0.016 [0.001,0.034] points de survies inférieures à celles des sites de zones humides (Figure 28).

Même si l'effet des régions biogéographiques semble avéré, car présent dans deux des trois meilleurs modèles (avec $\Delta AICc < 2$, Tableau 10), le *model averaging* ne nous permet pas de distinguer avec certitude quelles régions sont significativement différentes des autres ($p > 0.26$ pour chaque région biogéographique, Figure 28).

La latitude, avec une somme des poids d'AICc faible (0.18, Figure 27), n'est pas présente dans les meilleurs modèles ($\Delta AICc = 3.66$, Tableau 10), elle n'est pas considérée comme ayant un effet significatif sur les valeurs moyennes annuelles de survie par site.

TABEAU 10 DETAILS DE LA SELECTION DE MODELE PAR AICc DE L'INVESTIGATION DES EFFETS GEOGRAPHIQUES COMPARES A L'EFFET SITE SUR LA SURVIE ADULTE A L'ECHELLE DU SITE (LAT = LATITUDE, LAT2=(LATITUDE)², REGION A = REGIONS ADMINISTRATIVES, REGION B = REGIONS BIOGEOGRAPHIQUES, 13 PREMIERS MODELES PRESENTES UNIQUEMENT, DDL = DEGRES DE LIBERTE, ΔAICc = CHANGEMENTS DANS LES VALEURS D'AICc, wAICc = POIDS D'AICc)

Modèle	ddl	Deviance	AICc	ΔAICc	wAICc
Année + habitat + région b	17	719.21	-1403.86	0.00	0.40
Année + région b	16	717.32	-1402.13	1.73	0.17
Année + habitat	15	716.18	-1401.93	1.94	0.15
Année	14	714.78	-1401.18	2.69	0.10
Année + habitat + lat	16	716.35	-1400.21	3.66	0.06
Année + habitat + lat + lat2	17	717.21	-1399.86	4.01	0.05
Année + lat	15	714.79	-1399.14	4.72	0.04
Année + lat + lat2	16	715.33	-1398.15	5.71	0.02
Année + habitat + région a	36	729.52	-1384.54	19.33	0.00
Année + région a	35	727.93	-1383.49	20.37	0.00
Année + site	205	867.08	-1229.68	174.18	0.00

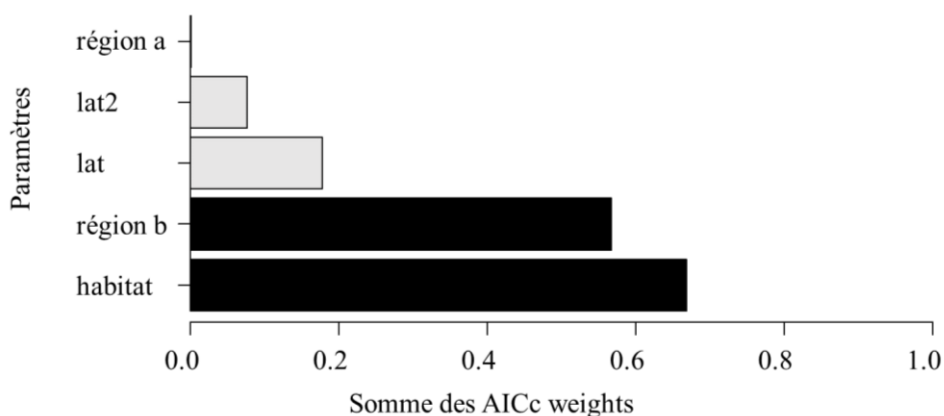


FIGURE 27 SOMME DES POIDS D'AICc DE CHAQUE MODELE INCLUANT UN PARAMETRE EN PARTICULIER (VOIR TABEAU 10). LES BARRES NOIRES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT IMPORTANT DE LEUR EFFET, BARRES GRISES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT FAIBLE DE LEUR EFFET.

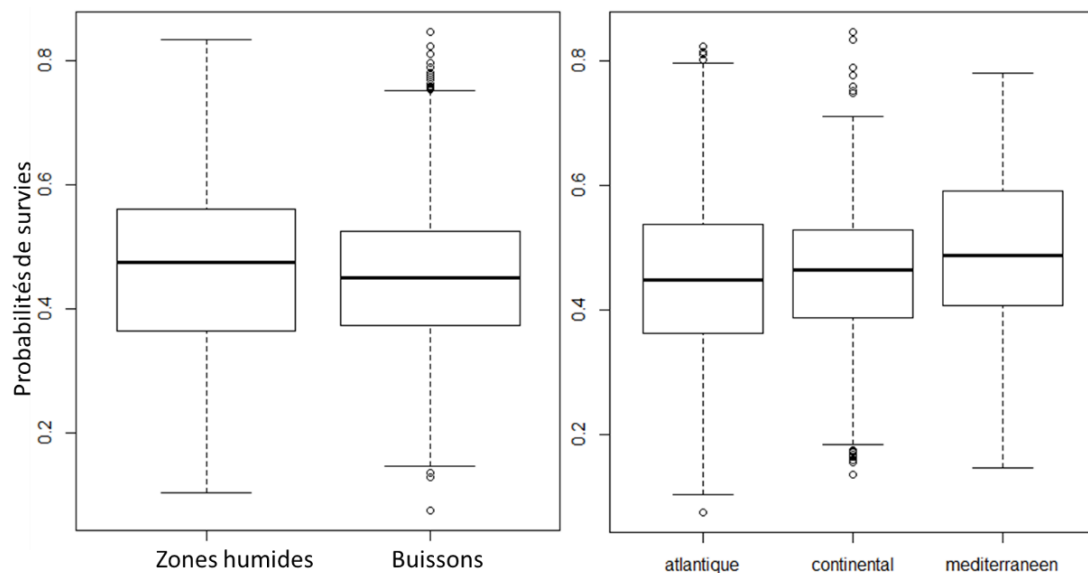


FIGURE 28 BOITE A MOUSTACHES DES SURVIES MOYENNES DES SITES PAR ANNEE EN FONCTION DE LEURS PARAMETRES GEOGRAPHIQUES : A GAUCHE, L'HABITAT; A DROITE, LA REGION BIOGEOGRAPHIQUE. LE TRAIT EPAIS HORIZONTAL REPRESENTA LA MEDIANE, LE RECTANGLE A POUR LIMITE LES PREMIERS ET TROISIEMES QUARTILES ET LES MOUSTACHES DELIMITENT 95% DES VALEURS.

Effets des paramètres géographiques des sites sur la variance de leur survie

Les deux meilleurs modèles ($\Delta AICc < 2$, Tableau 11) et la somme des poids d'AICc (0.76, Figure 29) nous indiquent un effet de l'habitat sur la variance interannuelle de la survie (confirmé par *model averaging* : $p=0.027$) : la variance des survies dans les habitats buissonnants terrestres est inférieure de 0.0046 fois [0.0004, 0.0088] à celle des zones humides (Figure 30). Les survies varient donc plus sur les zones humides que dans les milieux buissonnants.

L'effet des régions biogéographiques n'est pas présent dans les trois meilleurs modèles ($\Delta AICc=4.87$) et est faiblement supporté par la somme des poids d'AICc de modèles le contenant (0.04, Figure 29). La région biogéographique d'un site n'est donc pas un facteur déterminant de la variance de ses survies.

L'effet des latitudes semble plausible, car présent dans le deuxième meilleur modèle ($\Delta AICc=0.04$), et avec une somme des poids d'AICc supérieure à 50% (0.52, Figure 29), mais son effet, estimé par *model averaging*, n'est pas significatif (-0.0007 [-0.0015, 0.0002], $p=0.56$).

TABEAU 11 DETAILS DE LA SELECTION DE MODELE PAR AICc DE L'INVESTIGATION DES EFFETS GEOGRAPHIQUES SUR LA VARIANCE DE LA SURVIE ADULTE DE CHAQUE SITE (DUREE = DUREE D'ECHANTILLONNAGE DU SITE EN ANNEES, REGION B = REGIONS BIOGEOGRAPHIQUES, LAT = LATITUDE, LAT2=(LATITUDE)², DDL = DEGRES DE LIBERTE, ΔAICc = CHANGEMENTS DANS LES VALEURS D'AICc, wAICc = POIDS D'AICc)

Modèle	ddl	Deviance	AICc	ΔAICc	wAICc
Durée + habitat	4	625.02	-1241.82	0.00	0.31
Durée + habitat + lat	5	626.05	-1241.78	0.04	0.31
Durée	3	623.08	-1240.04	1.78	0.13
Durée + habitat + lat + lat2	6	626.05	-1239.66	2.16	0.11
Durée + lat	4	623.57	-1238.92	2.90	0.07
Durée + habitat + région b	7	625.77	-1236.95	4.87	0.03
Durée + lat + lat2	5	623.62	-1236.92	4.90	0.03
Durée + région b	6	623.84	-1235.24	6.58	0.01

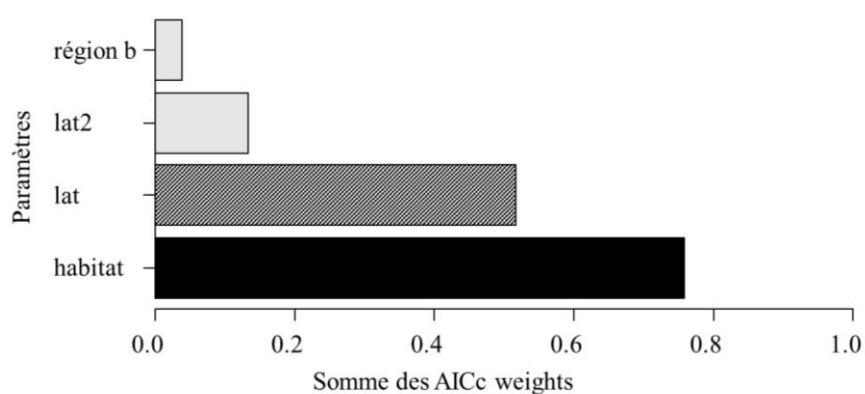


FIGURE 29 SOMME DES POIDS D'AICc DE CHAQUE MODELE INCLUANT UN PARAMETRE EN PARTICULIER (VOIR TABLEAU 11). LES BARRES NOIRES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT IMPORTANT DE LEUR EFFET, BARRES ACHUREES : PARAMETRES DONT L'EFFET N'EST PAS CERTAIN, BARRES GRISES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT FAIBLE DE LEUR EFFET.

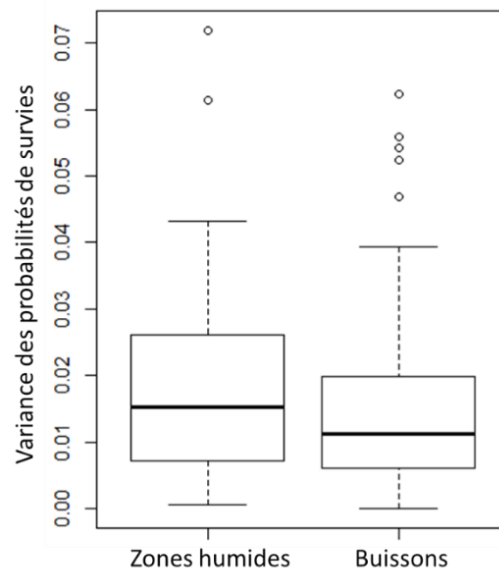


FIGURE 30 BOITE A MOUSTACHES DES VARIANCES DES PROBABILITES DE SURVIE DE CHAQUE SITE PAR HABITAT.
LE TRAIT EPAIS HORIZONTAL REPRESENTE LA MEDIANE, LE RECTANGLE A POUR LIMITE LES PREMIERS ET TROISIEMES QUARTILES ET LES MOUSTACHES DELIMITENT 95% DES VALEURS.

Effet des anomalies climatiques locales sur la survie des sites

La comparaison d'AICc (Tableau 12) sélectionne comme meilleurs modèles ceux contenant l'effet des anomalies locales de températures (dans les deux meilleurs modèles avec $\Delta AICc < 2$) et de précipitations (dans le meilleur modèle avec $\Delta AICc = 0$) sur la survie des sites. Ces effets des anomalies de températures et précipitations sont confirmés significatifs par le *model averaging* (respectivement $p < 0.01$ et $p < 0.1$), et supportés par la somme de leurs poids d'AICc (respectivement 0.99 et 0.71, Figure 31).

L'augmentation des anomalies de températures augmente les survies de 0.014 [0.005, 0.023] par point d'anomalie, alors que l'augmentation des anomalies de précipitations les diminue de 0.007 [0.001, 0.015] par point d'anomalie (Figure 32).

TABEAU 12 DETAILS DE LA SELECTION DE MODELE PAR AICc DE L'INVESTIGATION DES ANOMALIES CLIMATIQUES LOCALES SUR LA SURVIE ADULTE A L'ECHELLE DU SITE (T = TEMPERATURES, P = PRECIPITATIONS, 10 PREMIERS MODELES PRESENTES, ddl = DEGRES DE LIBERTE, $\Delta AICc$ = CHANGEMENTS DANS LES VALEURS D'AICc, wAICc = POIDS D'AICc)

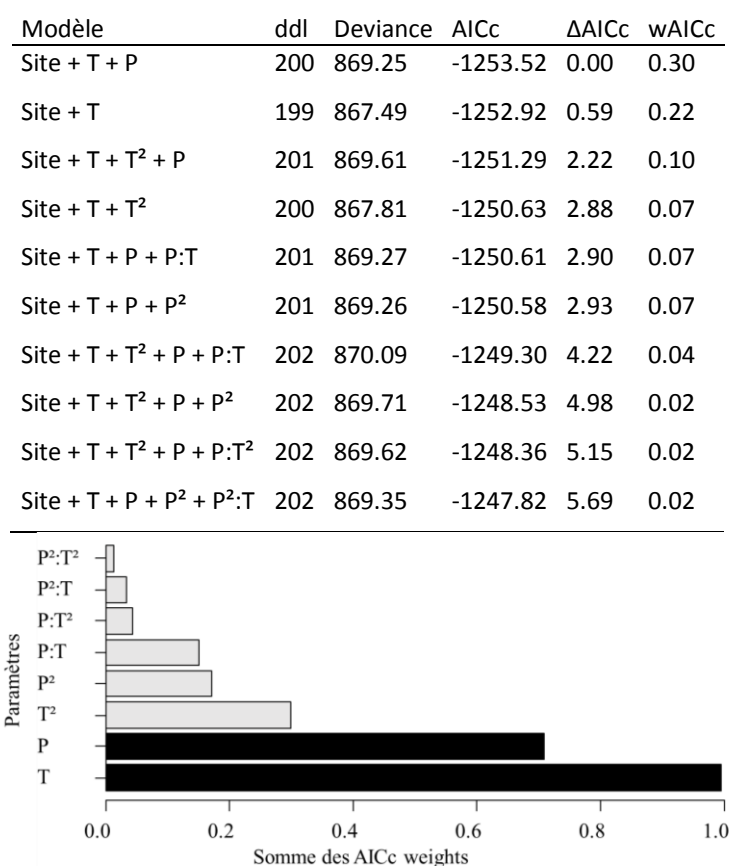


FIGURE 31 SOMME DES POIDS D'AICc DE CHAQUE MODELE INCLUANT UN PARAMETRE EN PARTICULIER (VOIR TABEAU 12). LES BARRES NOIRES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT IMPORTANT DE LEUR EFFET, BARRES GRISES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT FAIBLE DE LEUR EFFET.

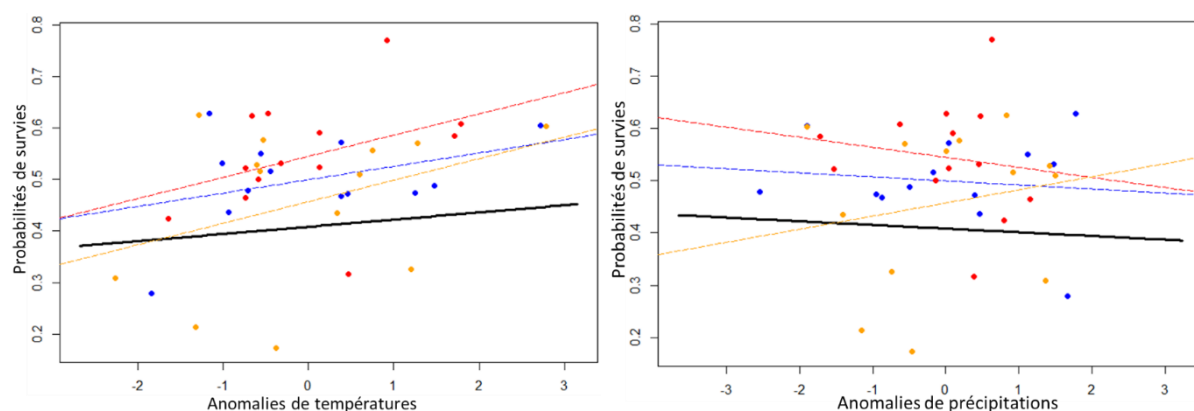


FIGURE 32 REGRESSION (EN NOIR) DES PROBABILITES DE SURVIE A L'ECHELLE DES SITES EN FONCTION DES ANOMALIES DE TEMPERATURE (A GAUCHE) ET DE PRECIPITATIONS (A DROITE). A TITRE D'EXEMPLE, LES POINTS COLORES REPRESENTENT LES SURVIES DE TROIS SITES ECHANTILLONNES DURANT TOUTE LA PERIODE ET LES LIGNES POINTILLEES LEURS REGRESSIONS. (EN ROUGE : SITE N°107, EN BLEU : SITE N°139, EN ORANGE : SITE N°176)

Part de variance temporelle expliquée par le climat à l'échelle des sites

La contribution du climat est testée dans un modèle linéaire mixte contenant les anomalies de précipitations, additionnées des anomalies de températures, avec un effet aléatoire année.

La variance de l'effet aléatoire année du modèle contenant l'effet du climat est $\sigma^2_{\delta}(\text{climat})=1.052 \cdot 10^{-3}$. Celle du même modèle mais ne contenant pas d'effet du climat est $\sigma^2_{\delta}(\text{nul})=1.084 \cdot 10^{-3}$.

La contribution C_{δ} du climat printanier à la variance temporelle calculée par comparaison de ces deux variances est donc de 3%.

Effets des anomalies climatiques locales en fonction des paramètres géographiques

Les interactions possibles entre climat et caractéristiques géographiques sont réalisées uniquement avec l'habitat et la région biogéographique, qui ont révélé un effet sur la survie dans l'analyse préliminaire.

Le meilleur modèle ($\Delta\text{AICc}=0$, Tableau 13) ne comprend pas d'interactions entre anomalie locale de températures ou de précipitations et l'habitat ou la région biogéographique du site.

Des interactions potentielles apparaissent dans les deux autres meilleurs modèles ($\Delta\text{AICc}<2$) entre l'habitat et les anomalies de températures ou de précipitations, cependant il n'y a pas de différence significative constatée de l'effet des variables climatiques sur la survie en fonction de l'habitat (voir Figure 34 et *model averaging* $p>0.1$).

Les effets des précipitations et températures locales s'appliquent donc à tous les sites, et sont indépendants de l'habitat, de la région ou de la latitude.

TABLEAU 13 DETAILS DE LA SELECTION DE MODELE PAR AICc DE L'INVESTIGATION DES ANOMALIES CLIMATIQUES LOCALES SUR LA SURVIE ADULTE A L'ECHELLE DU SITE EN FONCTION DES PARAMETRES GEOGRAPHIQUES (T = TEMPERATURES, P = PRECIPITATIONS, REGION B = REGIONS BIOGEOGRAPHIQUES, 10 PREMIERS MODELES PRESENTES UNIQUEMENT, DDL = DEGRES DE LIBERTE, ΔAICc = CHANGEMENTS DANS LES VALEURS D'AICc, wAICc = POIDS D'AICc)

Modèle	ddl	Deviance	AICc	ΔAICc	wAICc
Habitat + région b + P + T	7	685.94	-1357.77	0.00	0.31
Habitat + région b + P + T + habitat:T	8	686.42	-1356.71	1.07	0.18
Habitat + région b + P + T + habitat:P	8	686.04	-1355.95	1.82	0.12
Habitat + région b + P + T + région b:P	9	686.52	-1354.88	2.90	0.07
Habitat + région b + P + T + habitat:P + habitat:T	9	686.43	-1354.68	3.09	0.07
Habitat + région b + P + T + région b:T	9	686.31	-1354.46	3.31	0.06
Habitat + région b + P + T + habitat:T + région b:P	10	687.02	-1353.83	3.94	0.04
Habitat + région b + P + T + habitat:T + région b:T	10	686.90	-1353.59	4.18	0.04
Habitat + région b + P + T + habitat:P + région b:P	10	686.69	-1353.17	4.60	0.03
Habitat + région b + P + T + habitat:P + région b:T	10	686.42	-1352.64	5.13	0.02

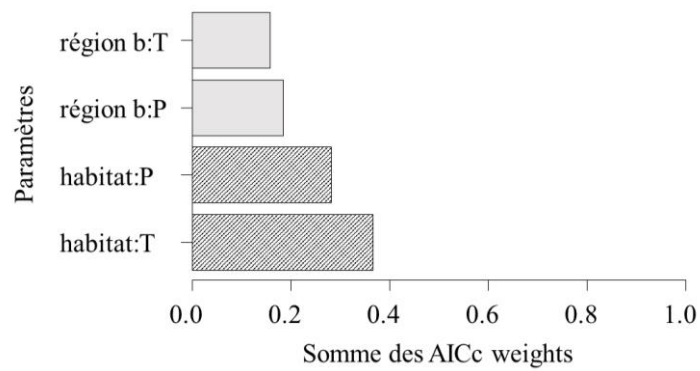


FIGURE 33 SOMME DES POIDS D'AICc DE CHAQUE MODELE INCLUANT UN PARAMETRE EN PARTICULIER (VOIR Tableau 13. LES BARRES NOIRES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT IMPORTANT DE LEUR EFFET, BARRES GRISES : PARAMETRES AVEC UN SUPPORT FAIBLE DE LEUR EFFET.

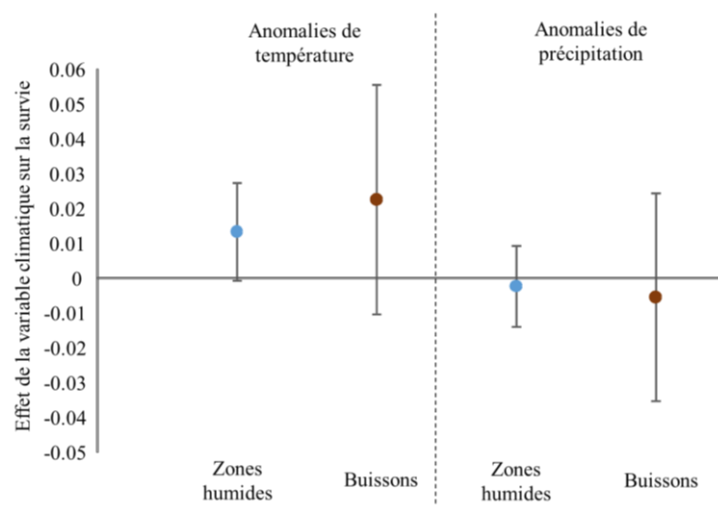


FIGURE 34 DIFFERENCES DES EFFETS DES ANOMALIES DE PRECIPITATIONS ET DE TEMPERATURES SUR LA SURVIE ADULTE DES FAUVETTES A TETE NOIRE MALES EN FONCTION DE L'HABITAT DU SITE

Discussion

A quelle échelle spatiale s'observent les variations interannuelles de survies ?

Les variations interannuelles de survies de chaque site sont synchronisées à 45%, et 12% de cette synchronie s'expliqueraient à l'échelle des régions biogéographiques. La survie d'un site est donc autant déterminée par des variations environnementales à large échelle (à l'échelle nationale, 45%) que par des variations environnementales locales (à l'échelle des sites, 55%). Seulement 12% de ces variations sont capturées à l'échelle des régions biogéographiques, il s'agit donc surtout d'effets à très large échelle (celle du pays).

Cette importante synchronie (45%) des sites à l'échelle nationale était assez attendue, au vu des résultats de la partie 1 qui nous indiquaient que 79% des variations interannuelles de survie des espèces étaient synchrones. Cependant, la synchronie mesurée entre sites est inférieure, les variations de survies doivent donc être plus similaires entre espèces différentes qu'entre les sites. Les caractéristiques intrinsèques des sites expliqueraient donc 55% de leur a-synchronie.

En effet, les sites en zones humides présentent une variance de leurs taux de survie plus grande que les sites en milieux buissonnants. Les variations de survies d'une année à l'autre sont donc plus fortes en zones humides, qui seraient plus sensibles ou exposés aux variations environnementales interannuelles (microclimats, variations des niveaux d'eau, Capon et al. 2013).

Des effets des anomalies climatiques à l'échelle locale, comme à l'échelle nationale

Nous retrouvons, comme à l'échelle nationale, un effet des anomalies de températures et de précipitations printanières locales à l'échelle des sites sur les probabilités de survie. Ces anomalies climatiques s'exercent par de simples effets additifs sur la survie, leur action à l'échelle locale est donc plus directe, et moins complexe que l'action quadratique avec interactions qui s'applique à l'échelle nationale. On peut donc penser, qu'à l'échelle locale, ce sont des phénomènes climatiques simples qui font varier les probabilités de survies, alors qu'à l'échelle nationale, c'est un phénomène climatique global plus complexe qui régit ces variations.

Cependant, la part de variance temporelle des survies adultes expliquée par le climat à l'échelle des sites (3%), est inférieure à celle expliquée à l'échelle nationale (22% avec la même méthode). Les variations environnementales (climatiques) à large échelle vont donc synchroniser les variations démographiques (survie adulte), et le climat local spécifique à chaque site désynchronisera faiblement ces variations. Comment donc expliquer ces 55% d'a-synchronie entre les sites ?

Des sensibilités au climat communes à tous les sites ?

Pour expliquer ces 55% d'a-synchronie entre sites, notre hypothèse est qu'il existe une réponse différente des sites aux variations climatiques en fonction de leurs caractéristiques intrinsèques.

Cependant, nous n'arrivons pas à détecter de différences de réponse au climat en fonction des spécificités des sites testées ici (Tableau 13) : leur région biogéographique ou leur habitat.

On s'attendrait en effet à ce que des habitats plus vulnérables aux variations climatiques, comme les zones humides qui montrent déjà une plus forte variabilité dans leurs survies répondent plus aux variations climatiques. Les individus pourraient avoir une certaine plasticité (Reed et al. 2011, Charmantier and Gienapp 2014), et donc adapter leurs dates de migration ou reproduction afin de minimiser l'impact des conditions climatiques défavorables.

De plus, l'interaction entre les effets des régions biogéographiques et les variables climatiques n'est peut-être pas détecté car les individus pourraient être adaptés aux conditions climatiques régionales différentes (Charles Kendeigh and Blem 1974). Certaines espèces animales présentent en effet des adaptations locales aux fluctuations environnementales (Kawecki and Ebert 2004). Jensen et al. (2008) ont montré, par exemple, que les Truites communes *Salmo trutta* présentent des adaptations génétiques aux températures de leur rivière de naissance. Les individus d'une même espèce de passereaux de notre étude seraient donc adaptés génétiquement aux conditions climatiques de leur région et/ou leur latitude, limitant l'effet des variations climatiques sur la survie des adultes.

Les aires protégées sont également connues pour leur particularité de limitation des effets du climat. L'étude de Gaüzère et al. (2015) a notamment montré que plus une espèce bénéficie d'une aire protégée et moins elle est vulnérable aux changements de températures. Ce paramètre est pertinent à tester dans notre étude. Cependant, les sites étaient historiquement recensés aux coordonnées géographiques de leur commune, et non à leurs coordonnées géographiques exactes, ne permettant pas de connaître leur statut de protection. Un effort de renseignement a été effectué via une enquête email auprès des bagueurs pour connaître ces coordonnées ; ainsi l'effet de la protection d'un site sur la sensibilité des survies au climat pourrait donc être exploré, en incluant uniquement les sites dont nous avons les référencements exacts.

Ces coordonnées géographiques plus précises pourraient permettre d'étudier également l'autocorrélation spatiale (Koenig and Liebhold 2016) des variations de survie, pour identifier exactement à quelle échelle elle s'applique. De plus, l'utilisation des données de protocoles de baguages standardisés en période de reproduction d'autres pays européens permettrait d'élargir cette échelle.

Partie 3

Partie 3 : Cyclicité et densité-dépendance des variations de survie

Introduction

Les causes extrinsèques environnementales (climatiques dans notre étude) ne sont pas les seules à induire une synchronie de différentes populations. Certains facteurs intrinsèques régulent également les variations d'abondance des populations, comme la dispersion (Ranta et al. 2005, Saether et al. 2007), ou la densité-dépendance (Newton and Brockie 1998, Ripa 2000).

Les taux de croissance de populations de Mésanges charbonnières aux Pays-Bas sont par exemple expliqués par les variations environnementales (températures et quantité de nourriture), mais également par la densité d'individus présents. Chez les passereaux, cette densité-dépendance peut s'expliquer par des effets de compétition alimentaire, en période de migration (Moore and Yong 1991), en hiver (Cooper et al. 2015), ou en période de reproduction (Martin 1987, Ruffino et al. 2014).

Pour des populations de petites tailles, leur dynamique sera surtout dépendante du recrutement, fortement influencé par les variations environnementales, alors que chez des populations à grands effectifs, c'est la densité-dépendance qui agira, à la fois sur la survie juvénile et adulte.

Dans notre étude, les variations climatiques printanières locales des sites de reproduction expliquent 10 à 22% des variations annuelles des survies des adultes, qui sont pourtant très fortement synchrones entre espèces, quels que soient leur zone d'hivernage ou leur habitat. Il reste donc une part encore inexpliquée de phénomènes locaux sur les sites de reproduction qui induirait cette synchronie entre espèces. Pour compléter les résultats de la partie 1, nous essaierons de quantifier la contribution combinée de la densité (en nombre d'individus) et du climat printanier locaux à la variation annuelle de survie.

Quelle part des variations interannuelles de survie est attribuable à la densité-dépendance ? Les variations climatiques ne suffisant pas à expliquer la très forte synchronie temporelle (79%) des variations de survie entre espèces, nous allons tester dans cette partie si la densité, mesurée par le nombre d'individus capturés une année donnée, a un effet global à toutes les espèces sur ces survies, mais également si les phénomènes de densité-dépendance varient entre espèces. Nous évaluerons quelle part de variation temporelle des survies est expliquée par la densité-dépendance.

La mortalité pourrait être induite soit par un excès d'individus par rapport à la capacité biotique pendant la période de reproduction, soit par un excès d'individus en période inter-nuptiale, c'est-à-dire pendant la période limitante en ressources et contraignante climatiquement. Dans le premier, cas nous nous attendons à ce que les variations de survie soient expliquées par les tailles de populations reproductrices. Nous faisons l'hypothèse que ces tailles de populations varient temporellement

proportionnellement au nombre d'adultes reproducteurs capturés. Dans le deuxième cas, c'est la taille totale de la population (nombre d'adultes et de juvéniles) qui contraindraient cette survie.

Les variations annuelles de survies sont-elles auto-corrélées dans le temps?

Chez beaucoup de populations animales, cet effet de densité-dépendance est connu pour être cyclique (ou agissant avec un délai de réponse) (Ripa 2000).

La survie locale adulte d'une année t à une année $t+1$, en plus d'être corrélée avec la densité locale (nombre d'individus) de l'année t pourrait dépendre des survies locales des années précédentes ($t-1$ à t , $t-2$ à $t-1$, etc...).

En effet, si les individus ont en moyenne bien survécu une année t , nous pouvons faire l'hypothèse qu'ils seront en meilleure condition physique et survivront mieux l'année suivante $t+1$. Inversement, à l'année $t+2$, la population pourrait être composée d'individus plus âgés, et donc la survie suivante diminuerait.

Nous testerons donc la corrélation entre la survie d'une année et celle des années précédentes, et si cette corrélation varie entre espèces.

Matériel et Méthodes

Comme dans la partie 1, les valeurs de survies de la première et dernière année ne sont pas incluses dans l'analyse, car probablement sur et sous estimées.

Effet des anomalies de densité sur la survie adulte locale

Les anomalies annuelles de densités globales (toutes les espèces) et résiduelles (anomalies spécifiques des espèces une fois l'anomalie globale prise en compte) sont estimées par deux modèles linéaires (fonction `lm` dans R) corrigés pour un effet fixe site, l'un pour lequel le nombre d'individus dépend de l'année, et l'autre pour lequel le nombre d'individus dépend de l'année en interaction avec l'espèce, puis centrées et réduites. L'utilisation d'un modèle linéaire gaussien est possible car nous travaillons sur des anomalies de nombre d'individus, qui suivent donc une loi normale (pour étudier les nombres d'individus bruts suivant une loi de poisson, il aurait fallu utiliser des GLM).

Ces deux modèles sont utilisés indépendamment sur le nombre d'individus adultes et sur le nombre total d'individus capturés. La corrélation entre ces deux nombres (adultes et totaux), bien que triviale, est également testée et vérifiée par modèle linéaire.

Parts de variance temporelle expliquées par le climat et la densité d'adultes

Les deux méthodes utilisées dans la partie 1 pour estimer la part de variance temporelle expliquée par le climat sont réutilisées ici.

La « méthode 1 » compare (i) la variance $\sigma_{\delta}^2(\text{climat} + \text{densité})$ d'un effet aléatoire année d'un modèle linéaire mixte incluant les paramètres climatiques printaniers (interaction quadratique entre températures et précipitations de la partie 1), additionnés d'un effet densité (défini par l'anomalie annuelle du nombre d'adultes toutes espèces confondues), avec (ii) celle estimée dans la partie 1 du modèle sans climat $\sigma_{\delta}^2(\text{nul})$. Les modèles sont corrigés pour un effet fixe espèce. La contribution C_{δ} du climat et de la densité à la variance temporelle est estimée par :

$$C_{\delta} = 1 - \frac{\sigma_{\delta}^2(\text{climat} + \text{densité})}{\sigma_{\delta}^2(\text{nul})}$$

La « méthode 2 » consiste à estimer un R^2 par soustraction du R^2 d'un modèle nul (où les survies dépendent uniquement de l'espèce, voir partie 1) au R^2 d'un modèle additionnant l'effet espèce avec la densité et le climat (comme définis dans le paragraphe précédent) :

$$R^2(\text{estimé}) = R^2(\text{climat} + \text{densité}) - R^2(\text{nul})$$

Autocorrélation des variations de survies

Pour chaque espèce, les anomalies annuelles de survies sont calculées comme la survie de l'année moins la moyenne des survies annuelles sur la période d'étude de l'espèce.

Les relations entre les anomalies de survie à l'année t et les anomalies de survie aux années $t-1$, puis $t-2$ et $t-3$ sont estimées par trois modèles linéaires simples.

La variation de ces relations en fonction des espèces est également testée dans d'autres modèles linéaires, dans lesquels les anomalies de survies dépendent en plus de l'espèce en interaction avec les anomalies des années précédentes (trois modèles, à $t-1$, $t-2$ et $t-3$).

Résultats

Effet des anomalies de densité sur la survie adulte locale

Les anomalies annuelles du nombre total d'individus dépendent significativement des anomalies du nombre d'adultes ($F_{2,438}=1.53 \times 10^{-4}$, $p<0.001$, Figure 35). La régression linéaire corrélant les anomalies du nombre d'adultes explique 97.2% ($=R^2$) des anomalies du nombre total d'individus.

Les survies adultes d'une année t à une année $t+1$ sont négativement liées aux anomalies du nombre total d'individus ($F_{2,438}=18.45$, $p<0.001$) et aux anomalies du nombre d'individus adultes ($F_{2,438}=20.39$, $p<0.001$) une année t (Figure 35). Mais elles ne sont pas liées aux anomalies résiduelles annuelles par espèces, qu'elles soient sur le nombre d'adultes ($p=0.204$) ou sur le nombre total d'individus ($p=0.386$). Cet effet est plus marqué pour les anomalies du nombre d'adultes (coef= -0.029 ± 0.004 , $R^2=0.08$) que pour les anomalies du nombre total d'individus (coef= -0.024 ± 0.005 , $R^2=0.07$), même si la différence des deux pentes n'est pas significative.

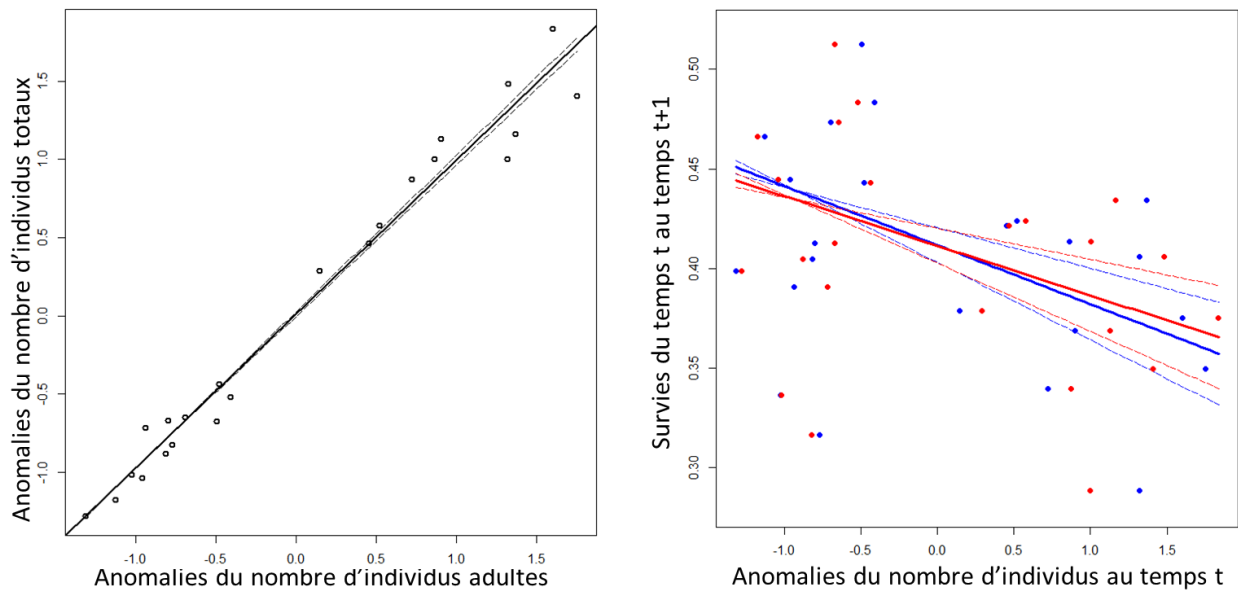


FIGURE 35 A GAUCHE : RELATION ENTRE ANOMALIES ANNUELLES DU NOMBRE TOTAL D'INDIVIDUS ET ANOMALIES ANNUELLES DU NOMBRE D'INDIVIDUS ADULTES. LES POINTS REPRESENTENT LES ANOMALIES ESTIMEES PERMETTANT DE TRACER LA LIGNE NOIRE DE LA REGRESSION LINEAIRE D'EQUATION $Y=0.01+0.98 \cdot X$
A DROITE : RELATIONS ENTRE SURVIES ANNUELLES ET (EN ROUGE) ANOMALIES DU NOMBRE TOTAL D'INDIVIDUS $Y=0.41-0.03 \cdot X$ OU (EN BLEU) ANOMALIES DU NOMBRE D'INDIVIDUS ADULTES $Y=0.41-0.02 \cdot X$. LES POINTS REPRESENTENT LES SURVIES DE LA FAUVETTE A TETE NOIRE EN FONCTION DE CES ANOMALIES.

Parts de variance temporelle expliquées par le climat et la densité d'adultes

Selon la méthode utilisée, les variations de densité, estimées par les anomalies du nombre d'individus adultes, expliqueraient 3 à 16% de la variance temporelle des survies. L'effet du climat local printanier (interaction quadratique des températures et précipitations décrite dans la partie 1) cumulé à celui de la densité explique 14 à 38% de la variation temporelle des survies (Tableau 14).

TABLEAU 14 PARTS DE VARIANCES TEMPORELLES (ANNUELLES) EXPLIQUEES PAR LE CLIMAT LOCAL PRINTANIER ET LA DENSITE D'INDIVIDUS ADULTES. *ESTIMATIONS ISSUES DE LA PARTIE 1 (σ_{δ}^2 = VARIANCE DE L'EFFET ALEATOIRE ANNEE)

	Parts de variance temporelle expliquées par le climat et la densité d'adultes "Méthode 1"			Parts de variance temporelle expliquées par le climat et la densité d'adultes "Méthode 2"		
	σ_{δ}^2 modèle nul	σ_{δ}^2 modèle climat	σ_{δ}^2 modèle climat + anomalies d'adultes	R ² modèle nul	R ² modèle climat	R ² modèle climat + anomalies d'adultes
	0.00226*	0.00176*	0.0014	0.6146*	0.7154*	0.7518
Part de variance temporelle expliquée par le climat	22.12%*			10.08%*		
Part de variance temporelle expliquée par le climat et les anomalies du nombre d'adultes	38.05%			13.72%		

Autocorrélation temporelle des variations de survies

Les anomalies de survies adultes par espèce d'une année t sont positivement corrélées aux anomalies de l'année $t-1$ ($F_{1,422}=22.07$, $p<0.001$). Cette corrélation explique 4.7% ($=R^2$) des variations d'anomalies de survie.

Aucun effet significatif des anomalies de survie à $t-2$ ($F_{1,421}=0.31$, $p=0.58$) n'est détecté sur les anomalies de survie au temps t , l'effet des anomalies de survie à $t-3$ n'est donc pas testé.

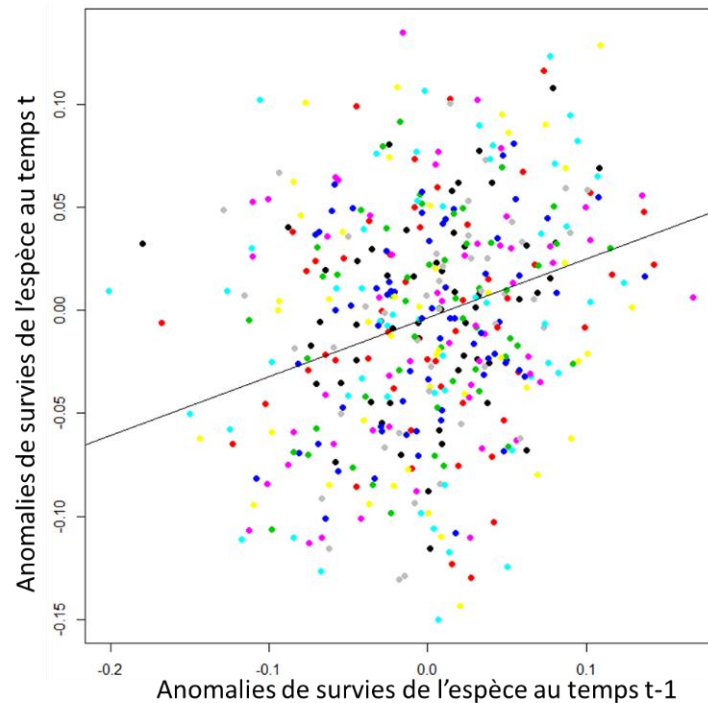


FIGURE 36 RELATION ENTRE ANOMALIES DE SURVIES PAR ESPECE D'UNE ANNEE t ET ANOMALIES DE SURVIES PAR ESPECES DE L'ANNEE $t-1$ REPRESENTEE PAR LA DROITE DE REGRESSION D'EQUATION $Y = -0.004 + 0.21 * X$.
LES POINTS REPRESENTENT LES ANOMALIES, AVEC UNE COULEUR PAR ESPECE.

Aucun des trois modèles testant l'interaction entre espèces et anomalies des années précédentes ne montre de variation significative de l'effet de ces anomalies entre espèces ($p>0.1$).

Discussion

La survie locale, dépendante de la densité d'adultes

Plus la densité (anomalie du nombre d'individus) en période de reproduction est forte une année, plus la survie locale jusqu'à la période de reproduction suivante diminuera. Cette densité-dépendance est globale à toutes les espèces, c'est-à-dire que ce sont les variations du nombre d'individus total à l'échelle de la communauté, et non les variations résiduelles par espèce qui affecteront la survie des individus. D'autres études (la plupart du temps centrées sur une espèce) indiquent cet effet négatif de la densité sur la survie adulte. Par exemple, Norman & Peach (2013) montrent que la taille de la population d'Europe occidentale d'Hirondelle des rivages *Riparia riparia* affecte linéairement et négativement la survie des adultes l'année suivante (Figure 37). Cependant, nous montrons ici que cette compétition s'accomplit entre les 23 espèces de passereaux étudiées, ce qui n'a jamais été réalisé à ce jour.

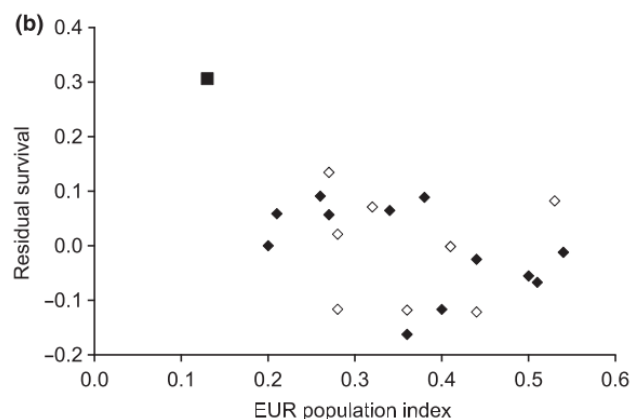


FIGURE 37 RELATION ENTRE SURVIE RESIDUELLE DES TAUX DE SURVIE LOCALE ANNUELLE DES MALES D'HIRONDELLES DE RIVAGE ET DE LA TAILLE DE LA POPULATION D'EUROPE OCCIDENTALE, APRES AVOIR AUTORISE UN EFFET DES PRECIPITATIONS AU SAHEL. LES SYMBOLES REMPLIS (◆) INDIQUENT LA SURVIE DES ANNEES ANTERIEURES A 1995 ET LES SYMBOLES OUVERTS (◇) A PARTIR DE 1995. LE SYMBOLE CARRE (■) INDIQUE UNE SURVIE RELATIVEMENT ELEVEE ENTRE 1985 ET 1986, ALORS QUE LA POPULATION D'EUROPE OCCIDENTALE ETAIT A SON PLUS BAS NIVEAU DE TOUTE LA PERIODE D'ETUDE.

Il existe donc une compétition entre tous les individus, quelle que soit l'espèce. Cette densité-dépendance est statistiquement plus forte si l'on ne considère que les individus adultes (et non le total des individus, lié au nombre d'adultes). De plus, elle concerne toutes les espèces en même temps, donc a priori sans distinction de leur stratégie migratoire, la compétition entre ces espèces aurait donc lieu en période de reproduction entre les adultes, en plus de celle qui pourrait s'opérer pour les ressources alimentaires sur les zones d'hivernage (Norman and Peach 2013).

Cette compétition en période de reproduction se fait très probablement pour les ressources alimentaires, qui sont assez similaires à toutes les espèces, insectivores en période de reproduction. Les adultes, en cas de concurrence d'autres individus, devraient consacrer plus de temps et d'énergie à la recherche de ressources alimentaires, augmentant le coup de la reproduction. Des relevés

d'abondance standardisés des insectes servant à l'alimentation des poussins chaque année sur les stations de capture pour estimer la ressource alimentaire disponible permettraient de confirmer ces hypothèses et de mieux comprendre ces processus de compétition.

Contribution de la densité et du climat aux variations temporelles de survie

L'ajout de l'effet des variations de densité à l'effet des variations climatiques locales printanières augmente sensiblement la part de variance temporelle des taux de survie expliquée. Selon la méthode, 14% à 38% des variations de taux de survie seraient expliquées par les effets combinés de la densité et des variations climatiques locales de températures et précipitations. La survie adulte est donc fortement influencée par des processus lors de la période de reproduction (aléas climatiques ou compétition alimentaire) s'appliquant à toutes les espèces.

L'interférence entre les effets de la densité et du climat sur la survie adulte n'est pas à exclure. Les effets des différentes variables responsables de la synchronie de fluctuations de tailles de populations ne sont en général pas indépendants (Grøtan et al. 2009b). On peut envisager par exemple que les effets de la densité soient plus délétères en cas de climat printanier défavorable, avec potentiellement une disponibilité alimentaire encore plus faible. Cette question est cependant complexe, car ces deux paramètres (densité et climat local printanier) sont corrélés ($p < 0.001$).

Compensation entre autocorrélation des survies et densité

L'étude de l'autocorrélation temporelle des taux de survie révèle qu'ils sont positivement corrélés avec ceux de l'année précédente. Une survie élevée une année pourrait être synonyme de bonne condition des individus, qui par conséquent survivront encore bien l'année suivante.

Aucun effet significatif des taux de survie des adultes des années t-2 ou t-3 n'est détecté sur les taux de survie des adultes des années t. Cette absence d'effet pourrait s'expliquer par la courte espérance de vie de ces espèces.

Cet effet positif du taux de survie de l'année précédente a la même amplitude d'effet sur le taux de survie que la densité (environ ± 0.05 point de survie pour les effets minimaux et maximaux). Les contributions de ces deux paramètres sont du même ordre de grandeur (R^2 respectifs de 5 et 8%). La survie de l'année précédente pourrait donc tamponner la densité-dépendance négative sur la survie.

Discussion générale

]

Discussion générale

Des variations annuelles de survie à l'échelle de la France, induites par forçage climatique et densité-dépendance

Toutes les espèces, indépendamment de leur zone d'hivernage, ou de leur spécialisation à un habitat, présentent une très forte synchronie entre elles (79%) dans leurs variations interannuelles de survies locales des adultes. Cette synchronie s'explique nécessairement par des phénomènes globaux agissant sur toute la communauté.

Premièrement, comme prédit par Sæther *et al.* 2007, des causes extrinsèques environnementales permettent d'expliquer cette synchronie : ici, ce sont les variations climatiques printanières (en période de reproduction) à large échelle (celle de la France), auxquelles sont soumises toutes les espèces. Ces variations conjointes de précipitations et de températures, expliquent une part importante, de 10% à 22% de la variation annuelle totale des survies. Les variations climatiques hivernales, n'étant pas les mêmes pour toutes les espèces en fonction de leur zone d'hivernage (sédentaires VS migratrices), pourraient désynchroniser ces deux groupes d'espèces. La NAO expliquerait, pour les espèces sédentaires ou migratrices à courte distance, 6 à 18% de la variance interannuelle des survies, et pour les précipitations au Sahel, 15 à 40% de variance de survie des espèces migratrices à longue distance (transsahariennes). Malgré ces différences, la synchronie est très forte entre toutes les espèces, indépendamment de leur migration, ce qui nous force à considérer que les phénomènes environnementaux en période de reproduction ont une influence majeure sur la survie annuelle, et donc sur la synchronisation des variations de survie entre espèces (bien que nous ne détectons qu'une partie modérée de la part d'origine climatique avec les variables climatiques utilisées).

Deuxièmement, cette synchronie est probablement la conséquence de facteurs intrinsèques, des mécanismes de densité-dépendance (Ranta *et al.* 2005) étant à l'œuvre. Un nombre élevé d'individus adultes présents en période de reproduction ferait diminuer la probabilité de survie des adultes jusqu'au printemps suivant. Cette densité-dépendance de la survie adulte entre individus s'applique à toutes les espèces confondues. L'effet de la densité sur la survie pour une espèce ne dépend pas du nombre d'individus de cette espèce, mais du nombre d'individus toutes espèces confondues. Leur point commun étant l'alimentation des jeunes en période de reproduction, une hypothèse possible serait celle d'une compétition alimentaire pour les ressources entre les adultes (Saether *et al.* 2007). La corrélation entre la taille de la population (nombre d'individus) et la survie pourrait également ne pas avoir de causalité : de bonnes conditions climatiques au printemps pourraient expliquer à la fois un nombre important d'individus reproducteurs sur le site, et une bonne survie de ces individus

l'année suivante. Cet effet global de la densité toutes espèces confondues contribuerait à expliquer donc, en plus des variations climatiques, pourquoi nous constatons une si forte synchronie. En effet, au lieu d'augmenter les différences de variations entre espèces (Grenfell et al. 1998), la densité dépendance à l'échelle de la communauté dans son ensemble (et non pas des espèces) la diminuerait.

Cumulés, ces deux facteurs intrinsèques (densité-dépendance) et extrinsèques (variations climatiques printanières à l'échelle nationale) permettent d'expliquer 14% à 38% de la variance temporelle des probabilités de survie. Ce pourcentage est inférieur à celui d'autres études, comme par exemple celle de Loison *et al.* (2002), qui montre que la variation de la probabilité de survie adulte locale de Cincle plongeur *Cinclus cinclus* peut être expliquée à 80% par la température hivernale et la taille de la population. Cette étude n'est réalisée que sur une seule population (échelle locale) d'une seule espèce, ce qui explique une si bonne adéquation du modèle aux données. La part de variance expliquée pour notre étude à échelle nationale et multi-spécifique est, bien qu'inférieure, à relativiser à la complexité du jeu de données : c'est donc déjà une part importante des variations de survie que nous arrivons à expliquer.

Expliquer l'impact des variations climatiques

Les variations climatiques printanières sont donc la meilleure hypothèse pour expliquer les variations environnementales induisant la synchronie. Le processus expliquant l'impact du climat printanier sur la survie des adultes est complexe à identifier. Il pourrait agir directement sur la « santé » des individus. Une étude des paramètres sanguins des Mésanges charbonnières de Kilgas *et al.* (2015) révèle que les individus en bonne santé et avec une bonne nutrition (mesuré par le taux d'albumine) ont également un meilleur taux de retour sur le site de nidification l'année suivante. Or, il a été montré que cette condition corporelle est sensible aux variations climatiques. Chez le Méliphage serti *Lichenostomus penicillatus*, un passereau australien, l'exposition à de fortes vagues de chaleur peut entraîner une baisse jusqu'à 3% de sa masse corporelle, des précipitations durant les 30 jours précédents réduisant cet effet (Gardner et al. 2016). L'étude des données biométriques (masse et mesure d'aile) relevées par les bagueurs lors des captures du programme pourraient donc permettre d'établir si : (1) la survie des adultes est dépendante de leur condition corporelle et (2) si cette condition corporelle est dépendante des conditions climatiques. Une thèse est actuellement en cours sur ce sujet (Dubos et al. 2017).

Ces variations climatiques pourraient également entraîner des variations de survies via un effet sur le coût de reproduction. Ce coût, ou l'allocation à la reproduction, ou encore effort reproducteur, est défini comme une mesure de la proportion d'énergie allouée à la reproduction pour une période fixée (Bazzaz et al. 1987). Cette énergie est en grande partie consacrée, lors de la reproduction, à la recherche d'alimentation pour nourrir les juvéniles. La quantité d'insectes disponibles est donc un

facteur de survie des adultes (Seward *et al.* 2013). Et en effet, la densité-dépendance négative entre tous les individus, toutes espèces confondues, est probablement liée à une compétition entre adultes reproducteurs pour des ressources alimentaires en grande partie communes (Saether *et al.* 2007).

Pour mieux comprendre la réponse des survies adultes aux variations climatiques via la disponibilité en nourriture il faudrait alors s'intéresser à la chaîne trophique entière. La quantité d'insectes disponibles dépend en effet directement du climat, mais aussi indirectement via la végétation : la végétation dépend elle-même des variations climatiques, et est connue pour faire varier, via les insectes la survie adulte (Saino *et al.* 2004). Une étude complète, comprenant des mesures de végétations, de disponibilité alimentaire et les reliant aux variations climatiques et de survies permettrait de comprendre véritablement comment le climat agit sur la démographie des passereaux.

Quels seront les effets des changements climatiques sur la survie ?

D'ici à la fin du XXI^e siècle (2071-2100), les experts prévoient des hausses de températures encore plus fortes (de 2,6 °C à 5,3 °C en été) qui provoqueront des vagues de chaleur et des épisodes de sécheresse plus fréquents ainsi qu'un renforcement des précipitations extrêmes (Ouzeau *et al.* 2014).

Les années à printemps très chauds ne semblent pas être délétères pour la probabilité de survie locale adulte. Au contraire, les canicules (années avec fortes chaleurs et faibles précipitations) de 2003 et 2006 induisent des très bons taux de survie pour toutes les espèces. Pour certaines espèces, ce sont également des années à très forte productivité de juvéniles (Julliard *et al.* 2004). Cependant, de tels phénomènes climatiques, s'ils devaient devenir plus fréquents, par exemple se produire plusieurs années consécutives, pourraient altérer la végétation et donc les habitats de ces espèces. De plus, les années avec de fortes précipitations, défavorables à la survie des adultes, pourraient, en augmentant en fréquence, avoir des conséquences sur les populations.

Les limites de l'étude de paramètres démographiques

Les variations des abondances de populations de nombreuses espèces présentent une synchronie temporelle, souvent causée par l'environnement qui affecte les taux démographiques. D'après Schaub *et al.* (2015), la fluctuation synchrone d'un paramètre démographique est une condition nécessaire pour la synchronisation de la population, mais non suffisante, car la croissance démographique est sensible différemment à la variation des taux démographiques. Par exemple, les changements des taux de survies adultes ont un effet plus fort sur la dynamique d'une population pour une espèce longévive que pour une espèce à durée de vie plus courte comme les passereaux (Saether and Bakke 2000).

Dans leur étude des populations d'Hirondelles rustiques, Schaub *et al.* (2015) montrent que l'immigration et la survie apparente des juvéniles et des adultes induisent la synchronie des différentes populations, mais pas la productivité de chaque population. On connaît cependant peu les effets

relatifs de synchronie des taux démographiques sur la synchronie de la taille de population, car il est rare que l'on connaisse tous les taux démographiques de plusieurs populations. L'immigration des individus peut leur permettre « d'échapper » aux contraintes climatiques, surtout pour des organismes très mobiles comme les poissons, les mammifères marins, les chauves-souris ou les oiseaux (Tavecchia et al. 2016) : la survie locale en serait donc modifiée, mais l'individu toujours présent dans la population.

Le jeu de données du STOC-Capture pourrait, par estimation des variations du nombre d'individus, permettre d'estimer si les variations d'abondances sont synchrones entre espèces, et si oui, quels traits démographiques permettraient d'expliquer cette synchronie (productivité et survie adulte étant les plus facilement estimables). Le projet DEMOCOM (ANR Appel à projets 2016) permettra notamment d'explorer la sensibilité des communautés aux changements et aux interactions des paramètres démographiques des espèces. Des études des données STOC-Capture ont déjà montré que (i) la productivité (proxy du succès de reproduction) de toutes les espèces augmente avec les températures locales (Robert et al. 2014) (ii) les années avec un climat optimal (avec une forte productivité végétale, estimée par le NDVI) entraînent une meilleure condition corporelle des juvéniles, mesurée par la taille de l'aile et la masse des individus (Dubos et al. 2017).

Applications à la conservation

La région du Sahel est importante pour les oiseaux du paléarctique y hivernant. Cette aire subit des dégradations anthropiques, qui seraient en partie la cause de déclin de nombreuses espèces (Wilson and Cresswell 2006, Heldbjerg and Fox 2008). Cependant, la forte synchronie (induite à la fois par la densité dépendance et le climat), nous montre qu'une bonne part de la probabilité de survie des adultes est expliquée durant la période de reproduction. Si les individus d'une espèce sont en présence de conditions optimales en période de reproduction, ils peuvent atteindre leurs taux de survie maximaux, laissant peu de place pour l'effet de la mortalité hivernale. La protection des sites de reproductions, et de leur qualité, en Europe des passereaux est donc particulièrement importante pour leur conservation (Devictor et al. 2007).

A l'échelle des sites, même si 45% de la variation de survie interannuelle est synchrone, il reste 55% propre aux caractéristiques des sites. Les différences s'expliquent principalement par l'habitat des sites, les zones humides ayant une plus forte variabilité temporelle des survies adultes, suggérant que les espèces des zones humides sont plus soumises aux variations environnementales. Cette variabilité serait la conséquence des variations de végétation, plus sensible aux aléas climatiques (précipitations, et donc niveaux d'eau). Ces zones nécessitent donc des efforts de gestion importants, pour leur permettre une stabilité : une bonne gestion des niveaux d'eau et de la végétation permettrait une optimisation des paramètres démographiques des passereaux paludicoles.

Ces résultats pourraient permettre également d'évaluer les différents statuts de protections des sites suivis (par exemple espaces protégés, réserves, site Natura 2000), sur la variabilité des survies dans le temps, ou leur réponse au climat (Thomas and Gillingham 2015). Un suivi annuel des espaces naturels par le baguage permet également l'évaluation des actions de gestion réalisées sur ce site : Akresh et al. (2015) ont montré, par comparaison de sites proches, que la création de nouveaux habitats buissonnants permettait la colonisation par des jeunes mâles, alors que les aires proches de milieux buissonnants établis, ne seront pas affectées par ces modifications, et garderont leurs individus plus âgés. Un nouveau protocole, le STOC-Gestion (<http://crbpo.mnhn.fr/spip.php?article41&lang=fr>) mis en place par le CRBPO en 2014 permet d'ailleurs à présent d'évaluer les différentes actions de gestion réalisées sur les sites sur les populations locales, par comparaison d'un site modifié à un site non changé.

Cette mise en valeur des analyses des données du STOC-Capture à des fins de conservation ne pourra être réalisée qu'en collaboration avec les gestionnaires des sites, acteurs sur le terrain. La synchronie des sites et des espèces est particulièrement intéressante pour des applications en gestion : c'est la part sur laquelle la gestion locale ne peut pas avoir d'impact (mais uniquement les politiques publiques à échelle nationale). A l'échelle locale, c'est la part-non synchrone sur laquelle le gestionnaire peut impacter. La création d'indicateurs régionaux, qui font la part de cette variation globale et la part locale est donc indispensable. Ces indicateurs sont en effet une attente régionale, qui a permis l'existence du projet DEMOSPACE (Henry 2017). Un des volets de ce projet a été la mise en place de l'atelier STOC *Reporting* (http://crbpo.mnhn.fr/IMG/pdf/programme_journee_crbpo_indices_stoc_capture.pdf , Lorrilière et Henry 2017), pour enseigner aux acteurs locaux (bagueurs, gestionnaires de site) l'utilisation d'indicateurs sur les particularités de fonctionnement des populations d'oiseaux qu'ils suivent (relativement aux autres sites). Ces indicateurs ont vocation à documenter les variations entre années et entre sites de taille des populations, de production de jeunes, de condition corporelle des individus et de taux de retour. Un volet d'indicateur démographiques, tels la survie ou la productivité seraient un complément adéquat à ces indicateurs.

Bibliographie

- Akresh, M. E., D. I. King, and R. T. Brooks. 2015. Demographic response of a shrubland bird to habitat creation, succession, and disturbance in a dynamic landscape. *Forest Ecology and Management* 336:72–80.
- Amrhein, V., B. Scaar, M. Baumann, N. Minéry, J.-P. Binnert, and F. Korner-Nievergelt. 2012. Estimating adult sex ratios from bird mist netting data. *Methods in Ecology and Evolution* 3:713–720.
- ANR Appel à projets. 2016. DEMOCOM : CLIMATE AND MANAGEMENT EFFECTS ON COMMUNITY DYNAMICS – DEVELOPING MULTISPECIES DEMOGRAPHY.
- Arrhenius, S., and E. S. Holden. 1897. On the influence of carbonic acid in the air upon the temperature of the earth. *Publications of the Astronomical Society of the Pacific* 9.
- Barbet-Massin, M., B. a. Walther, W. Thuiller, C. Rahbek, and F. Jiguet. 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. *Biology Letters* 5:248–251.
- Barnagaud, J. Y., V. Devictor, F. Jiguet, and F. Archaux. 2011. When species become generalists: On-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography* 20:630–640.
- Barry, S. C., S. P. Brooks, E. A. Catchpole, and B. J. T. Morgan. 2003. The Analysis of Ring-Recovery Data Using Random Effects. *Biometrics* 59:54–65.
- Bartoń, K. 2013. {MuMIn}: multi-model inference, {R} package version 1.9.13.
- Baruch, J., and A. Pouchard. 2014. Comment le climat de la France s’est réchauffé depuis 1900. lemonde.fr.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Bates, D., M. Maechler, and B. Bolker. 2013. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package.
- Bazzaz, F. A., N. R. Chiariello, P. D. Coley, and L. F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37:58–67.
- Bost, C. a., C. Cotté, P. Terray, C. Barbraud, C. Bon, K. Delord, O. Gimenez, Y. Handrich, Y. Naito, C. Guinet, and H. Weimerskirch. 2015. Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nature Communications* 6:8220.
- Both, C., C. A. M. Van Turnhout, R. G. Bijlsma, H. Siepel, A. J. Van Strien, and R. P. B. Foppen. 2009.

- Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*.
- Brooks, S. P., and A. Gelman. 2012. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7:434–435.
- Buckland, S. T., and S. R. Baillie. 1987. Estimating bird survival rates from organised mist-netting programmes.pdf. *Acta Ornithologica* 23:89–100.
- Buckland, S. T., K. P. Burnham, and N. H. Augustin. 1997. Model Selection: An Integral Part of Inference. *Biometrics* 53:603.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33:261–304.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, and K. P. Burnham. 2002. Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach. Springer.
- Camberlin, P., N. Martiny, N. Philippon, and Y. Richard. 2007. Determinants of the interannual relationships between remote sensed photosynthetic activity and rainfall in tropical Africa. *Remote Sensing of Environment* 106:199–216.
- Capon, S. J., L. E. Chambers, R. Mac Nally, R. J. Naiman, P. Davies, N. Marshall, J. Pittock, M. Reid, T. Capon, M. Douglas, J. Catford, D. S. Baldwin, M. Stewardson, J. Roberts, M. Parsons, and S. E. Williams. 2013. Riparian Ecosystems in the 21st Century: Hotspots for Climate Change Adaptation? *Ecosystems* 16:359–381.
- Charles Kendeigh, S., and C. R. Blem. 1974. Metabolic adaptation to local climate in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 48:175–187.
- Charmantier, A., and P. Gienapp. 2014. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary applications* 7:15–28.
- Cheke, R. A., and J. Holt. 1993. Complex dynamics of desert locust plagues. *Ecological Entomology* 18:109–115.
- Choquet, R., J. D. Lebreton, O. Gimenez, A. M. Reboulet, and R. Pradel. 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Choquet, R., L. Rouan, and R. Pradel. 2009b. Program E-Surge: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845–865 *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*. Springer US, Boston, MA.

- Clavel, J., A. Robert, V. Devictor, and R. Julliard. 2008. Abundance Estimation With a Transient Model Under the Robust Design. *Journal of Wildlife Management* 72:1203–1210.
- Le Coeur, C., M. Thibault, B. Pisanu, S. Thibault, J.-L. Chapuis, and E. Baudry. 2015. Temporally fluctuating selection on a personality trait in a wild rodent population. *Behavioral Ecology* 0:1–7.
- Cooper, N. W., T. W. Sherry, P. P. Marra, and B. D. Inouye. 2015. Experimental reduction of winter food decreases body condition and delays migration in a long-distance migratory bird. *Ecology* 96:1933–1942.
- Cordes, L. S., H. E. Hedworth, D. Cabot, M. Cassidy, and P. M. Thompson. 2015. Parallel declines in survival of adult Northern Fulmars *Fulmarus glacialis* at colonies in Scotland and Ireland. *Ibis* 157:631–636.
- Cramp, S., and D. J. Brooks. 1992. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic, vol. VI. Warblers. Oxford University Press, Oxford.
- Cubaynes, S., P. F. Doherty, E. a Schreiber, and O. Gimenez. 2011. To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology letters* 7:303–6.
- Davies, N. B., J. R. Krebs, and S. A. West. 2012. An introduction to behavioural ecology. John Wiley & Sons.
- Dehorter, O., and CRBPO. 2014. Base de données de baguage et déplacements d'oiseaux de France / Bird ringing and movement database for France. <http://crbpo.mnhn.fr/>.
- Dehorter O. & CRBPO. 2017. Base de données de baguage et déplacements d'oiseaux de France / Bird ringing and movement database for France. Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux.
- Demongin, L., H. Lelièvre, and G. Candelin. 2016. Identification Guide to Birds in the Hand.
- Devictor, V., L. Godet, R. Julliard, D. Couvet, and F. Jiguet. 2007. Can common species benefit from protected areas? *Biological Conservation* 139:29–36.
- Devictor, V., R. Julliard, and F. Jiguet. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117:507–514.
- Devictor, V., C. Van Swaay, T. Brereton, L. Brotons, D. Chamberlain, J. Heliölä, S. Herrando, R. Julliard, M. Kuussaari, Å. Lindström, J. Reif, D. B. Roy, O. Schweiger, J. Settele, C. Stefanescu, A. Van Strein, C. Van Turnhout, Z. Vermouzek, M. Wallis De Vries, I. Wynhoff, and F. Jiguet. 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2.
- Dubos, N., I. Le Viol, A. Robert, C. Téplitsky, O. Dehorter, M. Ghislain, R. Julliard, and P.-Y. Henry. 2017.

- Body size is poorly predicted by temporal anomalies of climate and net primary production in breeding temperate songbirds. *Soumis à Global Ecology and Biogeography* (2ème révision).
- Dunn, P. O., and A. P. Møller. 2013. Changes in breeding phenology and population size of birds. *The Journal of animal ecology*.
- Durant, J. M., D. Hjermann, G. Ottersen, and N. C. Stenseth. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33:271–283.
- Eberhart-Phillips, L. J., B. R. Hudgens, and M. A. Colwell. 2016. Spatial synchrony of a threatened shorebird: Regional roles of climate, dispersal and management. *Bird Conservation International* 26:119–135.
- Eglington, S. M., R. Julliard, G. Gargallo, H. P. van der Jeugd, J. W. Pearce-Higgins, S. R. Baillie, and R. A. Robinson. 2015. Latitudinal gradients in the productivity of European migrant warblers have not shifted northwards during a period of climate change. *Global Ecology and Biogeography* 24:427–436.
- Engen, S. 2001. A dynamic and spatial model with migration generating the log-Gaussian field of population densities. *Mathematical Biosciences* 173:85–102.
- Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., Magnusson, A., Maunder, M. N., Nielsen, A., & Sibert, J. 2012. Optimization Methods and Software AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software* 27:233–249.
- Frederiksen, M., J.-D. Lebreton, R. Pradel, R. Choquet, and O. Gimenez. 2014. REVIEW: Identifying links between vital rates and environment: a toolbox for the applied ecologist. *Journal of Applied Ecology* 51:71–81.
- Gardner, J. L., T. Amano, B. G. Mackey, W. J. Sutherland, M. Clayton, and A. Peters. 2014. Dynamic size responses to climate change: prevailing effects of rising temperature drive long-term body size increases in a semi-arid passerine. *Global Change Biology* 20:2062–2075.
- Gardner, J. L., T. Amano, W. J. Sutherland, M. Clayton, and A. Peters. 2016. Individual and demographic consequences of reduced body condition following repeated exposure to high temperatures. *Ecology* 97:786–795.
- Gaüzère, P., F. Jiguet, and V. Devictor. 2015. Can protected areas mitigate the impacts of climate change on bird's species and communities? *Diversity and Distributions*:in press.
- Gelman, A., D. Lee, and J. Guo. 2015. Stan: A Probabilistic Programming Language for Bayesian

- Inference and Optimization. *Journal of Educational and Behavioral Statistics* 40:530–543.
- Gilchrist, G. W. 1995. Specialists and Generalists in Changing Environments. I. Fitness Landscapes of Thermal Sensitivity. *The American Naturalist* 146:252–270.
- Gilks, W. R., S. Richardson, and D. Spiegelhalter. 1995. *Markov Chain Monte Carlo in Practice*. Page (CRC Press, Ed.). CRC Press.
- Grenfell, B. T., K. Wilson, B. F. Finkenstadt, T. N. Coulson, S. Murray, S. D. Albon, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, and M. J. Crawley. 1998. Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature* 394:674–677.
- Grime, J. P. (John P. 2002. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Wiley.
- Grosbois, V., O. Gimenez, J. M. Gaillard, R. Pradel, C. Barbraud, J. Clobert, a P. Møller, and H. Weimerskirch. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 83:357–99.
- Grosbois, V., M. P. Harris, T. Anker-Nilssen, R. H. McCleery, D. N. Shaw, B. J. T. Morgan, O. Gimenez, S. J. Bonner, R. King, R. A. Parker, S. P. Brooks, L. E. Jamieson, V. Grosbois, B. J. T. Morgan, and L. Thomas. 2009. Modeling survival at multi - population scales using mark - recapture data. *Ecology* 90:2922–2932.
- Grosbois, V., P.-Y. Henry, J. Blondel, P. Perret, J.-D. Lebreton, D. W. Thomas, and M. M. Lambrechts. 2006. Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology* 12:2235–2249.
- Grøtan, V., B.-E. Saether, S. Engen, J. H. van Balen, A. C. Perdeck, and M. E. Visser. 2009a. Spatial and temporal variation in the relative contribution of density dependence, climate variation and migration to fluctuations in the size of great tit populations. *Journal of Animal Ecology* 78:447–459.
- Grøtan, V., B.-E. Saether, M. Lillegård, E. J. Solberg, and S. Engen. 2009b. Geographical variation in the influence of density dependence and climate on the recruitment of Norwegian moose. *Oecologia* 161:685–695.
- Gynther, I., N. Waller, and L. K. Leung. 2016. Confirmation of the extinction of the Bramble Cay melomys *Melomys rubicola* on Bramble Cay , Torres Strait: results and conclusions from a comprehensive survey in August–September 2014. Page Unpublished report to the Department of Environment and Heritage Protection, Queensland Government, Brisbane.
- Heldbjerg, H., and T. (A. D. . Fox. 2008. Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant

- birds. *Bird Study* 55:267–279.
- Henry, P.-Y. 2017. Réponses DEMographiques des Oiseaux aux changements globaux dans l'eSPACE : des tendances nationales à la gestion locale DEMOSPACE (Rapport Final).
- Hines, J. E., W. L. Kendall, and J. D. Nichols. 2003. on the Use of the Robust Design With Transient Capture- Recapture Models on the Use of the Robust Design With Transient Capture – Recapture Models. *The auk* 120:1151–1158.
- Hudson, P. J., and I. M. Cattadori. 1999. The Moran effect: A cause of population synchrony. *Trends in Ecology and Evolution* 14:1–2.
- Illán, J. G., C. D. Thomas, J. a. Jones, W. K. Wong, S. M. Shirley, and M. G. Betts. 2014. Precipitation and winter temperature predict long-term range-scale abundance changes in Western North American birds. *Global Change Biology*:1–14.
- INPN. (2016). INPN - La biodiversité - Patrimoine naturel - Quelle biodiversité en France ? <https://inpn.mnhn.fr/informations/biodiversite/france>.
- Jensen, L. F., M. M. Hansen, C. Pertoldi, G. Holdensgaard, K.-L. D. Mensberg, and V. Loeschcke. 2008. Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 275:2859–68.
- Jiguet, F., V. Devictor, R. Julliard, and D. Couvet. 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* 44:58–66.
- Jiguet, F., V. Devictor, R. Ottvall, C. Van Turnhout, H. Van der Jeugd, and A. Lindström. 2010a. Bird population trends are linearly affected by climate change along species thermal ranges. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 277:3601–8.
- Jiguet, F., R. D. Gregory, V. Devictor, R. E. Green, P. Vořšek, A. Van Strien, and D. Couvet. 2010b. Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology* 16:497–505.
- Jiguet, F., R. Julliard, C. D. Thomas, O. Dehorter, S. E. Newson, and D. Couvet. 2006. Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters* 9:1321–1330.
- Johnston, A., R. A. Robinson, G. Gargallo, R. Julliard, H. van der Jeugd, S. R. Baillie, and J. Perez-Tris. 2016. Survival of Afro-Palaeartic passerine migrants in western Europe and the impacts of seasonal weather variables. *Ibis* 158:465–480.
- Joly, D., T. Brossard, H. Cardot, J. Cavailhes, M. Hilal, and P. Wavresky. 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *CyberGeo* 2010.

- Julliard, R. 2004. Estimating the contribution of survival and recruitment to large scale population dynamics. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:417–426.
- Julliard, R., and F. Jiguet. 2002. Un suivi intégré des populations d’oiseaux communs en France. *Alauda* 70:137–147.
- Julliard, R., F. Jiguet, and D. Couvet. 2004. Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 271 Suppl:S490–S492.
- Kawecki, T. J., and D. Ebert. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7:1225–1241.
- Koenig, W. D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 25:283–288.
- Koenig, W. D., and A. M. Liebhold. 2016. Temporally increasing spatial synchrony of North American temperature and bird populations. *Nature Climate Change* In Press:8–12.
- Korner-Nievergelt, F., T. Roth, S. von Felten, J. Guélat, B. Almasi, and P. Korner-Nievergelt. 2015. *Bayesian Data Analysis in Ecology Using Linear Models with R, BUGS, and Stan*. Elsevier Science.
- Laake, A. J., D. Johnson, P. Conn, and M. J. L. Jefflaakenoaagov. 2015. Package “marked.”
- Laake, J. L. 2013. {RMark}: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with {MARK}. Seattle, {WA}.
- Lahoz-Monfort, J. J., B. J. T. Morgan, M. P. Harris, S. Wanless, and S. N. Freeman. 2011. A capture-recapture model for exploring multi-species synchrony in survival. *Methods in Ecology and Evolution* 2:116–124.
- Lande, R., S. Engen, and B.-E. Sæther. 1999. Spatial Scale of Population Synchrony: Environmental Correlation versus Dispersal and Density Regulation. *American Naturalist* 154:271–281.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Liebhold, A., A. Liebhold, W. D. Koenig, and O. N. Bjørnstad. 2004. SPATIAL SYNCHRONY IN POPULATION DYNAMICS*.
- Loison, A., B.-E. Saether, K. Jerstad, and O. W. Røstad. 2002. Disentangling the sources of variation in the survival of the European dipper. *Journal of Applied Statistics* 29:289–304.
- Low, M., D. Arlt, S. Eggers, and T. Pärt. 2010. Habitat-specific differences in adult survival rates and its

- links to parental workload and on-nest predation. *Journal of Animal Ecology* 79:214–224.
- MacArthur, R. H., and E. E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Page (Princeton University Press, Ed.) Princeton Landmarks in Biology.
- Madan, D. B., P. P. Carr, and E. C. Chang. 1998. The Variance Gamma Process and Option Pricing. *Review of Finance* 2:79–105.
- Marcel, E. V., F. Adriaensen, J. H. van Balen, J. Blondel, a. a. Dhondt, S. van Dongen, D. F. Chris, E. V. Ivankina, a. B. Kerimov, J. de Laet, E. Matthysen, R. McCleery, M. Orell, and D. L. Thomson. 2003. Variable responses to large-scale climate change in European Parus populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:367–372.
- Markman, S., B. Pinshow, and J. Wright. 2002. The manipulation of food resources reveals sex-specific trade-offs between parental self-feeding and offspring care. *Proceedings. Biological sciences* 269:1931–8.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487.
- McLean, N., C. R. Lawson, D. I. Leech, and M. van de Pol. 2016. Predicting when climate-driven phenotypic change affects population dynamics. *Ecology Letters* 19:595–608.
- Moore, F. R., and W. Yong. 1991. Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28:85–90.
- Moussus, J.-P., J. Clavel, F. Jiguet, and R. Julliard. 2011. Which are the phenologically flexible species? A case study with common passerine birds. *Oikos* 120:991–998.
- Nevoux, M., J. C. Barbraud, and C. Barbraud. 2008. Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology* 77:1143–1152.
- Newson, S. E., T. H. Oliver, S. Gillings, H. Q. P. Crick, M. D. Morecroft, S. J. Duffield, N. A. Macgregor, and J. W. Pearce-Higgins. 2014. Can site and landscape-scale environmental attributes buffer bird populations against weather events? *Ecography* 37:872–882.
- Newton, I., and K. Brockie. 1998. *Population Limitation in Birds*. Elsevier Science.
- Norman, D., and W. J. Peach. 2013. Density-dependent survival and recruitment in a long-distance Palaearctic migrant, the Sand Martin *Riparia riparia*. *Ibis* 155:284–296.
- Öberg, M., D. Arlt, T. Pärt, A. T. Laugen, S. Eggers, and M. Low. 2015. Rainfall during parental care reduces reproductive and survival components of fitness in a passerine bird. *Ecology and Evolution* 5:345–356.

- van Oosten, H. H., C. Van Turnhout, C. A. Hallmann, F. Majoer, M. Roodbergen, H. Schekkerman, R. Versluijs, S. Waasdorp, and H. Siepel. 2015. Site-specific dynamics in remnant populations of Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* in the Netherlands. *Ibis* 157:91–102.
- Ouzeau, G., M. Déqué, M. Jouini, S. Planton, and R. Vautard. 2014. Le climat de la France au XXI^e siècle Volume 4 Scénarios régionalisés : édition 2014 pour la métropole et les régions d’outre-mer.
- Ozgul, A., D. Z. Childs, M. K. Oli, K. B. Armitage, D. T. Blumstein, L. E. Olson, S. Tuljapurkar, and T. Coulson. 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* 466:482–485.
- Papadatou, E., R. Pradel, M. Schaub, D. Dolch, H. Geiger, C. Ibañez, G. Kerth, A. Popa-Lisseanu, W. Schorcht, J. Teubner, and O. Gimenez. 2012. Comparing survival among species with imperfect detection using multilevel analysis of mark-recapture data: a case study on bats. *Ecography* 35:153–161.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, and R. D. Gregory. 1999. Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology Letters* 2:114–120.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, and R. D. Gregory. 2000. Spatial synchrony in populations of birds: Effects of habitat, population trend, and spatial scale. *Ecology* 81:2112–2125.
- Peach, W., S. Baillie, and L. Underhille. 2008. Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis* 133:300–305.
- Pearce-Higgins, J. W., S. M. Eglington, B. Martay, and D. E. Chamberlain. 2015. Drivers of climate change impacts on bird communities. *Journal of Animal Ecology* 84:n/a-n/a.
- Peltonen, M., A. M. Liebhold, O. N. Bjørnstad, and D. W. Williams. 2002. Spatial synchrony in forest insect outbreaks: Roles of regional stochasticity and dispersal. *Ecology* 83:3120–3129.
- Perdeck, A. C., M. E. Visser, and J. H. Van Balen. 2000. Great tit *Parus major* survival and the beech-crop cycle. *Ardea* 88:99–106.
- Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling.
- Pollock, K. 1982. A capture-recapture sampling design robust to unequal catchability. *The Journal of Wildlife Management* 46:752–757.
- Pradel, R., J. E. Hines, J.-D. D. Lebreton, and J. D. Nichols. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* 53:60–72.
- Pradel, R., and A. Sanz-Aguilar. 2012. Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PLoS ONE* 7:e32666.

- Priit Kilgas, Vallo Tilgar, Raivo Mänd, Priit Kilgas, Vallo Tilgar, and Raivo Mänd. 2006. Hematological Health State Indices Predict Local Survival in a Small Passerine Bird, the Great Tit (*Parus major*). *Physiological and Biochemical Zoology* 79:565–572.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ranta, E., P. Lundberg, and V. Kaitala. 2005. *Ecology of Populations*. Cambridge University Press.
- Reed, T. E., D. E. Schindler, and R. S. Waples. 2011. Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 25:56–63.
- Reynolds, T. J., M. P. Harris, R. King, R. L. Swann, D. C. Jardine, M. Frederiksen, and S. Wanless. 2011. Among-colony synchrony in the survival of Common Guillemots *Uria aalge* reflects shared wintering areas. *Ibis* 153:818–831.
- Ripa, J. 2000. Analysing the Moran effect and dispersal: their significance and interaction in synchronous population dynamics. *Oikos* 89:175–187.
- Robert, A., P. Gauzere, and V. Devictor. 2014. Birds' response to climate change: new insights from key demographic factors (Rapport Master II).
- Robinson, J. P. W., M. Dornelas, and A. F. Ojanguren. 2013. Interspecific synchrony of seabird population growth rate and breeding success. *Ecology and Evolution* 3:2013–9.
- Robinson, R. a., S. R. Baillie, and H. Q. P. Crick. 2007. Weather-dependent survival: Implications of climate change for passerine population processes. *Ibis* 149:357–364.
- Robinson, R. A., R. Julliard, and J. F. Saracco. 2009. Constant effort: Studying avian population processes using standardised ringing. *Ringling & Migration* 24:199–204.
- Ruffino, L., P. Salo, E. Koivisto, P. B. Banks, and E. Korpimäki. 2014. Reproductive responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Frontiers in Zoology* 11:80.
- Saether, B.-E., and Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642–653.
- Saether, B.-E., T. Coulson, V. Grøtan, S. Engen, R. Altwegg, K. B. Armitage, C. Barbraud, P. H. Becker, D. T. Blumstein, F. S. Dobson, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, A. Jenkins, C. Jones, M. A. C. Nicoll, K. Norris, M. K. Oli, A. Ozgul, and H. Weimerskirch. 2013. How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *American Naturalist* 182:743–759.
- Saether, B.-E., S. Engen, V. Grøtan, W. Fiedler, E. Matthysen, M. E. Visser, J. Wright, A. P. Møller, F.

- Adriaensen, H. Van Balen, D. Balmer, M. C. Mainwaring, R. H. McCleery, M. Pampus, and W. Winkel. 2007. The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of great tit and blue tit populations. *Journal of Animal Ecology* 76:315–325.
- Saether, B.-E., S. Engen, A. P. Møller, E. Matthysen, F. Adriaensen, W. Fiedler, A. Leivits, M. M. Lambrechts, M. E. Visser, T. Anker-Nilssen, C. Both, A. a Dhondt, R. H. McCleery, J. McMeeking, J. Potti, O. W. Røstad, and D. Thomson. 2003. Climate variation and regional gradients in population dynamics of two hole-nesting passerines. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 270:2397–404.
- Saether, B.-E., V. Grøtan, S. Engen, T. Coulson, P. R. Grant, M. E. Visser, J. E. Brommer, B. R. Grant, L. Gustafsson, B. J. Hatchwell, K. Jerstad, and P. Karell. 2016. Demographic routes to variability and regulation in bird populations. *Nature communications* 7:1–8.
- Saino, N., T. Szép, M. Romano, D. Rubolini, F. Spina, and A. P. Møller. 2004. Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7:21–25.
- Salewski, V., W. M. Hochachka, and W. Fiedler. 2013. Multiple weather factors affect apparent survival of European passerine birds. *PloS one* 8:e59110.
- Sanderson, F. J., P. F. Donald, D. J. Pain, I. J. Burfield, and F. P. J. van Bommel. 2006. Long-term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. *Biological Conservation* 131:93–105.
- Sanz, J. J., J. Potti, J. Moreno, S. Merino, and O. Frías. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9:461–472.
- Schaub, M., J. von Hirschheydt, and M. U. Grüebler. 2015. Differential contribution of demographic rate synchrony to population synchrony in barn swallows. *Journal of Animal Ecology* 84:1530–1541.
- Schaub, M., and J. A. Royle. 2013. Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack-Jolly-Seber models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1316–1326.
- Schwartz, M. D., R. Ahas, and A. Aasa. 2006. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology* 12:343–351.
- Seward, A. M., C. M. Beale, L. Gilbert, T. H. Jones, R. J. Thomas, T. H. Jones, and R. J. Thomas. 2013. The impact of increased food availability on survival of a long-distance migratory bird. *Ecology* 94:221–230.
- Sharp, S. P., M. Simeoni, and B. J. Hatchwell. 2008. Dispersal of sibling coalitions promotes helping

- among immigrants in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:2125–2130.
- Siriwardena, G. M., S. R. Baillie, and J. D. Wilson. 1998. Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland. *Bird Study* 45:276–292.
- Stirling, I., N. J. Lunn, and J. Iacozza. 2016. Long-Term Trends in the Population Ecology of Polar Bears in Western Hudson Bay in Relation to Climatic Change Long-term Trends in the Population Ecology of Polar Bears in Western Hudson Bay in Relation to Climatic Change. *Arctic* 52:294–306.
- Su, Y.-S., and M. Yajima. 2015. R2jags : using R ton Run “JAGS.”
- Svensson, L. 1992. Identification Guide to European Passerines. Stockholm.
- Tavecchia, G., S. Tenan, R. Pradel, J. M. Igual, M. Genovart, and D. Oro. 2016. Climate-driven vital rates do not always mean climate-driven population. *Global Change Biology* 22:3960–3966.
- Thomas, C. D., and P. K. Gillingham. 2015. The performance of protected areas for biodiversity under climate change. *Biological Journal of the Linnean Society* 115:718–730.
- Thomas, D. W., J. Blondel, P. Perret, M. M. Lambrechts, and J. R. Speakman. 2001. Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science* 291:2598–2600.
- White, G. C., and K. P. Burnham. 1999. Program MARK A Gentle Introduction.
- Wilson, J. M., and W. Cresswell. 2006. How robust are Palearctic migrants to habitat loss and degradation in the Sahel? *Ibis* 148:789–800.
- Wilson, S., and P. Arcese. 2003. El Nino drives timing of breeding but not population growth in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:11139–11142.
- Yom-Tov, Y., and E. Geffen. 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: Probable causes and pitfalls. *Biological Reviews* 86:531–541.
- Zwarts, L., R. G. Bijlsma, J. van der Kamp, and E. Wymenga. 2009. Living on the Edge: Wetlands and birds in a changing Sahel. *Page Marine Technology Society Journal*.

Annexes

Description des espèces sélectionnées

Espèce	Code espèce	Masse moyenne	Ecart-type	Nombre d'individus adultes	Nombre d'individus avec au moins une recapture une autre année	Covariance d'hétérogénéité de capture moyenne	Survie adulte locale (pour mâles non-transients)	Ecart-type survie adulte	Habitat	Migration
<i>Acrocephalus palustris</i>	ACRIS	12.899	4.210	1200	513	0.382	0.598	0.083	Zone humide	Migration en Afrique de l'Est
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	ACRSCH	11.492	1.023	2433	397	0.636	0.541	0.063	Zone humide	Migrateur au sud du Sahel africain
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	ACRSCI	11.541	1.413	12135	2245	0.535	0.752	0.057	Zone humide	Migrateur au sud du Sahel africain
<i>Aegithalos caudatus</i>	AEGCAU	8.041	0.598	920	206	0.287	0.865	0.083	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Cettia cetti</i>	CETCET	14.296	1.963	555	143	0.815	0.695	0.068	Zone humide	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Emberiza schoeniclus</i>	EMBSCH	18.348	1.588	1200	266	0.294	0.633	0.074	Zone humide	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Erithacus rubecula</i>	ERIRUB	17.041	2.361	3730	1466	0.524	0.587	0.046	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Fringilla coelebs</i>	FRICOE	21.918	2.398	1297	532	0.192	0.960	0.070	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Hippolais polyglotta</i>	HIPPOL	11.399	1.995	2832	958	0.383	0.613	0.056	Milieu buissonnant	Migrateur au sud du Sahel africain
<i>Luscinia megarhynchos</i>	LUSMEG	21.109	2.074	3639	862	0.508	0.790	0.053	Milieu buissonnant	Migrateur au sud du Sahel africain
<i>Panurus biarmicus</i>	PANBIA	14.838	1.103	681	19	0.222	0.452	0.078	Zone humide	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Parus caeruleus</i>	PARCAE	11.065	0.845	734	412	0.217	0.588	0.077	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Parus major</i>	PARMAJ	17.852	1.750	3237	1140	0.303	0.549	0.046	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Phylloscopus collybita</i>	PHYCOL	7.744	2.438	6206	1764	0.438	0.542	0.041	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Phylloscopus trochilus</i>	PHYLUS	8.800	0.773	1785	478	0.501	0.655	0.065	Milieu buissonnant	Migrateur au sud du Sahel africain
<i>Prunella modularis</i>	PRUMOD	19.389	3.676	3519	1754	0.570	0.780	0.050	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	PYRULA	21.324	1.788	1104	112	0.289	0.482	0.068	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Sylvia atricapilla</i>	SYLATR	17.548	2.893	20084	5353	0.322	0.675	0.013	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Sylvia borin</i>	SYLBOR	17.799	2.430	3345	990	0.403	0.799	0.058	Milieu buissonnant	Migrateur au sud du Sahel africain
<i>Sylvia communis</i>	SYLCOM	14.092	1.448	3602	843	0.528	0.674	0.050	Milieu buissonnant	Migrateur au sud du Sahel africain
<i>Troglodytes troglodytes</i>	TROTRO	9.820	1.031	1258	554	0.458	0.446	0.051	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Turdus merula</i>	TURMER	88.586	7.205	9911	3358	0.352	0.831	0.051	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance
<i>Turdus philomelos</i>	TURPHI	67.848	6.683	1300	972	0.310	0.754	0.059	Milieu buissonnant	Sédentaire ou migrateur courte distance

Sexages par espèce

TABEAU 15 NOMBRE D'INDIVIDUS DANS CHAQUE CATEGORIE DE SEXE, ET NOMBRE DE CATEGORIES CONSERVEES POUR CHAQUE ESPECE

	NOMBRE D'INDIVIDUS FEMELLES	NOMBRE D'INDIVIDUS INDETERMINES	NOMBRE D'INDIVIDUS MALES	POURCENTAGE D'INDIVIDUS INDETERMINES	NOMBRE DE CATEGORIES SEXES CONSERVEES
FRICOE	1828	7	2047	0.18	2
EMBSCH	719	5	894	0.31	2
TURMER	6724	71	11864	0.38	2
PYRULA	946	12	1624	0.47	2
SYLATR	13435	198	18140	0.63	2
PANBIA	55	2	109	1.22	2
PARMAJ	3105	91	4249	1.24	2
SYLCOM	3660	210	4412	2.60	2
PRUMOD	2541	281	6228	3.20	2
CETCET	999	92	1204	4.18	2
PARCAE	1686	139	1287	4.68	2
TURPHI	1307	222	2486	5.85	2
ERIRUB	3173	542	5744	6.08	2
PHYCOL	5175	786	7193	6.36	2
TROTRO	1309	288	2097	8.46	3
PHYLUS	1211	336	2660	8.68	3
LUSMEG	3332	853	4433	10.99	3
SYLBOR	3811	859	2628	13.34	3
HIPPOL	1688	824	3575	15.66	3
ACRRIS	653	343	1301	17.55	3
ACRSCI	5112	2720	9466	18.66	3
ACRSCH	785	384	1190	19.44	3
AEGCAU	1592	568	989	22.01	3

Sélection des paramètres

Afin de tester des paramètres pouvant influencer la survie des individus, j'ai réalisé des tests sur un sous jeu de données d'espèces et d'années : les données concernant les espèces des zones humides, donc seulement à partir de 2001.

Cela m'a permis de pouvoir réaliser des calculs rapidement (car moins d'occasion de captures), mais robustes tout de même (car plusieurs espèces).

Dans le modèle de base, on suppose que la **survie** (ϕ) varie en fonction :

- De l'espèce (6 espèces), et différemment pour chaque espèce selon l'année
- Du sexe de l'individu (mâle, femelle, ou indéterminé)
- De l'année (2001 à 2013)
- Du site (83 sites)
- De la transience de l'individu (s'il est capturé pour la première fois sur le site ou non)

Modèle initial : $\phi \sim \text{espèce} + \text{sexe (M,F,I)} + \text{année} + \text{site} + \text{transient}$

Et on suppose que la **probabilité de capture** (p) varie en fonction :

- De l'espèce
- Du sexe
- De l'année
- Du site

Modèle initial : $p \sim \text{espèce} + \text{sexe (M,F,I)} + \text{année} + \text{site}$

Des paramètres ont ensuite été ajoutés à ce modèle, pour répondre à certaines hypothèses et améliorer le modèle. Les modèles testés sont tous comparés au modèle initial dans le Tableau 16 en calculant les différents ΔAICc .

Existe-t-il une variation annuelle de la survie différente en fonction du sexe de l'individu ?

Il a déjà été montré chez certaines espèces, une meilleure survie locale des mâles que des femelles (Siriwardena et al. 1998). On pourrait s'attendre à ce que leur réponse aux variations climatiques annuelles soit également différente. Le ΔAICc de 18.7 du modèle 1 avec le modèle initial (Tableau 16), nous indique qu'on ne détecte pas de variation annuelle de l'effet du sexe sur la probabilité de survie.

Existe-t-il une variation annuelle de la survie différente si l'individu est capturé pour la première fois sur le site (transient) ?

Le modèle 2 (Tableau 16) nous montre qu'on ne détecte pas de variation annuelle de la survie si l'individu est capturé pour la première fois ou non ($\Delta\text{AICc} = 14.88$), autrement dit, le taux de transience ne varie pas entre années.

Existe-il une différence du taux de transience en fonction du sexe ?

Le modèle 3 (Tableau 16) nous indique qu'on ne détecte pas de d'interaction entre le sexe de l'individu (mâle ou femelle, sans les indéterminés) et le fait d'être potentiellement transient ou non ($\Delta AICc=3.11$). Le taux de transient serait donc similaire pour les deux sexes.

Y-a-t'il plus de transients chez les individus non sexés ?

On peut s'attendre à ce que les individus non sexés aient plus de chances d'être des transients, car un individu reproducteur est plus facile à sexer (Plaques incubatrices/Protubérance cloacale) et car il a une chance non-négligeable d'être recapturé plusieurs fois au sein de la première année. C'est ce que confirme le modèle 4 ($\Delta AICc = 11.86$).

TABEAU 16 : COMPARAISON DES MODELES POUR SELECTIONNER LES PARAMETRES INFLUENÇANT LA SURVIE PHI (M=MALES, F=FEMELLES, I=SEXE INDETERMINE, D=SEXE DETERMINE).

Modèle	Phi	p	AICc	Nombre de paramètres	Déviance	$\Delta AICc$ (modèle initial)
Initial	Modèle initial	Modèle initial	11055.32	1159	8717.5	0
Modèle 1	Modèle initial + sexe (M,F,I) : année	Modèle initial	11074.01	1183	8687.36	18.69
Modèle 2	Modèle initial + transient : année	Modèle initial	11070.20	1170	8710	14.88
Modèle 3	Modèle initial + sexe(M,F,I) : transient	Modèle initial	11058.43	1161	8716.54	3.11
Modèle 4	Modèle initial + sexe(D,I) : transient	Modèle initial	11045.49	1160	8705.64	-11.86

Le modèle 4 est donc conservé pour la suite des tests :

$\Phi \sim \text{espèce} + \text{sexe (M,F,I)} + \text{année} + \text{site} + \text{transient} + \text{sexe(D,I) : transient}$

$p \sim \text{espèce} + \text{sexe (M,F,I)} + \text{année} + \text{site}$

Cependant, cette interaction entre détermination du sexe et transient ne sera pas conservée pour les analyses sur toutes les espèces et toutes les années : ce modèle est trop complexe, et ne permet pas une convergence des paramètres.

Existe-t'il une hétérogénéité de capture individuelle ?

Pour chaque individu une covariable a été calculée comme étant la moyenne du nombre de recaptures intra-annuelles (détails dans le Matériel et Méthodes). Le modèle avec la covariable individuelle (modèle 5, Tableau 17) est nettement meilleur ($\Delta AICc = -243.44$).

L'utilisation de cette covariable numérique est d'autant plus pertinente que, en n'ajoutant qu'un seul paramètre au modèle, on réduit de 245 points la déviance.

TABEAU 17 COMPARAISON DES MODELES AVEC ET SANS COVARIABLE INDIVIDUELLE (LES $\Delta AICc$ SONT CALCULES PAR RAPPORT AU MODELE 4)

Modèle	Phi	p	AICc	Nombre de paramètres	Déviance	$\Delta AICc$ (modèle 4)
Modèle 4	Modèle 4	Modèle 4	11045.49	1160	8705.64	0
Modèle 5	Modèle 4	Modèle 4 + covariable individuelle	10802.05	1161	8460.16	-243.44

Modèle 4 : $\Phi \sim \text{espèce} + \text{sexe (M,F,I)} + \text{année} + \text{site} + \text{transient}$ + $\text{sexe(D,I)} : \text{transient}$ et $p \sim \text{espèce} + \text{sexe (M,F,I)} + \text{année} + \text{site}$

Description des caractéristiques géographiques des sites étudiés

Site	LAT	LON	ALT	Région administrative	Région biogéographique	Habitat	Durée	Variances de survies
1	47.22	3.43	306	BOURGOGNE	Continental	Buissonnant	5	8.56E-03
2	47.22	3.43	306	BOURGOGNE	Continental	Buissonnant	5	4.70E-02
3	43.88	2.83	397	MIDI-PYRENEES	méditerranéen	Buissonnant	7	5.43E-02
4	43.88	2.83	397	MIDI-PYRENEES	méditerranéen	Buissonnant	3	2.88E-02
5	45.77	-0.98	148	POITOU-CHARENTE	atlantique	Buissonnant	3	2.40E-03
6	46.29	1.25	576	LIMOUSIN	continental	Buissonnant	10	1.26E-02
7	46.47	-1.62	27	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	8	1.32E-02
8	50.44	1.59	10	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	11	1.70E-02
9	45.46	3.91	966	AUVERGNE	continental	Buissonnant	10	9.70E-03
10	48.06	6.52	483	LORRAINE	continental	Buissonnant	11	6.87E-03
11	47.82	-2.51	81	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	11	2.57E-02
12	45.58	1.40	411	LIMOUSIN	continental	Buissonnant	4	9.28E-03
13	48.92	8.15	118	ALSACE	continental	Buissonnant	5	3.17E-02
14	50.28	1.59	10	PICARDIE	atlantique	Zone humide	4	4.27E-02
15	44.88	-0.61	6	AQUITAINE	atlantique	Zone humide	4	2.45E-03
16	45.38	5.97	260	RHONE-ALPES	alpin	Zone humide	11	1.44E-02
17	46.62	0.42	112	POITOU-CHARENTE	atlantique	Buissonnant	4	1.35E-02
18	44.92	5.78	886	RHONE-ALPES	alpin	Buissonnant	11	9.38E-03
19	43.39	1.68	203	MIDI-PYRENEES	atlantique	Buissonnant	11	6.75E-03
20	47.60	7.57	245	ALSACE	continental	Buissonnant	14	4.50E-03
21	43.46	-1.34	42	AQUITAINE	atlantique	Buissonnant	4	3.17E-02
22	44.74	-0.18	58	AQUITAINE	atlantique	Buissonnant	5	3.05E-02
23	45.25	-0.63	4	AQUITAINE	atlantique	Zone humide	10	5.92E-03
24	46.36	0.46	127	POITOU-CHARENTE	atlantique	Zone humide	2	1.87E-02
25	47.18	0.03	89	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	11	2.25E-02
26	48.38	-0.28	272	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	5	2.95E-03
27	48.84	2.36	42	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	10	1.48E-02
28	49.79	1.48	146	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Buissonnant	7	1.69E-02
29	45.04	5.70	722	RHONE-ALPES	alpin	Buissonnant	11	5.16E-03
30	50.46	2.79	54	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	4	1.62E-02
31	48.44	4.04	164	CHAMPAGNE-ARDENNE	continental	Buissonnant	3	1.11E-02
32	48.80	8.05	118	ALSACE	continental	Buissonnant	4	2.43E-02
33	45.42	5.56	584	RHONE-ALPES	continental	Zone humide	11	3.31E-02
34	43.86	5.51	499	PROVENCE-ALPES-COTE-D'AZUR	méditerranéen	Buissonnant	3	4.75E-03
35	43.37	-1.77	32	AQUITAINE	atlantique	Buissonnant	4	5.24E-02
36	47.69	7.50	241	ALSACE	continental	Buissonnant	6	2.79E-03
37	48.97	6.53	249	LORRAINE	continental	Zone humide	13	1.74E-02
38	48.70	2.16	98	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	9	3.13E-02
39	49.97	2.13	66	PICARDIE	atlantique	Buissonnant	7	2.08E-02
40	50.41	1.57	8	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	4	4.21E-04
41	46.55	0.15	143	POITOU-CHARENTE	atlantique	Buissonnant	3	1.89E-02

42	49.42	0.54	51	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	6	3.12E-03
43	48.42	2.73	103	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	8	1.12E-02
44	48.44	2.57	77	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	9	5.39E-03
45	48.40	2.57	76	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	9	1.97E-03
46	49.77	4.34	240	CHAMPAGNE-ARDENNE	continental	Buissonnant	6	1.67E-02
47	48.35	2.57	116	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	5	1.19E-02
48	50.21	1.71	10	PICARDIE	atlantique	Zone humide	6	1.11E-02
49	48.71	1.81	177	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	3	1.67E-03
50	48.92	2.73	48	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	5	1.78E-02
51	45.79	4.93	174	RHONE-ALPES	continental	Buissonnant	4	1.55E-02
52	45.79	4.93	174	RHONE-ALPES	continental	Buissonnant	4	1.07E-02
53	45.13	5.02	275	RHONE-ALPES	continental	Buissonnant	7	1.21E-02
54	47.98	-3.06	115	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	9	1.18E-02
55	49.70	-1.41	25	BASSE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	3	3.47E-02
56	48.63	-4.30	28	BRETAGNE	atlantique	Zone humide	3	4.24E-02
57	43.36	2.46	596	LANGUEDOC-ROUSSILLON	méditerranéen	Buissonnant	9	2.06E-02
58	47.30	-1.40	53	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	7	2.94E-02
59	44.54	6.33	1112	PROVENCE-ALPES-COTE-D'AZUR	méditerranéen	Buissonnant	8	2.63E-02
60	45.67	4.17	358	RHONE-ALPES	continental	Buissonnant	14	1.71E-02
61	43.64	5.10	98	PROVENCE-ALPES-COTE-D'AZUR	méditerranéen	Buissonnant	3	1.13E-02
62	47.70	-1.93	22	BRETAGNE	atlantique	Zone humide	7	1.93E-02
63	48.34	4.64	151	CHAMPAGNE-ARDENNE	continental	Zone humide	3	2.98E-02
64	44.09	0.19	117	AQUITAINE	atlantique	Buissonnant	8	2.52E-02
65	48.17	-1.07	137	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	5	3.88E-04
66	48.16	-1.29	102	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	7	8.43E-03
67	48.93	2.41	43	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	6	2.75E-02
68	48.96	2.54	65	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	6	2.87E-02
69	50.98	2.04	3	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	6	1.61E-02
70	50.57	1.61	30	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	6	1.03E-02
71	51.01	2.29	4	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	8	5.91E-03
72	50.32	1.69	11	PICARDIE	atlantique	Zone humide	4	3.63E-03
73	48.28	2.60	98	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	5	5.51E-03
74	45.13	-0.66	6	AQUITAINE	atlantique	Zone humide	7	9.61E-03
75	47.59	4.46	367	BOURGOGNE	continental	Buissonnant	6	3.45E-03
76	48.67	2.45	61	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	8	5.08E-03
77	48.48	4.65	120	CHAMPAGNE-ARDENNE	continental	Zone humide	5	9.39E-03
78	46.14	5.90	738	RHONE-ALPES	continental	Zone humide	6	1.16E-02
79	46.14	5.90	738	RHONE-ALPES	continental	Zone humide	3	3.64E-02
80	50.41	2.83	45	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	7	1.54E-02
81	48.99	-0.14	76	BASSE-NORMANDIE	atlantique	Buissonnant	8	1.62E-02
82	49.18	-0.36	34	BASSE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	8	2.08E-02
83	50.69	2.51	23	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	2	1.57E-03
84	48.48	-3.79	217	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	8	7.62E-03
85	50.59	1.61	38	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	7	1.34E-02

86	50.35	1.57	7	PICARDIE	atlantique	Buissonnant	2	9.57E-03
87	50.28	1.59	10	PICARDIE	atlantique	Zone humide	7	1.13E-02
88	48.16	-4.23	51	BRETAGNE	atlantique	Zone humide	5	2.38E-02
89	48.16	-4.23	51	BRETAGNE	atlantique	Zone humide	4	2.61E-02
90	49.47	1.40	116	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	3	1.99E-02
91	47.77	-1.96	62	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	5	6.94E-03
92	48.78	2.30	78	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	3	1.47E-02
93	48.60	5.36	321	LORRAINE	continental	Buissonnant	6	3.17E-03
94	48.56	5.41	335	LORRAINE	continental	Buissonnant	6	1.32E-02
95	47.62	6.18	282	FRANCHE-COMTE	continental	Buissonnant	5	2.27E-02
96	48.55	5.30	332	LORRAINE	continental	Buissonnant	6	6.33E-03
97	46.16	-1.15	9	POITOU-CHARENTE	atlantique	Zone humide	7	3.54E-02
98	47.70	-1.93	22	BRETAGNE	atlantique	Zone humide	6	4.42E-03
99	46.72	4.95	184	BOURGOGNE	continental	Buissonnant	7	3.40E-02
100	47.97	3.72	121	BOURGOGNE	continental	Buissonnant	7	2.14E-03
101	48.40	7.33	780	ALSACE	continental	Buissonnant	6	7.10E-03
102	47.48	6.36	279	FRANCHE-COMTE	continental	Buissonnant	7	1.16E-02
103	43.86	5.23	198	PROVENCE-ALPES-COTE-D'AZUR	méditerranéen	Buissonnant	4	6.71E-03
104	43.86	5.11	198	PROVENCE-ALPES-COTE-D'AZUR	méditerranéen	Buissonnant	3	7.53E-03
105	51.06	2.49	6	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	6	4.54E-03
106	48.62	4.71	121	CHAMPAGNE-ARDENNE	continental	Buissonnant	4	2.44E-02
107	43.67	4.63	4	PROVENCE-ALPES-COTE-D'AZUR	méditerranéen	Buissonnant	14	1.23E-02
108	48.90	6.05	214	LORRAINE	continental	Buissonnant	4	7.20E-03
109	47.24	-1.93	13	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Zone humide	8	2.05E-02
110	47.24	-1.93	13	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Zone humide	3	9.03E-03
111	43.60	4.21	2	LANGUEDOC-ROUSSILLON	méditerranéen	Zone humide	2	4.31E-02
112	49.01	2.98	71	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Zone humide	2	8.85E-04
113	48.82	7.79	148	ALSACE	continental	Buissonnant	4	2.31E-02
114	42.79	0.02	2026	MIDI-PYRENEES	alpin	Buissonnant	4	1.08E-02
115	48.78	-3.05	40	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	3	1.51E-02
116	45.85	1.13	292	LIMOUSIN	continental	Buissonnant	5	2.78E-03
117	51.01	2.29	4	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	4	1.53E-02
118	44.97	4.93	173	RHONE-ALPES	méditerranéen	Buissonnant	3	2.91E-04
119	50.95	1.95	4	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	5	1.80E-02
120	48.86	1.87	96	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	2	2.45E-03
121	48.51	5.31	357	CHAMPAGNE-ARDENNE	continental	Buissonnant	5	5.48E-03
122	44.01	-0.86	71	AQUITAINE	atlantique	Buissonnant	4	1.87E-02
123	44.01	-0.86	71	AQUITAINE	atlantique	Buissonnant	4	4.43E-03
124	47.40	-2.30	9	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	3	1.20E-02
125	47.40	-2.30	9	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	8	3.74E-02
126	48.33	2.74	86	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	3	2.59E-02
127	43.68	3.02	658	LANGUEDOC-ROUSSILLON	continental	Buissonnant	4	4.37E-03
128	50.78	2.28	4	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	4	9.82E-03
129	50.50	2.85	24	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	3	2.52E-03

130	47.96	-2.97	105	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	5	1.29E-02
131	42.99	-0.09	446	MIDI-PYRENEES	atlantique	Buissonnant	4	1.01E-02
132	49.97	2.13	66	PICARDIE	atlantique	Zone humide	3	5.28E-03
133	49.56	4.79	190	CHAMPAGNE-ARDENNE	continental	Zone humide	3	2.36E-03
134	43.81	1.44	173	MIDI-PYRENEES	atlantique	Buissonnant	3	1.56E-02
135	47.05	-1.99	12	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	3	4.51E-03
136	50.46	2.98	28	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	4	2.30E-03
137	45.73	5.49	250	RHONE-ALPES	continental	Buissonnant	3	1.39E-03
138	46.02	-1.05	3	POITOU-CHARENTE	atlantique	Buissonnant	11	1.55E-02
139	44.76	4.99	208	RHONE-ALPES	méditerranéen	Buissonnant	14	7.69E-03
140	46.38	2.30	406	LIMOUSIN	continental	Buissonnant	12	2.72E-02
141	46.83	1.71	152	CENTRE	atlantique	Buissonnant	4	2.82E-02
142	50.76	2.26	4	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	3	7.19E-02
143	50.76	2.26	4	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	2	NA
144	50.39	3.23	18	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	3	6.17E-03
145	50.39	3.23	18	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	3	3.42E-02
146	48.16	7.55	178	ALSACE	continental	Buissonnant	6	1.62E-02
147	45.90	-1.07	3	POITOU-CHARENTE	atlantique	Buissonnant	4	6.60E-03
148	48.07	-0.11	131	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	3	1.15E-03
149	47.68	-0.16	37	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Zone humide	7	3.65E-03
150	49.51	0.30	33	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	12	2.35E-02
151	49.50	0.36	23	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	8	3.17E-02
152	49.50	0.36	23	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	11	1.21E-02
153	49.51	0.41	52	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	8	2.50E-02
154	48.47	-5.07	25	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	9	1.13E-02
155	47.42	0.83	86	CENTRE	atlantique	Buissonnant	7	9.91E-03
156	48.86	1.87	96	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	8	2.21E-02
157	45.76	3.85	852	RHONE-ALPES	continental	Buissonnant	5	5.58E-02
158	48.86	1.87	96	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	3	1.75E-02
159	48.28	2.60	98	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	3	3.78E-03
160	49.37	0.69	129	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Buissonnant	3	1.25E-02
161	48.30	-0.11	133	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	3	5.34E-03
162	50.79	2.28	4	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	3	1.27E-03
163	47.59	-2.80	27	POITOU-CHARENTE	atlantique	Buissonnant	4	3.01E-02
164	48.72	-3.21	64	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	2	3.48E-03
165	48.10	-2.79	122	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	7	6.24E-02
166	48.10	-2.79	122	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	3	4.58E-03
167	48.78	2.01	166	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Zone humide	12	3.44E-02
168	47.82	-4.23	12	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	2	2.48E-02
169	48.77	-3.56	58	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	2	1.26E-02
170	48.78	2.01	166	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Zone humide	5	6.14E-02
171	44.68	-1.01	32	AQUITAINE	atlantique	Buissonnant	14	1.23E-02
172	49.49	0.45	37	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Zone humide	2	9.71E-03
173	43.80	5.07	280	PROVENCE-ALPES-COTE-D'AZUR	méditerranéen	Buissonnant	2	3.94E-02

174	48.72	1.96	145	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	8	3.28E-02
175	48.51	0.80	210	BASSE-NORMANDIE	atlantique	Buissonnant	11	2.14E-02
176	45.57	4.00	910	RHONE-ALPES	continental	Buissonnant	14	2.31E-02
177	47.03	4.76	365	BOURGOGNE	continental	Buissonnant	4	4.26E-03
178	50.89	1.66	47	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Zone humide	9	1.83E-02
179	47.22	4.37	434	BOURGOGNE	continental	Buissonnant	5	6.27E-03
180	42.55	9.43	121	CORSE	méditerranéen	Zone humide	3	2.22E-02
181	50.69	2.51	23	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	4	6.41E-03
182	47.34	6.08	344	FRANCHE-COMTE	continental	Buissonnant	13	1.46E-02
183	46.62	5.70	483	FRANCHE-COMTE	continental	Buissonnant	12	6.53E-03
184	47.30	5.81	247	FRANCHE-COMTE	continental	Buissonnant	14	1.03E-02
185	47.60	7.53	256	ALSACE	continental	Zone humide	13	1.29E-02
186	47.04	-1.64	11	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	6	1.13E-02
187	47.12	-1.63	13	PAYS-DE-LA-LOIRE	atlantique	Buissonnant	3	1.33E-05
188	44.74	5.55	1265	RHONE-ALPES	alpin	Buissonnant	10	2.65E-02
189	46.40	0.73	114	POITOU-CHARENTE	atlantique	Buissonnant	3	9.26E-03
190	48.96	0.94	147	HAUTE-NORMANDIE	atlantique	Buissonnant	4	5.47E-03
191	42.55	9.43	121	CORSE	méditerranéen	Zone humide	3	5.85E-04
192	47.04	5.44	195	FRANCHE-COMTE	continental	Buissonnant	8	9.66E-03
193	47.59	-2.90	7	BRETAGNE	atlantique	Buissonnant	4	6.47E-03
194	50.32	1.69	11	PICARDIE	atlantique	Zone humide	8	7.24E-03
195	50.32	1.69	11	PICARDIE	atlantique	Zone humide	6	8.79E-03
196	51.06	2.49	6	NORD-PAS-DE-CALAIS	atlantique	Buissonnant	5	1.08E-02
197	48.70	2.45	70	ILE-DE-FRANCE	atlantique	Buissonnant	3	1.09E-02

Manuscrit de la partie 1 pour soumission à « Ecology »

Running head: Climate drives bird survival synchrony

Title: Climate drives the high survival synchrony among temperate songbird

Authors: Ghislain Manon^{1,2}, Bonnet Timothée^{3,4}, Godeau Ugoline^{1,2,5}, Dehorter Olivier², Gimenez Olivier⁶, Henry Pierre-Yves^{1,2}

¹Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO UMR 7204), Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 43 rue Buffon, 75005 Paris, France.

²Mécanismes adaptatifs et évolution (MECADEV UMR 7179), Sorbonne Universités, CNRS, MNHN, 1, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France.

³Department of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University of Zurich, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Switzerland.

⁴Research School of Biology, The Australian National University, Canberra, Australia.

⁵IRSTEA, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-Sur-Vernisson, France.

⁶CEFE UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

Abstract

The evaluation of the temporal synchrony of survival between species is essential for a better understanding of the large-scale phenomena that affect bird populations. Synchrony among populations of birds has already been studied, but little is known about the underlying demographic mechanisms. Using a mark–recapture multi-species model, we investigated the intensity of adult local survival synchrony among 23 species of temperate songbirds at 254 sites in France over the period 1989-2014. We evaluated how climate variation contributed to synchronizing variation in survival among populations, and the proportion of temporal variance it explains. We found that 79% of the between-year variation was synchronous. Survival probabilities were sensitive to climate variation during the breeding period, with precipitations and temperatures acting in a non-additive way to explain 22% of the temporal variation. Winter climate variation affected also adult survival for sedentary or migratory species. North Atlantic Oscillation accounted for 18% of between-year variation for non-migratory or short migratory birds and Sahel Rainfall 41% for long-migratory birds. Overall, this study reveals the central role of large-scale climatic variation in shaping the high synchrony of bird survival at the scale of a country, and will help to better predict effects of climate on bird populations.

Keywords

Climate change ; demography ; common songbirds ; adult survival ; synchrony ; North Atlantic oscillation ; Sahel rainfall ; temperature ; precipitation ; constant effort ringing ; mark-recapture

Introduction

There is increasing evidence of the impact of climate change on populations at a large-scale (Marcel et al. 2003, Jiguet et al. 2010, Bost et al. 2015). Climate change occurs at a global scale and has the potential to synchronize between-species changes in bird population sizes at a large spatial scale (Lahoz-Monfort et al. 2011, Eberhart-Phillips et al. 2016). It is therefore essential to determine the extent to which population variation in a community of species are synchronous or asynchronous on a large scale.

Few studies have identified the demographic mechanisms explaining these large-scale synchronies of abundance fluctuations (Paradis et al. 1999, Robinson et al. 2013). Most studies exploring climate contribution on temporal synchrony of demographic parameters are based on just one or a small number of species and/or just one of a small number of sites or colony (Robinson et al. 2009, Grosbois et al. 2009, Papadatou et al. 2012, Schaub and Royle 2013, Cordes et al. 2015). By studying three breeding auk species on the Isle of May, Lahoz-Monfort et al. (2011) found, that most of the between-year variation of adult survival was synchronous between the three species, and the common climatic variation explained 26% of this synchrony. This synchrony is also found between distant sites of the same species explaining large-scale population dynamics: time variation of survival of three Scottish breeding colonies of Common Guillemots *Uria aalge* are for example highly correlated between individuals sharing the same winter areas (Reynolds et al. 2011). To gain a general understanding of the impacts of global environmental changes on populations, we need to go beyond local studies and work with a large number of species (Paradis et al. 2000) and a large spatial scope (Schaub et al. 2015). Common songbirds are excellent candidates for such a study as they have been the object of nation-wide, mark-recapture monitoring programs over the past decades (Robinson et al. 2009, Jiguet et al. 2012). Moreover, the life-history characteristics of songbirds make them prone to fast demographic responses to perturbations.

The influence of demographic and environmental stochasticity is known to decrease with increasing generation time (Saether et al. 2013). Common songbirds having a short generation time (Sæther & Bakke 2000), changes in demographic parameters will typically have a strong effect on population abundance. Even if for all bird species studied by Sæther & Bakke (2000), the mean elasticity of adult survival is larger than the mean elasticity of fecundity, the contribution of adult survival decreases for species with large clutch size like common songbirds. However, for those species with large population sizes, fluctuations in population dynamics are more driven by juvenile and adult survival than by recruitment (Saether et al. 2016). Adult survival is nevertheless pertinent to study, because juveniles disperse far more than adults (Paradis et al. 1999) and it is complicated to distinguish dispersal from local mortality (Sharp et al. 2008).

Two periods are critical for survival over the annual cycle of temperate songbirds: affording the cost of breeding and then surviving winter (Salewski *et al.* 2013). Former studies have shown that unfavourable climate during the breeding season influences at the same time reproductive success (Eglington et al. 2015) and costs of reproduction in adults (Öberg et al. 2015), by reducing foraging opportunities or food availability (Seward et al. 2013). For example, blue tit (*Cyanistes caeruleus*) survival of three different Mediterranean populations is related to indices of local temperature and precipitation in early summer (Grosbois et al. 2006). Winter is also a critical period for the maintenance of populations. Resident or short-distance migrant species are known to be sensitive to winter North Atlantic Oscillation (NAO) (Salewski et al. 2013): survival of five out of ten British resident passerine bird is better with positive NAO, corresponding to hot and wet winters (Robinson *et al.* 2007). Migratory species wintering in Western African, for their part, respond to Sahel rainfall variation (Barbet-Massin et al. 2009). Greater Sahel rainfall is associated with better primary production, which promotes

insect abundance and allows higher songbird survival on wintering grounds (Salewski et al. 2013).

In this study, we analysed mark-recapture data of the 23 most-captured species of temperate songbirds from the French Constant bird banding Effort Sites (CES) scheme, over the period 1989-2014. The aim of this study is (i) to estimate the annual between-species synchrony in adult local survival by partitioning variance in between-year variation that is common to all species and between-year variation that differs between species (ii) to determine whether local spring climate (interaction of precipitations and temperature) or large-scale winter-climate like North Atlantic Oscillation or Sahel Rainfall could account for between-year variation in adult survival and, thereby, act as synchronising parameters, and (iii) to quantify the part of between-year variance of survival explained by each of this climate variables.

Methods

Study site and species

Mark-recapture data to document annual survival and recapture probabilities were collected by volunteer bird ringers under the French Constant-Effort-Site (CES) banding scheme (Julliard and Jiguet 2002) over the period 1989-2014 (Robinson *et al.*, 2009). The aim of this scheme is to document the basic demographic processes that drive local population dynamics of common songbirds in France (Julliard 2004). At each CES site, the local bird community is sampled 3.5 ± 1.2 SD times per breeding season, (first session in May 18 ± 13 days) and July (last session in July 5 ± 12 days), with 15 ± 9 mist nets (12-m long), spread over an area of *ca.* three hectares (four to five mist nets per hectare). A capture session typically starts at dawn, and lasts until midday (although some sites start operating in the late afternoon of the previous day). For every given site, the number, dates and hours of capture sessions, as well as the mist net locations, are held constant across sessions and years. Sites are monitored for an average of $six \pm four$ years.

Sites are typically located in low canopy habitats such as shrub lands, open woodlands and reed beds, where birds are easily trapped with 3.5-m high mist nets. Reed bed CES sites were numerous enough to be analysed only after 2001, reducing the temporal coverage for wetland species. Each captured bird is marked with a metal ring bearing a unique identifier, identified at the species level, aged (juvenile or adult), sexed (Svensson 1992), and released at the point of capture. All recaptures of marked individuals are recorded. We chose for the analysis only species adapted to the sampled habitat, and thus suppressed those that frequent the upper tree strata or the open environments (fields for example). To estimate robust survival rates, for every site we retained only those species with at least five individuals captured per year on average. Overall, our mark-recapture dataset consists of 86,707 adults generated 25,337 inter-annual recapture data from 23 species (see Appendix S1) and 254 sites, over a period of 25 years (Dehorter and CRBPO 2014).

Bayesian survival data analysis

We analysed mark-recapture history of individual birds with species- and time-dependent Cormack-Jolly-Seber models (Lebreton *et al*, 1992) to estimate survival and recapture probabilities. Inter-annual adult apparent survival probability ϕ (ϕ) is the probability that a bird alive in year (t) is still alive and present in the same CES site in year ($t + 1$). The recapture probability (p) is the probability that a bird alive and present in the same CES site where it was formerly captured (year ($t-1$) or before) is recaptured in year (t).

We built a Bayesian formulation of the CJS model applying a Markov Chain Monte Carlo (MCMC) sampling procedure (Gilks *et al*, 1995) implemented in JAGS (Plummer 2003) called from R (R Core Team 2015) using the R-package R2jags (Su & Yajima 2015). We chose weakly informative normal priors for all parameters. Details on specification of prior distributions for the parameters are provided in supplementary Appendix S2: Table S1.

Convergence was considered to be satisfactory when $R\text{-hat} < 1.1$ for all parameters (Brooks and Gelman 2012). We run three chains of 50,000 iterations for posterior estimations, with a burn-in of 10,000 iterations and a thinning rate of 10. Goodness-of-fit tests for the general group-by-time-dependent CJS model were run with program U-CARE (Choquet *et al.*, 2009) considering each species separately. We found a strong transient effect for almost all species, which we attributed to the presence of transients individuals (see Appendix S3: Table S1). Passerine data often contain transients individuals that are only captured once and, thus, have zero survival probability after initial capture (Buckland and Baillie 1987). To alleviate the negative bias on survival estimates induced by transients, we used the method of Pradel *et al.*, (1997) and distinguished survival of adults caught more than one year (resident birds) from survival of those caught only a single year (mixture in unknown proportion of resident birds at first capture and transients).

Adjustment variables

Local survival and recapture probabilities were also adjusted for (i) sex-dependency (Amrhein *et al.*, 2012), (ii) species-specificities (23 species), and (iii) site-specificities (Julliard *et al.*, 2004). We considered three classes of sex: male, female and unknown. The unknown class is used for species with no obvious sexual dimorphism and corresponds to individuals that are not sexed, or sexed multiple times with inconsistent outcomes (Appendix S1, Table S1). To account for recapture heterogeneity, pooling within- and between-site sources of individual heterogeneity, we created an individual recapture heterogeneity index, computed from the total number of captures per year of each individual, which was used as an individual covariate, assuming a linear relationship between inter-individual difference in ϕ and p and the index. When a CES site was not monitored on a given year, the corresponding recapture probability was fixed to 0 in order not to bias downward the recapture probability on all other sites (which could then bias the estimation of survival probability).

Temporal synchrony in survival across species

To quantify the inter-annual synchrony in survival probability variation across species, we followed the framework of Grosbois *et al.* (2009). Between-year variance in survival probability is modelled using two complementary random parameters: a year random term (σ_{δ}^2) that quantifies the amount of between-year variation that is common to all species, across all sites (synchronous, national-scale inter-annual variation) and a year-by-species random term (σ_{ϵ}^2) that quantifies the between-year variation that differs between species (asynchronous, national-scale inter-annual variation). From estimates of σ_{δ}^2 and σ_{ϵ}^2 , we calculate a between-species intra-class correlation (ICC) of temporal variation to quantify nation-wide, between-year synchrony in adult survival across species, defined as (Grosbois *et al.* 2009):

$$ICC = \frac{\sigma_{\delta}^2}{\sigma_{\delta}^2 + \sigma_{\epsilon}^2}.$$

Climatic factors

Daily mean temperature and daily sum precipitation from the E-OBS meteorological dataset (Haylock *et al.*, 2008) were annually averaged per site during the breeding period (from April to July), with a 0.25° pixel resolution using the R-package climateExtract (available at <https://github.com/RetoSchmucki>).

For sedentary or short-distance migrant species mainly wintering in France and the western Mediterranean region (see Appendix 1, Cramp & Brooks, 1992), we hypothesised that the North Atlantic Oscillation (NAO) during winter could satisfactorily index winter harshness over the wintering region (Salewski *et al.*, 2013). A positive value of NAO indicates a relatively warm and wet winter in Western Europe, while a negative value indicates a cold and dry winter (data obtained from <http://www.cru.uea.ac.uk/~timo/datapages/naoi.htm>). Nearly all long-distance migratory species in the present study winter south of African Sahel (see Appendix 1, Cramp

& Brooks, 1992). Hence, we relied on the summer mean Sahel rainfall (SR) from July to September, (Grosbois *et al.*, 2006; Sanderson *et al.*, 2006; Barbet-Massin *et al.*, 2009) to index wintering conditions for long-distance migratory species (data obtained from http://research.jisao.washington.edu/data_sets/sahel/). The Marsh Warbler winters in Eastern Africa (Cramp and Brooks 1992), and was therefore excluded for the modelling of the effect of winter climate variables. We did not attempt to identify the effects of weather during migration and/or moulting on survival because these two phases of the life cycle are too loosely defined in time and space to be readily analysed at a multispecies, multi-year, country-wide level (Grosbois *et al.* 2006), and we chose to focus on the most commonly used variables.

For each climatic factors, annual anomalies were computed as the difference between the local value of a given year and the local value averaged from 1989 to 2013 and standardised by the global standard deviation.

Climate effects on survival and part of annual variance explain by climate

We extracted male non-transient survival from the mark-recapture model for each species and each year. We did not use survivals on the first and last years of the study: they appeared to be poorly estimated, possibly due to, respectively, a low number of sampled sites on the first year, and a lack of data (not yet up-to-date in the database) on the last year. We independently tested meaningful combinaison of parameters for NAO, SR and the interaction between precipitation and temperatures, for linear or quadratic effects with linear model corrected for a species effect and including a potential interaction between species and climate by model selection using the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) (Burnham and Anderson 2004). To derive parameter estimates and confidence intervals, we used model averaging based on the AICc weight of each model (wAICc, Burnham *et al.* 2002). For each model selection (NAO, SR and spring factors), we average all models within 10 AICc units of the most parsimonious model (i.e., with the lowest AICc) using the R-package MuMIn (Bartoń 2013).

Estimates from the most parsimonious model only are also presented in the Appendix S5: Table S1. For each parameters, sum of wAICc were used to determine the relative strength of support of the effect (Buckland et al. 1997).

The part of annual variance in survival explain by climate is estimated using the method describe in Grosbois et al. (2008). Using survivals previously extracted from the mark-recapture model, we compared the variance (σ^2) of the random year effects of two GLMM using the R-package lme4 (Bates et al. 2015): (i) a “null” model, with only a fix species effects and a random year effect (ii) a “climate” model, including in addition climatic factors as define in the best model. We therefore estimate the part of annual variance explain by climate as:

$$R^2 = 1 - \frac{\sigma^2(year)_{climate}}{\sigma^2(year)_{null}}$$

Results

Between species temporal synchrony of survival

Inter-annual variation in adult local survival probabilities was largely synchronous across the 23 studies species, at national level (Fig.1). The variance of the year random term is much higher ($\sigma^2_{\delta}=0.97$, 95% credible interval [0.71, 1.34]) than the residual variance of the year by species random term ($\sigma^2_{\varepsilon}=0.25$, [0.21, 0.30]). The ICC was therefore very high: 79% [77%, 82%] of the temporal variance in survival probability is common to all species. This also implies that only 21% [18%, 23%] of temporal fluctuations of survival probabilities were species-specific. This ICC estimate was robust to the uneven contributions of species to the mark-recapture dataset (Appendix S6).

Climate effects on annual, local adult survival

Survival depended on a quadratic interactive effect between mean precipitations and mean temperatures over the breeding period (Tables 1 and 2). Survival was maximal when

precipitations were average (anomalies close from 0) and temperatures were relatively low (negative anomalies), and minimal either when both precipitations and temperatures were relatively low, or when precipitations were normal but temperature was high (Fig.2). Spring temperatures and precipitations anomalies explained 22% of the total between-year variance in annual survival (Table 2).

Survival also depended on climatic conditions on the wintering grounds. For the 15 resident or short-distance migratory species, NAO had a linear positive effect on annual survival (Table 18 and 2): the hotter and wetter the winter, the higher the survival (Fig.3). For the seven trans-Saharan migrants, Sahel rainfall had a quadratic effect on survival (Tables 1 and 2). Survival was maximal for low Sahel rainfall (negative anomalies) and average otherwise (anomalies close from zero or positive anomalies; Fig.4). The effects of NAO and Sahel rainfall anomalies accounted respectively for 18% and 41% of total between-year variance in annual survival (Table 2).

Non interaction between species identity and a climatic variable (NAO, Sahel Rainfall or spring temperatures and precipitations) were significant ($\Delta AICc > 8$, Appendix S7, Table S1).

In each case, sum of wAICc (Appendix S7, Fig. S1) provided strong support for the effect of selected climatic variables (> 0.99), and for the exclusion of models including interaction terms between species and climatic variables (< 0.02).

Discussion

Common songbirds presented a very strong synchrony of inter-annual survival variation across species: 79% of between-year variance of survival was independent of species identity. All the 23 species studied here therefore have very similar variation of survival from one year to the next. This result is all the more surprising given that these species are quite different on various points that may be of importance concerning survival: they exhibit the whole gradient of

migratory strategy (from resident to trans-Saharan migration), they occupy different habitats, they slightly differ in body mass and they rely on different food resources (Appendix S1: Table S1). A synchrony of variation of adult survival, even high, is not necessarily sufficient to have a synchrony of variation of abundances. Synchrony in populations could be determined also by species characteristics like thermal range (Jiguet et al. 2006), abundance of each species (Paradis et al. 1999), other demographic mechanisms, like dispersion (Lande et al. 1999, Saether et al. 2007) or productivity (Schaub et al. 2015).

Environmental disturbance at large spatial scale (the Moran effect), could explain this between species synchrony. As expected, both winter and spring climatic conditions, largely drove between-year fluctuations in survival. In addition, these climate effects could be considered as common to most species, since species-by-climate terms did not receive statistical support. Large-scale climate variation is therefore a major source of survival synchronization across common, songbird species, at the country-level.

Spring climate (breeding season) similarly affected the adult survival of the 23 studied species. Survival probabilities were highest for mean precipitations and relatively low temperatures (for example in 1997 in Fig. 1, 2, see Appendix S4: Fig. S1, S2), which is synonymous with a good net primary production and therefore better food availability (Yom-Tov and Geffen 2011). Very few studies have shown the influence of the spring climate on adult survival. By studying only local precipitations (and not temperatures) effect, Salewski et al. (2013) did not find any effect of breeding season climate while analysing similar data for seven species also included in the present study. The climate to which the adult songbirds are exposed during the four months of breeding therefore affects survival of these individuals over the whole annual life cycle. The breeding period requires a significant energy investment for parents, especially for food provisioning for their chicks (Sanz et al. 2003). Low food abundance forces parents to increase foraging effort, resulting in a costly, high metabolic effort (Thomas et al. 2001, Durant

et al. 2007), potentially associated with increased exposure to predators (Low et al. 2010). Adults would also face a trade-off between provisioning food to their offspring and securing their own survival prospect (Markman et al. 2002). Note that the two ‘drought’ years (high temperatures combined with low precipitations; i.e. 2003 and 2006, see Fig. 2 and Appendix S4: Fig. S1, S2) were followed by particularly high survival rates. Even if there is an optimal climatic niche, shaped by the interaction between precipitation and temperature, extreme climatic episodes such as heat waves could be beneficial for adult survival. Species with wide thermal ranges like common songbirds are known to be able to face extreme high temperature like in 2003 (Jiguet et al. 2006). These extreme conditions would have favoured a high primary production occurring earlier (Schwartz et al. 2006), increasing food availability for birds, and reducing the cost of reproduction. Extreme events expected to be more frequent and intense with climate change could be factors of strengthening synchrony (with less mortality in case of heat wave) between species.

Winter conditions over Western Europe affected the annual survival of the 15 sedentary or short-range migratory species. Adult survival was highest during warm and humid winters (i.e. positive winter NAO values). Five out of the 10 species studied by Robinson et al. (2007), exhibited a similar dependency of adult survival on NAO, while four species showed the opposite dependency. Salewski et al. (2013) also observed the same effect for the Dunnock, but not for the Common Chiffchaff, the Reed Bunting or the Blackbird. However, our study has the advantage of combining data from all species in a single model, a wider dataset allowing better estimations of the different model parameters, improving the precision of adult survival estimates and justifying greater confidence in our results than previous studies. The survival of adult birds wintering in Europe is therefore sensitive to the NAO, a large-scale climatic variable, with hot and humid winters favouring this survival. Winter conditions also affected the survival the seven trans-Saharan migratory species. Survival increased with Sahel Rainfall for negative

Sahel Rainfall anomalies, and appeared independent of positive anomalies (Fig. 4). This negative effect of Sahel rainfall was unexpected, as most former studies documented a positive, instead of negative, effect on annual survival. For instance, the survival of Eurasian reed warblers and willow warblers (Salewski et al. 2013), and sedge warblers (Peach et al. 2008), increase with Sahel rainfall. It is assumed that migratory species survive better in the case of heavy precipitation in the Sahel, because the increase of this rainfall is associated with better primary productivity and therefore greater insect abundance in the African savannah, an important source of food for wintering birds (Cheke & Holt 1993, Camberlin et al., 2007). However, the study period, and associated range of variation of Sahel rainfall, differed between our study and the studies of Peach et al.(2008; 1963 to 1988) and Salewski et al. (2013; 1972 to 2005). During these two periods, the Sahel region suffered from critical drought that negatively affected the survival of trans-Saharan migrants (see Appendix S4: Fig. S4). Sahel Rainfall values were indeed very low and almost always negative (respectively median = -1.19 and -1.24, min = -3.38, max = 1.38 and 1.54 cm/month) compare to the ones obtained during our studies with higher values (median = -0.94, min = -2.41, max = 1.54 cm/month), and no years with very low values. They so do not characterise the same climatic phenomena, explaining the difference adult survival answer.

The part of annual survival explained by climate variation is consequential, from 18 to 40% depending on the climatic variable. These proportions of variances are markedly higher than those estimated by Salewski et al. (2013), for example: 8.5% for the effect of NAO on the survival of Central Europe Dunnocks, or 7.2% for Sahel Rainfall on the Eurasian Reed Warbler survival. However, despite the strong synchrony between species, climate explains only a part of the temporal variance. It would be expected that weather anomalies, which are the same for all species, account for a cause of synchrony (Koenig 2002) and so explain a greater part of temporal variance. Climatic conditions are probably difficult to summarize just by the use of

simple variables such as average temperatures or precipitation. Climate is a complex set of several interacting variables that could affect survival, such as number of frost days, snow cover, drought (Robinson et al., 2007), days of rain, number of consecutive days of rain, or even the number of days with heavy rainfall (Öberg et al., 2015). Furthermore, large-scale indices like NAO are approximations of the exact climatic factors that locally induce mortality (Grosbois et al. 2008). Therefore, such large scale climatic indices can quantify the resulting effects of climate, but may be inappropriate to identify the causal mechanisms linking local climate to bird survival. For our study species and populations, we do not know exactly where our study species and populations spend winter. As a result, we could not defined local climatic variables to document more precisely the experienced winter climatic conditions. Climatic effect could also be reduced by adjusting spring migration phenology (Saino et al. 2004, Moussus et al. 2011) to weather conditions, reducing the impact of unfavourable conditions for survival (Robinson et al., 2009). Whatever the season, climate could have an indirect effect on survival by modifying primary plant production and thus food availability, whether of plant origin, like quantity of seeds in winter for non-migratory species (Perdeck et al. 2000) or animal, with insects: an experimental food supplementation of Northern Wheatears during breeding period increases adult survival by 5% (Seward et al. 2013).

To our knowledge, our study is the first to highlight adult survival synchrony of 23 species of common songbird at a country-scale. Large-scale climate variation, during winter or breeding period, contribute to explain a consequent part of this between-specie synchrony. This study may help to better predict climate effect on bird populations at a large spatial-scale.

Acknowledgements

We are grateful to the 378 ringers for collecting the data, to CRBPO team for coordination of banding data, to Christian Vansteenwegen, and Romain Julliard for past scheme coordination, to Frédéric Jiguet, Nicolas Dubos, Alexandre Robert and Isabelle Le Viol for inspiring

discussions, to Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle and Ministère de l'Environnement, du Développement Durable et de l'Energie for continuous financial support to the STOC Capture scheme, and to Région Nord-Pas de Calais and Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité for funding the DEMOSPACE research project and the French Agence Nationale de la Recherche (grant ANR-16-CE02-0007) for funding.

References

- Amrhein, V., B. Scaar, M. Baumann, N. Minéry, J.-P. Binnert, and F. Korner-Nievergelt. 2012. Estimating adult sex ratios from bird mist netting data. *Methods in Ecology and Evolution* 3:713–720.
- Barbet-Massin, M., B. a. Walther, W. Thuiller, C. Rahbek, and F. Jiguet. 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaeartic migrant passerines. *Biology Letters* 5:248–251.
- Bartoń, K. 2013. {MuMIn}: multi-model inference, {R} package version 1.9.13.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Bost, C. a., C. Cotté, P. Terray, C. Barbraud, C. Bon, K. Delord, O. Gimenez, Y. Handrich, Y. Naito, C. Guinet, and H. Weimerskirch. 2015. Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nature Communications* 6:8220.
- Brooks, S. P., and A. Gelman. 2012. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7:434–435.
- Buckland, S. T., and S. R. Baillie. 1987. Estimating bird survival rates from organised mist-netting programmes.pdf. *Acta Ornithologica* 23:89–100.

- Buckland, S. T., K. P. Burnham, and N. H. Augustin. 1997. Model Selection: An Integral Part of Inference. *Biometrics* 53:603.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33:261–304.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, and K. P. Burnham. 2002. Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach. Springer.
- Choquet, R., J. D. Lebreton, O. Gimenez, A. M. Reboulet, and R. Pradel. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Cordes, L. S., H. E. Hedworth, D. Cabot, M. Cassidy, and P. M. Thompson. 2015. Parallel declines in survival of adult Northern Fulmars *Fulmarus glacialis* at colonies in Scotland and Ireland. *Ibis* 157:631–636.
- Cramp, S., and D. J. Brooks. 1992. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic, vol. VI. Warblers. Oxford University Press, Oxford.
- Dehorter, O., and CRBPO. 2014. Base de données de baguage et déplacements d’oiseaux de France / Bird ringing and movement database for France. <http://crbpo.mnhn.fr/>.
- Durant, J. M., D. Hjermann, G. Ottersen, and N. C. Stenseth. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33:271–283.
- Eberhart-Phillips, L. J., B. R. Hudgens, and M. A. Colwell. 2016. Spatial synchrony of a threatened shorebird: Regional roles of climate, dispersal and management. *Bird Conservation International* 26:119–135.

- Eglington, S. M., R. Julliard, G. Gargallo, H. P. van der Jeugd, J. W. Pearce-Higgins, S. R. Baillie, and R. A. Robinson. 2015. Latitudinal gradients in the productivity of European migrant warblers have not shifted northwards during a period of climate change. *Global Ecology and Biogeography* 24:427–436.
- Gilks, W. R., S. Richardson, and D. Spiegelhalter. 1995. Markov Chain Monte Carlo in Practice. Page (CRC Press, Ed.). CRC Press.
- Grosbois, V., O. Gimenez, J. M. Gaillard, R. Pradel, C. Barbraud, J. Clobert, a P. Møller, and H. Weimerskirch. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 83:357–99.
- Grosbois, V., M. P. Harris, T. Anker-Nilssen, R. H. Mccleery, D. N. Shaw, B. J. T. Morgan, O. Gimenez, S. J. Bonner, R. King, R. A. Parker, S. P. Brooks, L. E. Jamieson, V. Grosbois, B. J. T. Morgan, and L. Thomas. 2009. Modeling survival at multi-population scales using mark-recapture data. *Ecology* 90:2922–32.
- Grosbois, V., P.-Y. Henry, J. Blondel, P. Perret, J.-D. Lebreton, D. W. Thomas, and M. M. Lambrechts. 2006. Climate impacts on Mediterranean blue tit survival: an investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology* 12:2235–2249.
- Jiguet, F., V. Devictor, R. Julliard, and D. Couvet. 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* 44:58–66.
- Jiguet, F., R. D. Gregory, V. Devictor, R. E. Green, P. Vořšek, A. Van Strien, and D. Couvet. 2010. Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology* 16:497–505.
- Jiguet, F., R. Julliard, C. D. Thomas, O. Dehorter, S. E. Newson, and D. Couvet. 2006.

- Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters* 9:1321–1330.
- Julliard, R. 2004. Estimating the contribution of survival and recruitment to large scale population dynamics. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:417–426.
- Julliard, R., and F. Jiguet. 2002. Un suivi intégré des populations d’oiseaux communs en France. *Alauda* 70:137–147.
- Julliard, R., F. Jiguet, and D. Couvet. 2004. Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 271 Suppl:S490–S492.
- Koenig, W. D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* 25:283–288.
- Lahoz-Monfort, J. J., B. J. T. Morgan, M. P. Harris, S. Wanless, and S. N. Freeman. 2011. A capture-recapture model for exploring multi-species synchrony in survival. *Methods in Ecology and Evolution* 2:116–124.
- Lande, R., S. Engen, and B.-E. Saether. 1999. Spatial Scale of Population Synchrony: Environmental Correlation versus Dispersal and Density Regulation. *The American naturalist* 154:271–281.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67–118.
- Low, M., D. Arlt, S. Eggers, and T. Pärt. 2010. Habitat-specific differences in adult survival rates and its links to parental workload and on-nest predation. *Journal of Animal Ecology* 79:214–224.

- Marcel, E. V., F. Adriaensen, J. H. van Balen, J. Blondel, a. a. Dhondt, S. van Dongen, D. F. Chris, E. V. Ivankina, a. B. Kerimov, J. de Laet, E. Matthysen, R. McCleery, M. Orell, and D. L. Thomson. 2003. Variable responses to large-scale climate change in European *Parus* populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:367–372.
- Markman, S., B. Pinshow, and J. Wright. 2002. The manipulation of food resources reveals sex-specific trade-offs between parental self-feeding and offspring care. *Proceedings. Biological sciences* 269:1931–8.
- Moussus, J.-P., J. Clavel, F. Jiguet, and R. Julliard. 2011. Which are the phenologically flexible species? A case study with common passerine birds. *Oikos* 120:991–998.
- Öberg, M., D. Arlt, T. Pärt, A. T. Laugen, S. Eggers, and M. Low. 2015. Rainfall during parental care reduces reproductive and survival components of fitness in a passerine bird. *Ecology and Evolution* 5:345–356.
- Papadatou, E., R. Pradel, M. Schaub, D. Dolch, H. Geiger, C. Ibañez, G. Kerth, A. Popa-Lisseanu, W. Schorcht, J. Teubner, and O. Gimenez. 2012. Comparing survival among species with imperfect detection using multilevel analysis of mark-recapture data: a case study on bats. *Ecography* 35:153–161.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, and R. D. Gregory. 1999. Dispersal and spatial scale affect synchrony in spatial population dynamics. *Ecology Letters* 2:114–120.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, and R. D. Gregory. 2000. Spatial synchrony in populations of birds: Effects of habitat, population trend, and spatial scale. *Ecology* 81:2112–2125.
- Perdeck, A. C., M. E. Visser, and J. H. Van Balen. 2000. Great tit *Parus* major survival and

- the beech-crop cycle. *Ardea* 88:99–106.
- Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling.
- Pradel, R., J. E. Hines, J.-D. D. Lebreton, and J. D. Nichols. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* 53:60–72.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reynolds, T. J., M. P. Harris, R. King, R. L. Swann, D. C. Jardine, M. Frederiksen, and S. Wanless. 2011. Among-colony synchrony in the survival of Common Guillemots *Uria aalge* reflects shared wintering areas. *Ibis* 153:818–831.
- Robertson, G. S., M. Bolton, P. Morrison, P. Monaghan, and G. Davoren. 2015. Variation in Population Synchrony in a Multi-Species Seabird Community: Response to Changes in Predator Abundance. *PloS one* 10:e0131543.
- Robinson, J. P. W., M. Dornelas, and A. F. Ojanguren. 2013. Interspecific synchrony of seabird population growth rate and breeding success. *Ecology and Evolution* 3:2013–9.
- Robinson, R. a., S. R. Baillie, and H. Q. P. Crick. 2007. Weather-dependent survival: Implications of climate change for passerine population processes. *Ibis* 149:357–364.
- Robinson, R. A., R. Julliard, and J. F. Saracco. 2009. Constant effort: Studying avian population processes using standardised ringing. *Ringing & Migration* 24:199–204.
- Saether, B.-E., and Ø. Bakke. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81:642–653.
- Saether, B.-E., T. Coulson, V. Grøtan, S. Engen, R. Altwegg, K. B. Armitage, C. Barbraud, P.

- H. Becker, D. T. Blumstein, F. S. Dobson, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, A. Jenkins, C. Jones, M. A. C. Nicoll, K. Norris, M. K. Oli, A. Ozgul, and H. Weimerskirch. 2013. How life history influences population dynamics in fluctuating environments. *American Naturalist* 182:743–759.
- Saether, B.-E., S. Engen, V. Grøtan, W. Fiedler, E. Matthysen, M. E. Visser, J. Wright, A. P. Møller, F. Adriaensen, H. Van Balen, D. Balmer, M. C. Mainwaring, R. H. McCleery, M. Pampus, and W. Winkel. 2007. The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of great tit and blue tit populations. *Journal of Animal Ecology* 76:315–325.
- Saether, B.-E., V. Grøtan, S. Engen, T. Coulson, P. R. Grant, M. E. Visser, J. E. Brommer, B. R. Grant, L. Gustafsson, B. J. Hatchwell, K. Jerstad, and P. Karell. 2016. Demographic routes to variability and regulation in bird populations. *Nature communications* 7:1–8.
- Saino, N., T. Szép, M. Romano, D. Rubolini, F. Spina, and A. P. Møller. 2004. Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7:21–25.
- Salewski, V., W. M. Hochachka, and W. Fiedler. 2013. Multiple weather factors affect apparent survival of European passerine birds. *PloS one* 8:e59110.
- Sanderson, F. J., P. F. Donald, D. J. Pain, I. J. Burfield, and F. P. J. van Bommel. 2006. Long-term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. *Biological Conservation* 131:93–105.
- Sanz, J. J., J. Potti, J. Moreno, S. Merino, and O. Frías. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9:461–472.

- Schaub, M., J. von Hirschheydt, and M. U. Gruebler. 2015. Differential contribution of demographic rate synchrony to population synchrony in barn swallows. *Journal of Animal Ecology* 84:1530–1541.
- Schaub, M., and J. A. Royle. 2013. Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack-Jolly-Seber models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1316–1326.
- Schwartz, M. D., R. Ahas, and A. Aasa. 2006. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology* 12:343–351.
- Seward, A. M., C. M. Beale, L. Gilbert, T. H. Jones, R. J. Thomas, T. H. Jones, and R. J. Thomas. 2013. The impact of increased food availability on survival of a long-distance migratory bird. *Ecology* 94:221–230.
- Sharp, S. P., M. Simeoni, and B. J. Hatchwell. 2008. Dispersal of sibling coalitions promotes helping among immigrants in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:2125–2130.
- Su, Y.-S., and M. Yajima. 2015. R2jags : using R ton Run “JAGS.”
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. Stockholm.
- Thomas, D. W., J. Blondel, P. Perret, M. M. Lambrechts, and J. R. Speakman. 2001. Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science* 291:2598–2600.
- Yom-Tov, Y., and E. Geffen. 2011. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: Probable causes and pitfalls. *Biological Reviews* 86:531–541.

Figure legends

Figure 1 Inter-annual fluctuations of local survival probabilities by species for adult male non-transient individuals. Estimates were obtained independently for each species from a model with fully time-dependent survival.

Figure 2 Dependency of yearly survival of non-transient adult male Eurasian blackcap on spring precipitations and temperature anomalies (shades of gray). The estimates obtained from the mark-recapture model are shown (black text), the two values at the top left of the figure correspond to the years of ‘droughts’ 2003 and 2006. The estimates of the precipitations and temperatures effects are provided Table 2. Results are presented for one species for an example, differences between species being additive, the effect of the climatic variable is identical to all studies species. The white areas correspond to a lack of data.

Figure 3 Influence of western Europe winter conditions, indexed by North Atlantic Oscillation on yearly, annual survival of non-transient adult male Eurasian blackcap (symbols: model-based estimates; black line: linear regression, see Table 2; dotted lines: 95% pointwise credible intervals for regression line). Results are presented for one species for an example, differences between species being additive, the effect of the climatic variable is identical to all studies species.

Figure 4 Influence of south of African Sahel winter conditions, indexed by Sahel rainfalls anomalies on yearly, annual survival of non-transient adult male of Common nightingale (symbols: model-based estimates; black line: linear regression, see Table 2; dotted lines: 95% pointwise credible intervals for regression line). Results are presented for one species for an example, differences between species being additive, the effect of the climatic variable is identical to all studies species.

FIG. 1

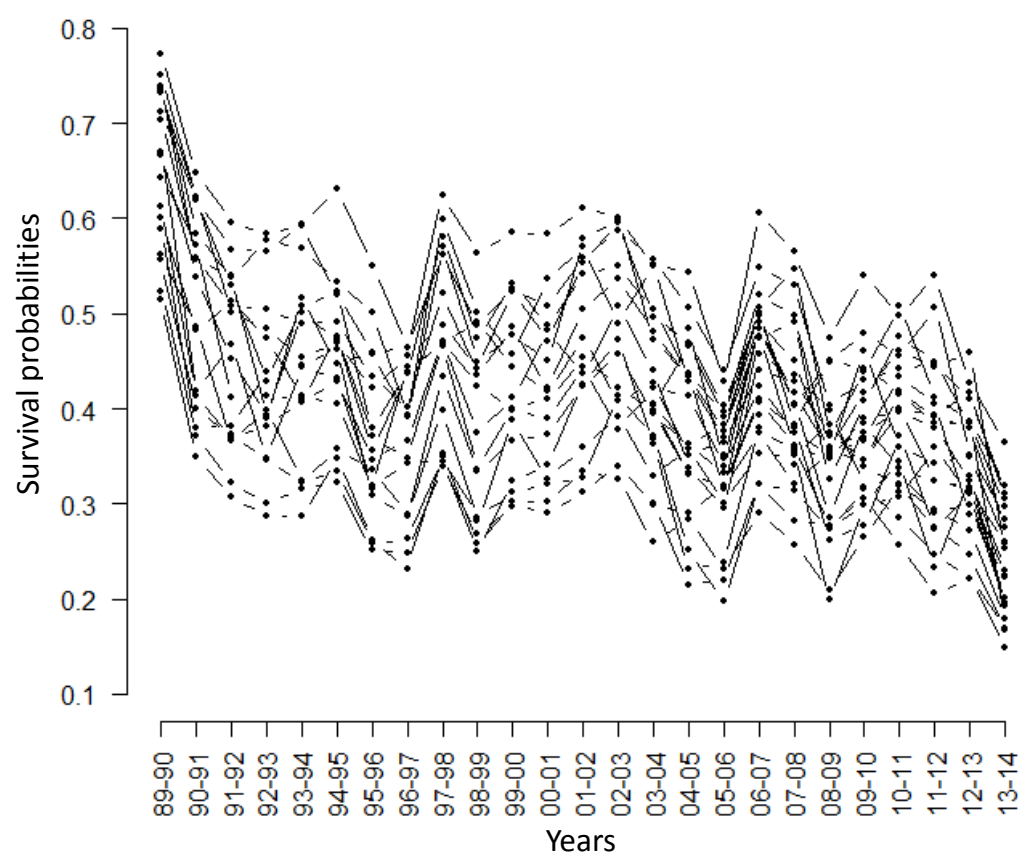


FIG. 2

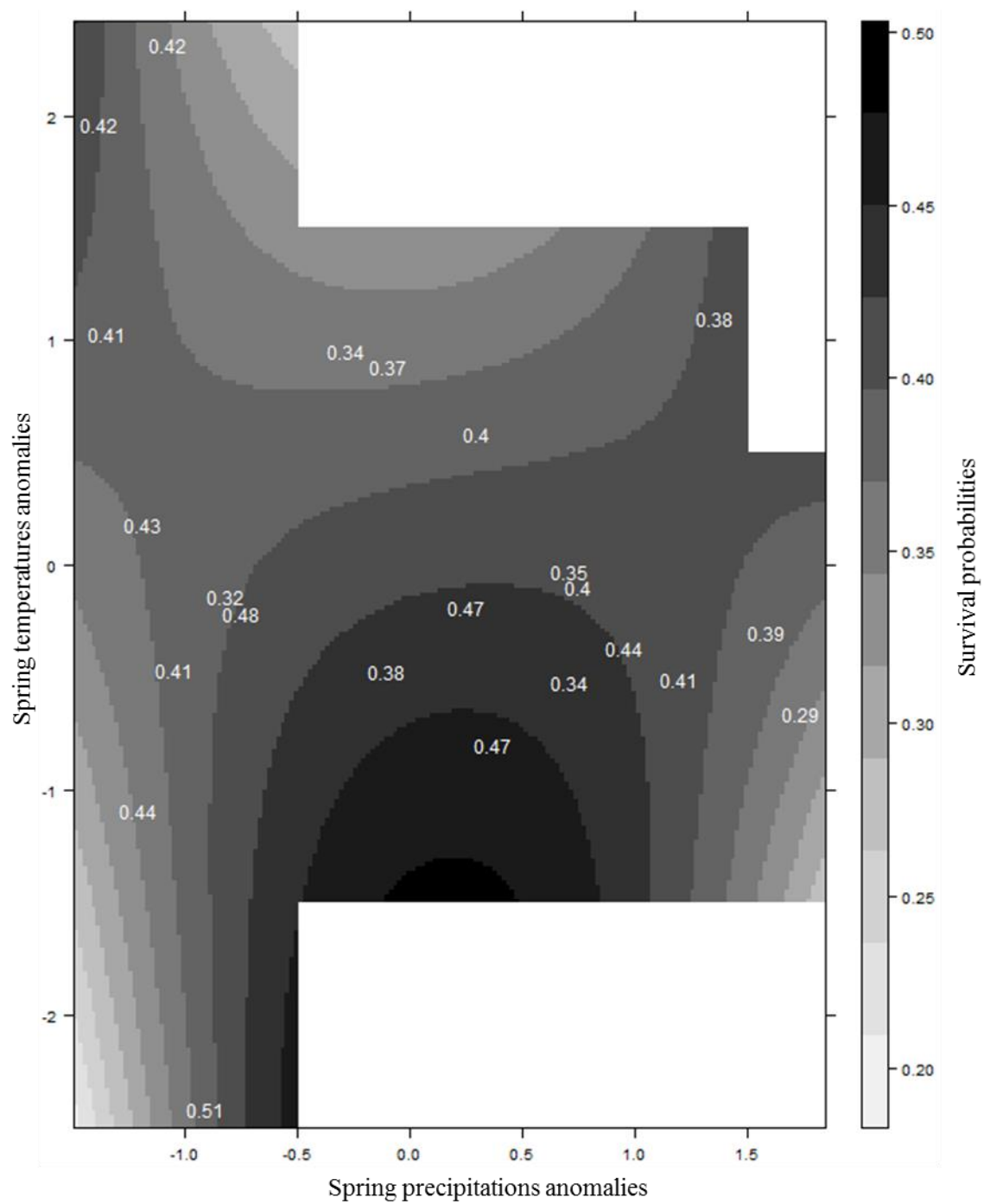


FIG. 3

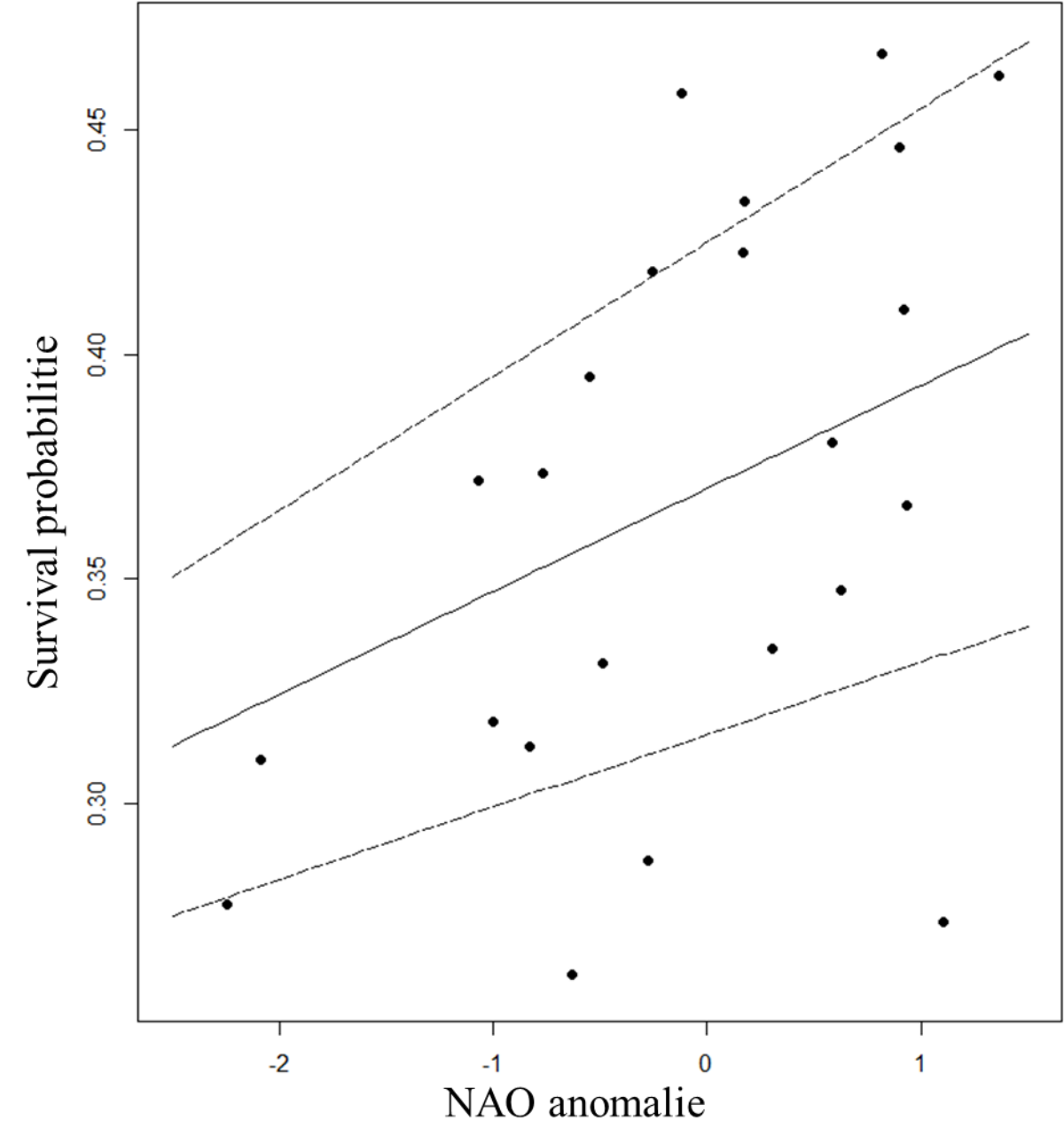


FIG. 4

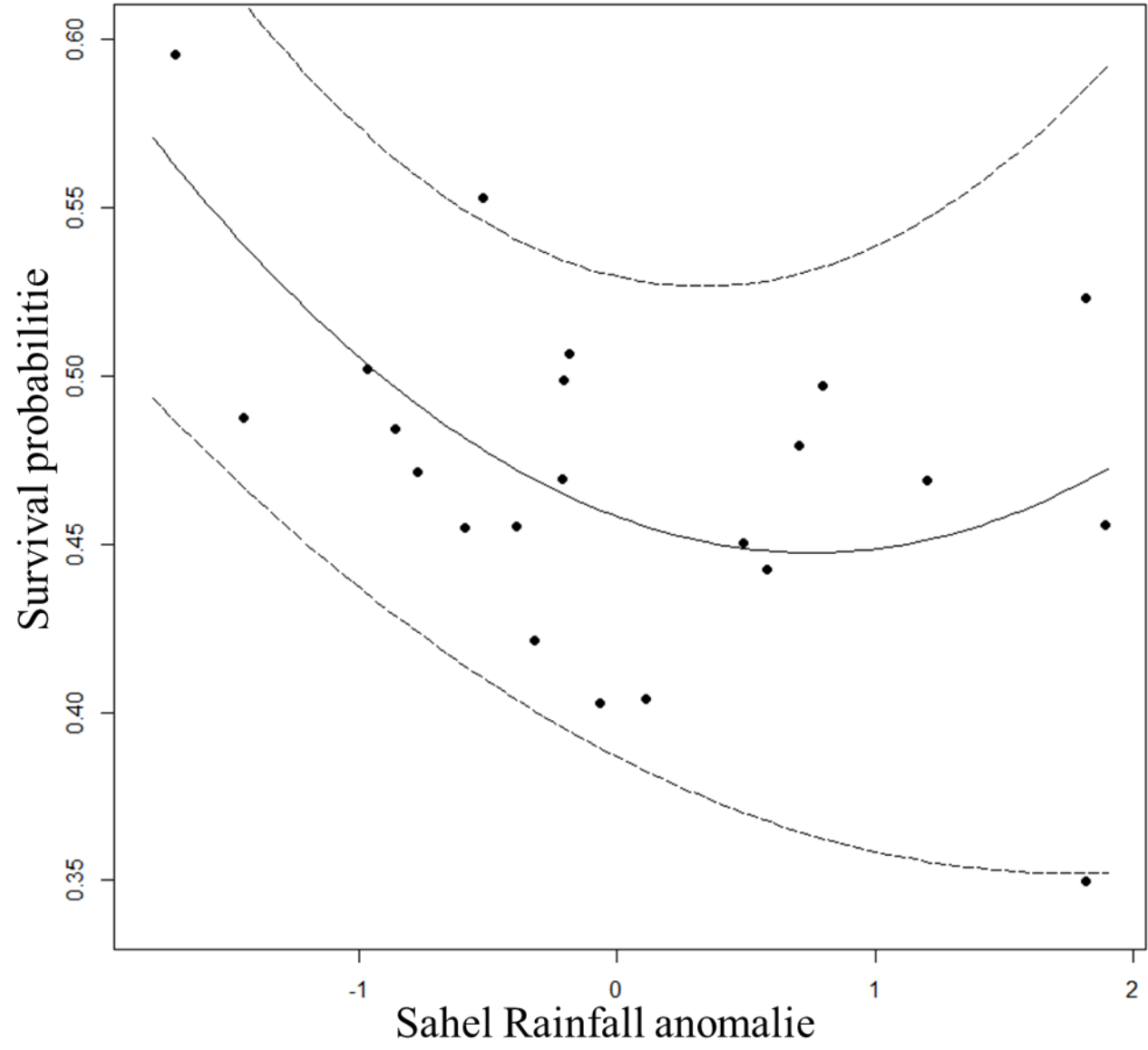


Table 18. Details of the model selection of the linear model investigating the effect on adult survival of a) spring temperature (T) and precipitations (P) anomalies b) Winter NAO anomalies c) Sahel Rainfall (SR) anomalies. Only models with $\Delta\text{AICc} < 10$ are shown here (complete list in Appendix S7: Table S1). (S = Species, df = degrees of freedom, ΔAICc = change in AICc values, $w\text{AICc}$ = AICc weight)

	Model	df	Deviance	AICc	ΔAICc	$w\text{AICc}$
a)	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P ² :T	30	721.27	-1378.12	0.00	0.48
	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P:T ² + P ² :T	31	721.83	-1376.92	1.20	0.26
	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P ² :T + P ² :T ²	31	721.30	-1375.87	2.25	0.16
	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P:T ² + P ² :T + P ² :T ²	32	721.85	-1374.65	3.47	0.08
	S + P + P ² + T + P:T + P ² :T	29	716.46	-1370.80	7.32	0.01
b)	S + NAO	17	460.51	-884.90	0.00	0.75
	S + NAO + NAO ²	18	460.52	-882.67	2.23	0.25
c)	S + SR + SR ²	10	214.75	-407.73	0.00	0.98
	S + SR + SR ² + S:SR	16	217.85	-399.09	8.64	0.01

Table 2. Parameter estimates average from all models within 10 AICc units of the most parsimonious model investigating the climate effect on adult local survival, and part of temporal (annual) variance explain by climate, for each climatic factors.

	Parameter estimates [95% confidence interval]	variance(year) of null model	variance(year) of climate model	Part of temporal variance explain by climate
Winter climate for sedentary species		0.00240	0.00196	18.33%
intercept	0.41 [0.38,0.43]			
NAO	0.02 [0.02,0.03]			
Winter climate for migratory species		0.00127	0.00214	40.57%
Intercept	0.31 [0.28,0.35]			
Sahel rainfall	-0.03 [-0.04,-0.02]			
(Sahel rainfall) ²	0.02 [0.01,0.03]			
Spring climate		0.00226	0.00176	22.27%
Intercept	0.42 [0.39,0.44]			
Precipitations	0.02 [0.01,0.02]			
(Precipitations) ²	-0.02 [-0.03,-0.01]			
Temperatures	-0.05 [-0.07,-0.04]			
(Temperatures) ²	-0.00 [-0.02,-0.00]			
Precipitations: Temperatures	-0.01 [-0.02,-0.00]			
(Precipitations) ² :Temperatures	0.04 [0.03,0.05]			

Climate drives the high survival synchrony among temperate songbird

Supporting information

Appendix S1: Description of studied species

Table S1. Full list of species considered, with summary information on survival estimates, migratory status and number of sex categories

Species	Mean-masse	Sd-masse	Number of adults	Number of individuals with recapture in another year	Percentage of individuals with undetermined sex	Number of sex categories	Covariate of heterogeneity of capture	Adult local survival (for non-transient males)	Sd-Adult survival	Habitat	Migration
<i>Acrocephalus palustris</i>	12.899	4.210	1200	513	17.55	3	0.382	0.598	0.083	Wetland	Migrant in Eastern Africa
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	11.492	1.023	2433	397	19.44	3	0.636	0.541	0.063	Wetland	Migrant in south African Sahel
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	11.541	1.413	12135	2245	18.66	3	0.535	0.752	0.057	Wetland	Migrant in south African Sahel
<i>Aegithalos caudatus</i>	8.041	0.598	920	206	22.01	3	0.287	0.865	0.083	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Cettia cetti</i>	14.296	1.963	555	143	4.18	2	0.815	0.695	0.068	Wetland	Sedentary or short-distance migrant
<i>Emberiza schoeniclus</i>	18.348	1.588	1200	266	0.31	2	0.294	0.633	0.074	Wetland	Sedentary or short-distance migrant
<i>Erithacus rubecula</i>	17.041	2.361	3730	1466	6.08	2	0.524	0.587	0.046	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Fringilla coelebs</i>	21.918	2.398	1297	532	0.18	2	0.192	0.960	0.070	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Hippolais polyglotta</i>	11.399	1.995	2832	958	15.66	3	0.383	0.613	0.056	Bushland/Forest	Migrant in south African Sahel
<i>Luscinia megarhynchos</i>	21.109	2.074	3639	862	10.99	3	0.508	0.790	0.053	Bushland/Forest	Migrant in south African Sahel
<i>Parus biarmicus</i>	14.838	1.103	681	19	1.22	2	0.222	0.452	0.078	Wetland	Sedentary or short-distance migrant
<i>Parus caeruleus</i>	11.065	0.845	734	412	4.68	2	0.217	0.688	0.077	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Parus major</i>	17.852	1.750	3237	1140	1.24	2	0.303	0.549	0.046	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Phylloscopus collybita</i>	7.744	2.438	6206	1764	6.36	2	0.438	0.542	0.041	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Phylloscopus trochilus</i>	8.800	0.773	1785	478	8.68	3	0.501	0.655	0.065	Bushland/Forest	Migrant in south African Sahel
<i>Prunella modularis</i>	19.389	3.676	3519	1754	3.20	2	0.570	0.780	0.050	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	21.324	1.788	1104	112	0.47	2	0.289	0.482	0.068	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Sylvia atricapilla</i>	17.548	2.893	20084	5353	0.63	2	0.322	0.675	0.013	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Sylvia borin</i>	17.799	2.430	3345	990	13.34	3	0.403	0.799	0.058	Bushland/Forest	Migrant in south African Sahel
<i>Sylvia communis</i>	14.092	1.448	3602	843	2.60	2	0.528	0.674	0.050	Bushland/Forest	Migrant in south African Sahel
<i>Troglodytes troglodytes</i>	9.820	1.031	1258	554	8.46	3	0.458	0.446	0.051	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Turdus merula</i>	88.586	7.205	9911	3358	0.38	2	0.352	0.831	0.051	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant
<i>Turdus philomelos</i>	67.848	6.683	1300	972	5.85	2	0.310	0.754	0.059	Bushland/Forest	Sedentary or short-distance migrant

Appendix S2: Prior specification for MCMC modelling

Table S1. Priors distribution for each parameters

	Prior distribution (on logit-scale)
Survival parameters	
Species	$N(0, 1.5)$
Transient (for non-transient)	$N(0.5, 0.5)$
Sex (for female and unknown)	$N(-0.5, 0.5)$
Random(site) $\sigma(\text{site})$	$N(0, \sigma(\text{site})^2)$ $U(0, 1)$
Random(year) $\sigma(\text{year})$	$N(0, \sigma(\text{year})^2)$ $U(0, 5)$
Random(year:species) $\sigma(\text{year:species})$	$N(0, \sigma(\text{year:species})^2)$ $U(0, 1)$
Capture probability parameters	
Species	$N(0, 3)$
Sex (for female and unknown)	$N(-0.5, 0.5)$
Individual recapture heterogeneity index	$N(0, 0.01)$
Random(site) $\sigma(\text{site})$	$N(0, \sigma(\text{site})^2)$ $U(0, 1)$
Random(year) $\sigma(\text{year:species})$	$N(0, \sigma(\text{year})^2)$ $U(0, 5)$

Appendix S3: Goodness-of-fit

Table S1. Details of goodness-of-fit tests for CJS model for all data-set, and after removing first encounter of each individuals, to test the model adjust for transients. Signification of codes for probability: >0.1: ‘ ’, >0.01: ‘*’, >0.001: ‘**’, >0: ‘***’ (df = degrees of freedom, chi2 = χ^2 statistic, NA = not enough data for the estimation).

	Goodness-of-fit tests						Goodness-of-fit tests with removal of first encounter							
Species	df	chi2	P value of global test	P value of transient test 3.SR	P value of trap-dependence test 2.CP		df	chi2	P value of global test	P value of transient test 3.SR	P value of trap-dependence test 2.CP			
<i>P major</i>	96	55.23	1.000	0.002	**	0.163	25	9.57	0.998	0.060	*	0.629		
<i>P caeruleus</i>	44	12.02	1.000	0.041	*	1.000	4	0.00	1.000	0.500		1.000		
<i>F coelebs</i>	124	68.14	1.000	0.002	**	0.599	31	10.16	1.000	0.042	*	0.326		
<i>E schoeniclus</i>	124	68.14	1.000	0.002	**	0.599	7	0.94	0.996	0.500		0.494		
<i>T merula</i>	190	328.61	0.000	***	0.000	***	0.014	*	125	85.34	0.997	0.517	0.435	
<i>P pyrrhula</i>	35	14.56	0.999	0.014	*	1.000	2	0.94	0.626	0.247		NA		
<i>S atricapilla</i>	180	317.08	0.000	***	0.000	***	0.014	*	101	39.39	1.000	0.406	0.202	
<i>P biarmicus</i>	15	5.07	0.992	0.126		1.000	2	0.94	0.626	0.247		NA		
<i>S communis</i>	122	98.24	0.944	0.000	***	0.023	*	46	13.24	1.000	0.321		0.766	
<i>P modularis</i>	129	120.24	0.697	0.000	***	0.029	*	68	37.02	0.999	0.609		0.166	
<i>C cetti</i>	41	26.03	0.967	0.011	*	0.256	19	7.76	0.989	0.296		0.167		
<i>T philomelos</i>	98	45.48	1.000	0.049	*	0.153	32	7.10	1.000	0.379		0.674		
<i>E rubecula</i>	107	74.79	0.992	0.000	***	0.213	36	13.56	1.000	0.176		0.629		
<i>P collybita</i>	117	67.62	1.000	0.000	***	0.037	*	28	15.73	0.970	0.021	*	1.000	
<i>T troglodytes</i>	43	24.98	0.987	0.031	*	0.576	7	2.27	0.943	0.427		NA		
<i>P trochilus</i>	53	51.69	0.525	0.000	***	0.102	15	2.98	1.000	0.561		1.000		
<i>L megarhynchos</i>	183	156.24	0.825	0.000	***	0.016	*	97	57.47	1.000	0.074	*	0.077	*
<i>S borin</i>	145	121.96	0.918	0.000	***	0.461	51	22.34	1.000	0.169		0.589		
<i>H polyglotta</i>	85	54.56	0.996	0.001	***	0.275	16	2.87	1.000	0.235		1.000		
<i>A palustris</i>	41	26.21	0.965	0.003	**	0.378	7	2.92	0.893	0.115		1.000		
<i>A scirpaceus</i>	129	416.53	0.000	***	0.000	***	0.000	***	81	66.11	0.884	0.033	*	0.280
<i>A schoenobaenus</i>	49	42.60	0.729	0.000	***	0.615	9	4.56	0.871	0.333		NA		
<i>A caudatus</i>	67	32.50	1.000	0.012	*	0.880	2	0.00	1.000	0.500		NA		

Appendix S4: Variation of climate parameters

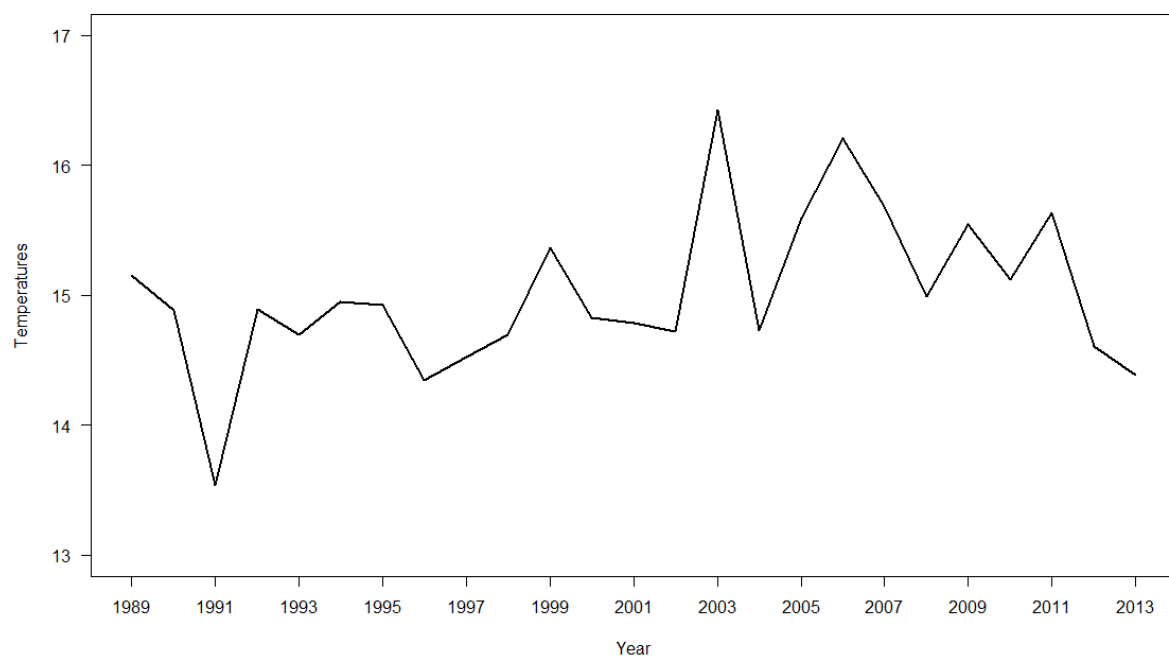


FIG. S1 Temporal variation of spring temperatures (Degrees Celsius)

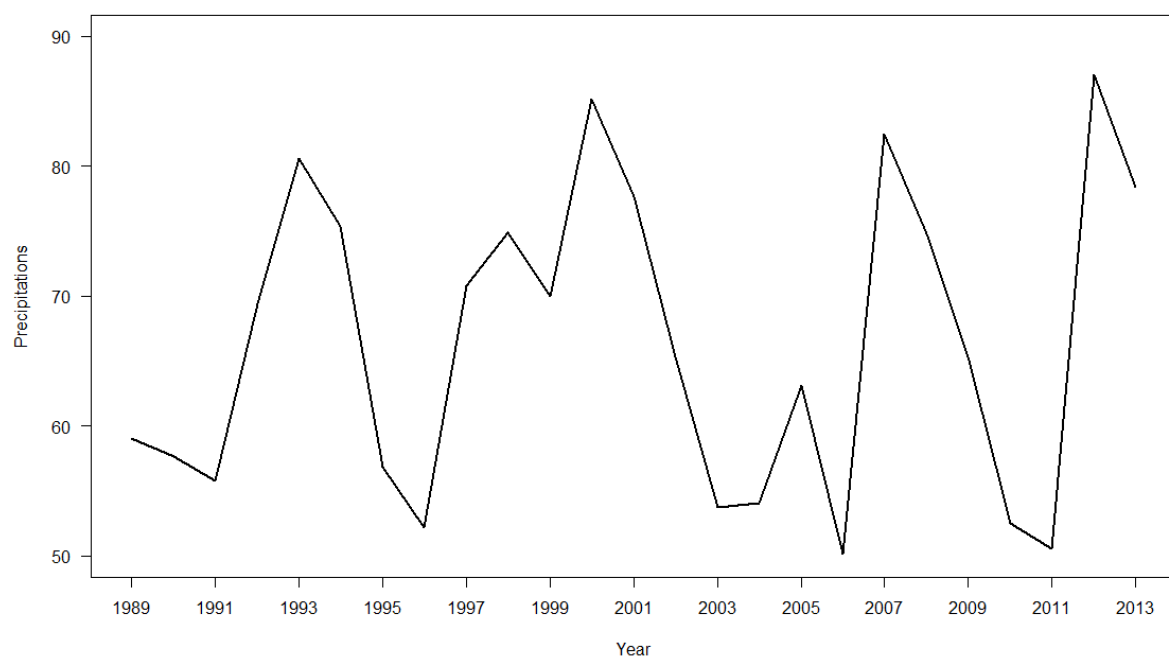


FIG. S2 Temporal variation of spring precipitations (Milimeters)

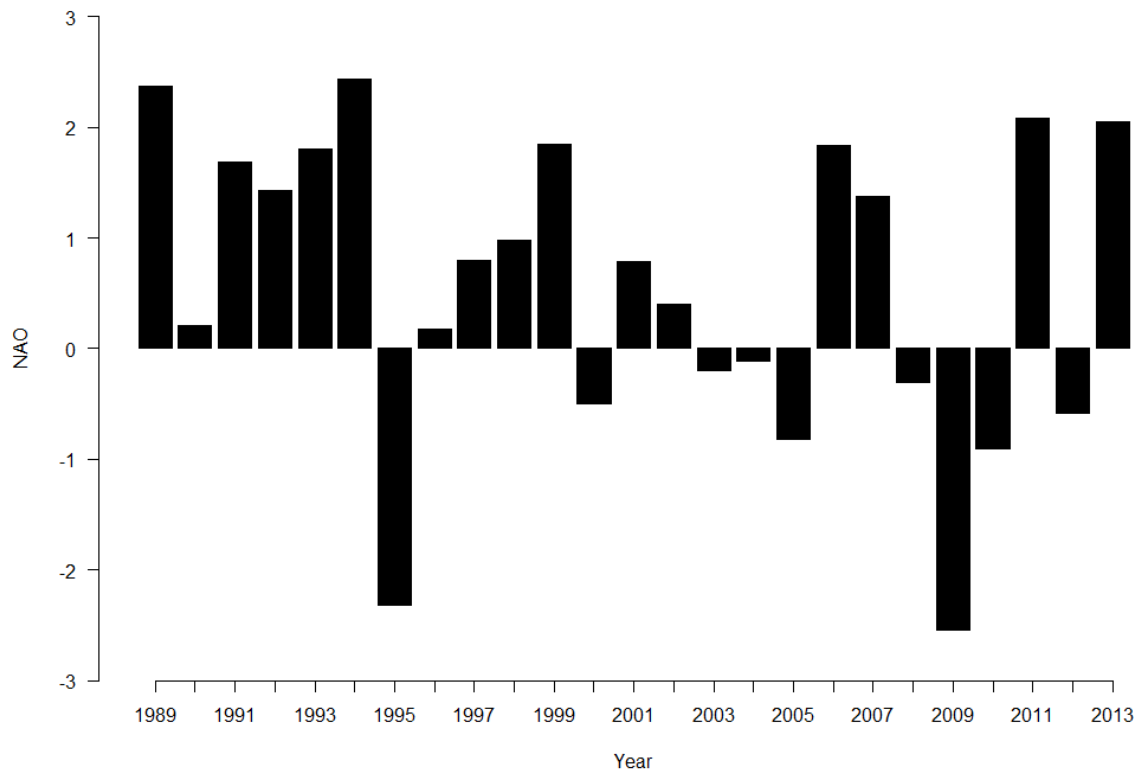


FIG. S3 Temporal variation of NAO (data obtained from <http://www.cru.uea.ac.uk/~timo/datapages/naoi.htm>)

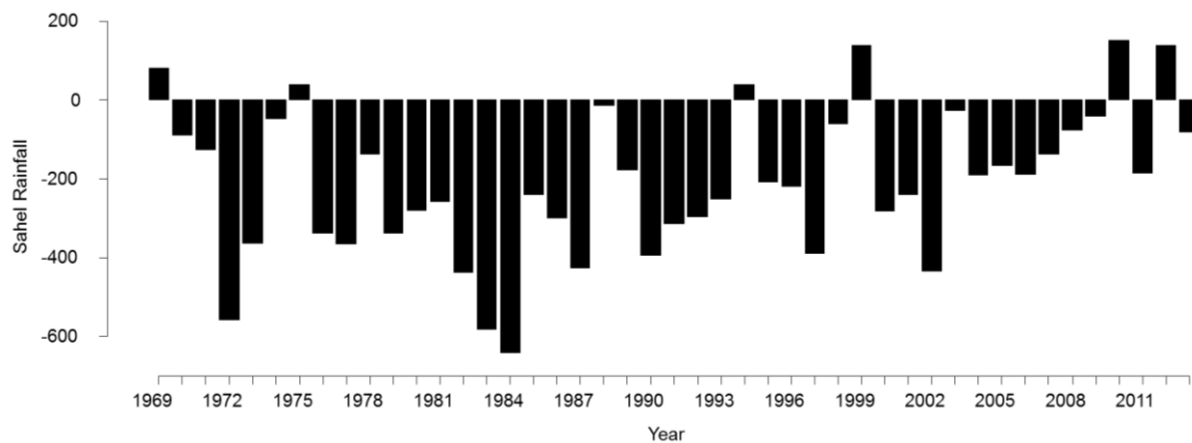


FIG. S4 Temporal variation of Sahel Index from 1963 to 2013, to compare our studie (1989 to 2013) with studies of Peach *et al.* (2008, 1969 to 1988) and Salewski *et al.* (2013, 1972 to 2005) (data obtained from http://research.jisao.washington.edu/data_sets/sahel/)

Appendix S5: Comparison between models averaging and best models estimates

Table S1. Comparison between parameter estimates average from all models within 10 AICc units of the most parsimonious model and parameter estimates of the most parsimonious model (with $\Delta AICc=0$), investigating the climate effect on adult local survival.

	Parameter estimates from model averaging [95% confident interval]	Parameter estimates from the most parsimonious model [95% confident interval]
Winter climate for sedentary species		
Intercept	0.41 [0.38,0.43]	0.41 [0.38,0.43]
NAO	0.02 [0.02,0.03]	0.02 [0.02,0.03]
Winter climate for migratory species		
Intercept	0.32 [0.29,0.36]	0.31 [0.28,0.35]
Sahel rainfall	-0.03 [-0.05,-0.02]	-0.03 [-0.04,-0.02]
(Sahel rainfall) ²	0.01 [0.00,0.02]	0.02 [0.01,0.03]
Spring climate		
Intercept	0.42 [0.39,0.44]	0.41 [0.39,0.44]
Precipitations	0.02 [0.01,0.02]	0.01 [0.01,0.02]
(Precipitations) ²	-0.02 [-0.03,-0.01]	-0.02 [-0.03,-0.01]
Temperatures	-0.05 [-0.07,-0.04]	-0.06 [-0.07,-0.05]
(Temperatures) ²	-0.00 [-0.02,-0.00]	0.01 [0,0.01]
Precipitations:Temperatures	-0.01 [-0.02,-0.00]	-0.01 [-0.02,0]
(Precipitations) ² :Temperatures	0.04 [0.03,0.05]	0.04 [0.03,0.05]

Appendix S6: Test for uneven contributions of species to the mark-recapture dataset

In our dataset, species were unevenly represented. Four species cumulated 56% of all individuals, and 50% of all inter-annual recaptures. If the modelling of the species-by-year interaction term had failed to account for these unbalanced sample sizes, synchrony could indeed be the result of a methodological bias, and not of an actual biological process. It would indeed assess the synchrony of survival between individuals – and not between species – individuals being likely more synchronous within species than between species. To assess this potential role of species uneven contribution in spuriously generating survival synchrony, we generated a balanced dataset, where the number of individuals for the four dominating species (Fig. S1) was reduced to have an equivalent number of individuals to that of the six following most abundant species (about 3500 individuals; Fig. S1). Individuals to be deleted were chosen randomly. Estimates of ICC between the original and the reduced datasets were very close: 79% [77%, 82%] and 75% [70%, 79%], respectively. Hence, we can safely conclude that the observed temporal synchrony between species is an actual biological process, and not generated by uneven species representation in the dataset.

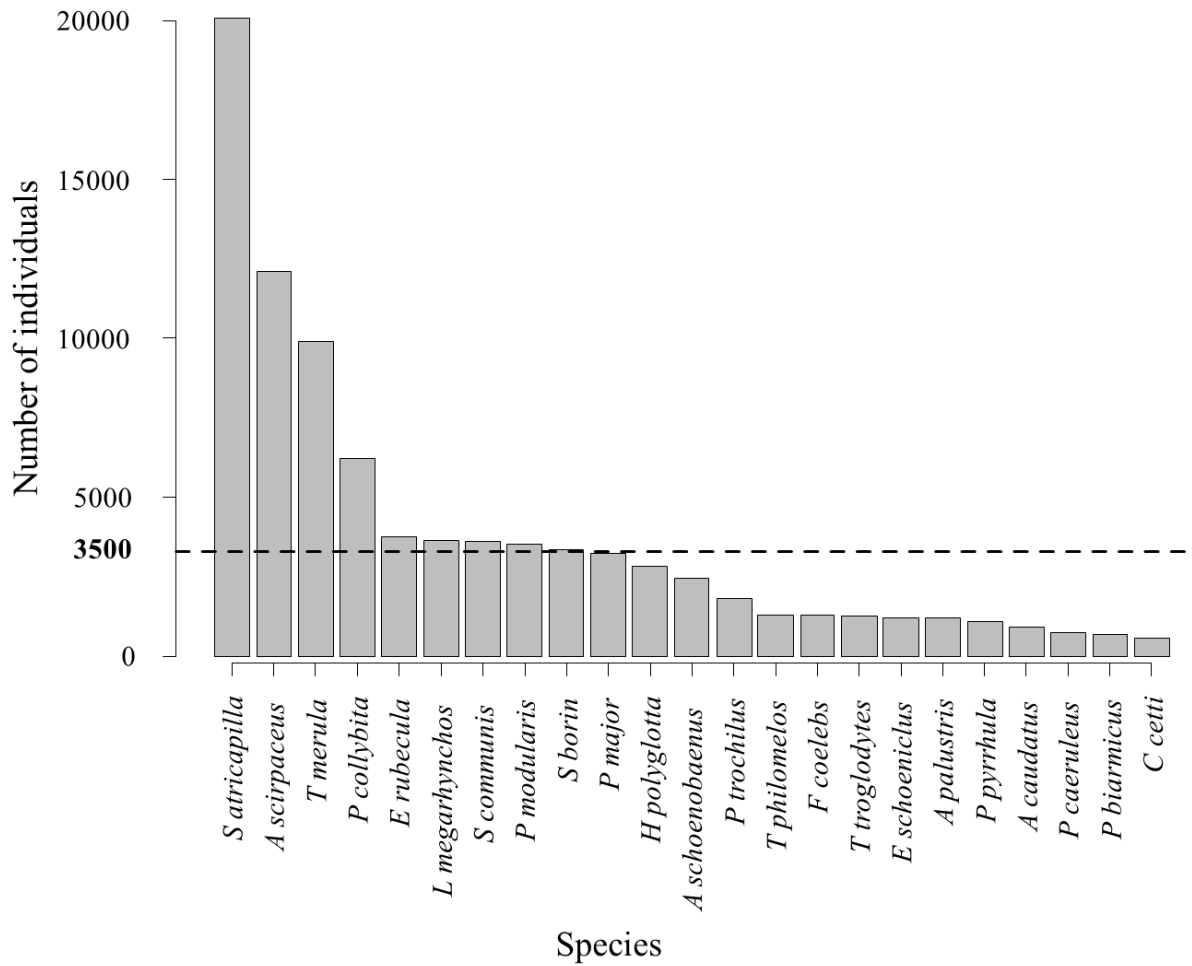


FIG. S1 Number of individuals per species in the total capture-recapture dataset. For assessing the robustness of survival synchrony estimates to uneven species contributions, a reduced dataset was generated so that the most numerous species were limited to a maximal contribution to the dataset of 3500 individuals (dotted line).

Appendix S7: Details of models and parameters selections

Table S1. Details of the model selection of the linear model investigating the effect on adult survival of a) spring temperature (T) and precipitations (P) anomalies (only six best models are shown here) b) Winter NAO anomalies c) Sahel Rainfall (SR) anomalies (S=Species, df = degrees of freedom, $\Delta AICc$ = change in AICc values, wAICc = AICc weight).

	Model	df	Deviance	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
a)	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P ² :T	30	721.27	-1378.12	0.00	0.48
	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P:T ² + P ² :T	31	721.83	-1376.92	1.20	0.26
	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P ² :T + P ² :T ²	31	721.30	-1375.87	2.25	0.16
	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P:T ² + P ² :T + P ² :T ²	32	721.85	-1374.65	3.47	0.08
	S + P + P ² + T + P:T + P ² :T	29	716.46	-1370.80	7.32	0.01
	S + P + P ² + T + T ² + P:T + P ² :T + S:P	52	730.62	-1343.39	34.73	0.00
b)	S + NAO	17	460.51	-884.90	0.00	0.75
	S + NAO + NAO ²	18	460.52	-882.67	2.23	0.25
	S + NAO + S:NAO	31	464.76	-860.28	24.62	0.00
	S + NAO + NAO ² + S:NAO	32	464.77	-857.80	27.09	0.00
	S	16	437.17	-840.46	44.43	0.00
	S + NAO + NAO ² + S:NAO + S:NAO ²	46	469.22	-829.75	55.15	0.00
c)	S + SR + SR ²	10	214.75	-407.73	0.00	0.98
	S + SR + SR ² + S:SR	16	217.85	-399.09	8.64	0.01
	S + SR	9	203.33	-387.21	20.52	0.00
	S + SR + SR ² + S:SR + S:SR ²	22	219.55	-386.06	21.67	0.00
	S + SR + S:SR	15	206.30	-378.57	29.17	0.00
	S	8	195.00	-372.85	34.88	0.00

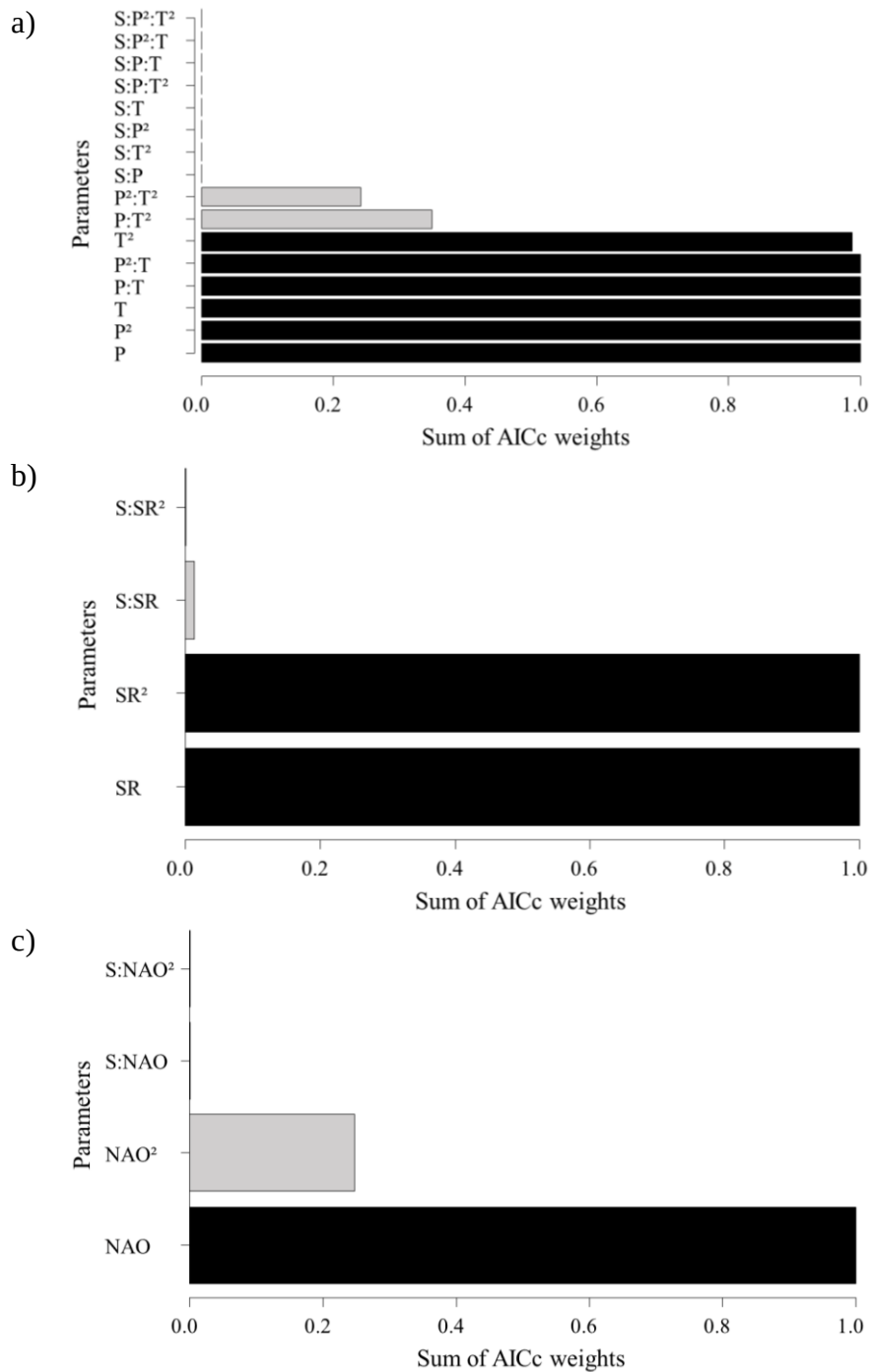


FIG. S1 Sum of AICc weights of all models including a specific parameter from the dredging procedure selecting a) spring climatic factors, b) winter climatic factors for migratory species wintering south of African Sahel and c) winter climatic factors for sedentary species wintering in France and the western Mediterranean region. Black bars show parameter with strong support of their effect, grey bars show parameter with weak support of their effect.