



**HAL**  
open science

## Caractérisation de la dispersion à fine échelle chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) en Corse

Christophe de Franceschi, Anne Charmantier, Aurélien Besnard -Tuteur

### ► To cite this version:

Christophe de Franceschi, Anne Charmantier, Aurélien Besnard -Tuteur. Caractérisation de la dispersion à fine échelle chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) en Corse. Biodiversité et Ecologie. 2020. hal-03128966

**HAL Id: hal-03128966**

**<https://ephe.hal.science/hal-03128966>**

Submitted on 2 Feb 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE  
LA RECHERCHE ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES  
ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

Mémoire présenté par

Christophe de Franceschi

Pour l'obtention du diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes

Caractérisation de la dispersion à fine échelle chez la  
mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) en Corse

Soutenu le 11 décembre devant le jury suivant :

Aurélie Goutte – Maître de conférences EPHE, Section des Sciences de la Vie et de la Terre,  
Milieux Environnementaux, Transferts et Interactions dans les hydrosystèmes et les Sols, UMR  
7619 - Les Patios Saint-Jacques 4-14 rue Ferrus 75014 Paris

Anne Charmantier – Tutrice scientifique

Aurélien Besnard – Tuteur pédagogique

Aurélie Coulon – Maître de conférences, Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation  
CESCO, UMR 7204 - 43 et 61 rue Buffon 75005 Paris

Jérôme Prunier – Post Doctorant, *Station d'écologie théorique et expérimentale du CNRS à  
Moulis*, CNRS UMR 5321 - 2 Route du CNRS 09200 Moulis

Mémoire préparé sous la direction de :

Anne Charmantier - Directrice de recherche au CEFÉ-CNRS de Montpellier UMR 5175 – Centre  
d'Écologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) 1919 route de Mende – 34293 Montpellier Cedex

Aurélien Besnard - Maître de conférences au Laboratoire de Biogéographie et Ecologie Des  
Vertébrés, UMR 5175 – Centre d'Écologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) 1919 route de  
Mende – 34293 Montpellier Cedex

# Remerciements

Le travail présenté ici résulte de nombreuses rencontres et moments d'échanges enrichissant. Merci à ceux qui ont eu la patience, l'enthousiasme et l'envie de partager leurs savoirs. Pour l'anecdote, il y a presque 20 ans, j'assistais à mon premier colloque francophone d'ornithologie, premier contact avec l'EPHE et avec les sciences liées à l'ornithologie, merci pour la générosité des personnes qui ont contribué à rendre ces instants possibles, c'est grâce à cela que j'ai insisté dans cette voie.

Pour ce projet j'ai pu explorer des zones non couvertes par nos stations d'études habituelles, ce fut l'occasion de rencontrer de nombreux corses. Sans exception, toutes ces rencontres furent bienveillantes, merci pour leur accueil.

Un merci à toute les personnes qui ont contribué à la prise de données sur le terrain, cette liste, si elle se devait d'exister devrait remonter 45 ans en arrière. Un immense merci aux nombreuses personnes avec qui j'ai eu la chance de partager le terrain. Mes premières pensées vont vers Catherine Geoffroy qui a bravé les champs de cistes pendant plusieurs heures pour rechercher les premiers individus en dispersion. Merci également à Gabrielle et à ses pitreries permanentes, à Raphaëlle pour ces petits plats, à la philosophie d'Olivier, à l'énergie contagieuse d'Hélène et Mathias, et à tous pour les moments « ornitho ».

Lors de ce diplôme, j'ai eu la chance d'encadrer de dynamiques et volontaires stagiaires qui ont permis d'élaguer et d'affiner les premiers résultats. Merci à Marie pour avoir accompagné mes premiers pas avec Q-gis, à Johanna pour son investissement pour le terrain, à Charly pour les quelques boulettes... d'isotopes et à Carole pour son efficacité et son autonomie. Vous m'avez donné le goût de poursuivre dans l'encadrement, puissiez-vous trouver un chemin vers vos aspirations professionnelles.

Boris, tu fus le premier à me mettre le pied à l'étrier avec R, et ça ne fut pas une mince affaire. Merci pour ta patience et ces années passées dans le même bureau, j'ai adoré. Et plus généralement, merci à toutes les sauces qui de prêt ou de loin ont contribué à ce diplôme. La bienveillance qui émane de ce groupe est une chance dont j'ai conscience au quotidien. Merci à Jché, tonio, keke, coco, louldgi, et polo pour votre énergie, pour la qualité de votre humour et votre soutien sans faille, je prépare le hameau les copains (enfin j'essaie). Et pis y a la Cécile, je te dois un défi con, bisous, cœur.

Alex, cette session à RAT a marqué le début d'une longue série d'aventures communes, merci pour ton aide, nos débats, tes pitreries, j'ai hâte de faire les pgs, richard et PGTR avec toi tout bientôt. Sophie, je garde en tête ce carton de pizza sur lequel les premières idées de ce rapport ont émergées. J'ai hâte de manger des pizzas, heu...d'élaborer de nouveaux projets ;). Elsa, tu auras mis moins de temps à construire une maison de tes mains que moi à finir ce diplôme... hâte de faire ensemble d'autres projets. TOUS les ker63, jojo, lolo, pop chat, kermit, les géoprod, re toinou, je n'ai pas mis beaucoup de temps pour comprendre que vous feriez partie

de ma vie, un immense merci pour vos encouragements et nos ballades naturalistes souvent engagées dans les deux sens du terme.

Les copains Zornithos, Ju, PAC, Frédou, merci à vous pour l'animation par les news fraîches ornithos et les combats endiablés de chifoumis au moment des repas.

Dans ce genre de processus de rédaction, un nombre conséquent de questions un peu bebêtes émerge (en tout cas dans mon cas). Il est alors plus que recommandé d'avoir une équipe de co-bureau disposée à répondre à ces dites questions bebêtes. Sont nommées dans la catégorie meilleure co-bureau de fin de diplôme, Manon, Pauline et Caizerguitas pour leur interprétation d'exception dans ce rôle. Mention spéciale à Manon, compagnon de fortune jusqu'au bout.

Dans la phase de rédaction, il est fort apprécié de bénéficier d'un soutien régulier et des colocs de ouf ont rempli à souhait cette tâche. Merci à Jerem grand maître en calambours, à Manon, Sarah et Corizande vous êtes tous fous, ainsi qu'aux +1 associés Alice, Clément et Alexis. Bref melting pot réussi.

L'équipe E3co toute entière, quel accueil ! Merci. La dynamique de cette équipe est un vrai plus pour l'ensemble des personnes qui s'y trouvent. Je suis bien conscient de cette chance.

Merci Jean-Yves Barnagaud pour la pédagogie de tes cours et pour m'avoir rendu les stats accessibles.

L'équipe mésange : Philippe et Jacques pour la mise en perspective des choses, Sam P, Annick, Pablo, Amélie, Sam C, Arnaud, Marcel une bien belle équipe, merci à vous.

Claire et Céline, c'est tellement chouette de vous savoir présentes, de savoir qu'avec extrême bienveillance vous aurez toujours un mot gentil. Merci pour ces instants.

Aurélien, j'ai apprécié nos échanges depuis le début, merci pour cet encadrement au top.

Anne, merci pour ton implication dans ce projet et d'avoir cru en moi, j'ai énormément appris lors de ce diplôme. Tes qualités humaines, d'extrême gentillesse, de patience et de compréhension font qu'en plus, tout cela, se fit dans les meilleures conditions possibles. Ces remerciements dépassent largement le cadre de ce diplôme.

Les parents, j'ai bien conscience que c'est une « drôle d'idée » que j'ai eu gamin de m'intéresser aux oiseaux. J'étais souvent parti en vadrouille, pourtant vous m'avez soutenu et accompagné dans mes choix. Sachez que je suis heureux dans ma vie et que vous contribuez grandement à ce bonheur, mille merci pour votre amour et votre soutien.

Enfin, Steph, à la rédaction de ces quelques lignes de remerciement je mesure combien ton implication fut grande pour ce diplôme. On a sué « sang et eau » pour obtenir ces données et pour chaque étape tu fus présent, de la genèse à ce rendu, moult années pendant lesquelles l'EPHE a conditionné notre quotidien. Il n'existe malheureusement pas de médaille pour cela, mais une sincère reconnaissance, merci pour ce dévouement. Haut les cœurs aux projets communs qui s'en viennent, j'ai hâte de tout cela.

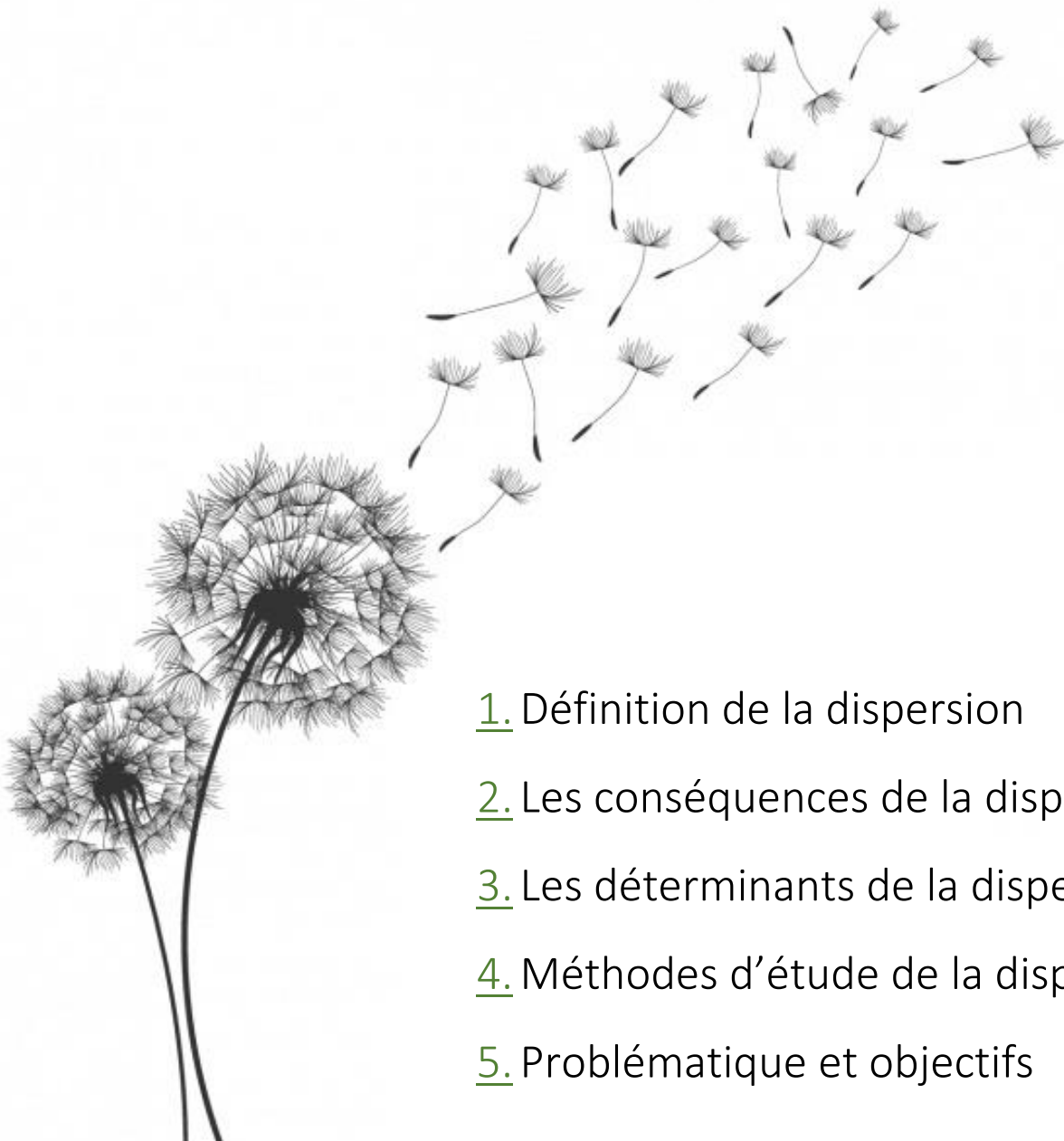
Aux vrais voyageurs

# Table des matières

<b>Chapitre 1 Introduction à la dispersion .....</b>	<b>7</b>
1.1 Modalité de dispersion natale.....	8
1.2 Les déterminants de la dispersion natale.....	11
1.2.1 Facteurs intrinsèques .....	11
1.2.2 Environnement non social.....	14
1.2.3 Environnement social : lien entre densité, choix de partenaire et dispersion .....	15
1.2.4 Contexte génétique : héritabilité .....	16
1.3 Les conséquences de la dispersion natale.....	17
1.4 Méthodes d'étude de la dispersion chez les oiseaux.....	20
1.5 Problématique et objectifs.....	21
<b>Chapitre 2 Le système d'étude.....</b>	<b>23</b>
2.1 La mésange bleue .....	24
2.2 Le programme d'étude à long terme de la mésange au CEFE .....	27
2.3 Protocole de l'étude de la dispersion natale.....	29
2.3.1 Protocole dans les stations.....	29
2.3.2 Etude hors station .....	30
2.3.3 Synthèse des jeux de données disponibles .....	36
2.4 Les analyses statistiques pour les différentes questions .....	37
<b>Chapitre 3 Validation du protocole « hors station » .....</b>	<b>39</b>
3.1 Distance de dispersion de reproduction .....	40
3.2 Justification du protocole hors station.....	40
3.2.1 La dispersion dans les stations .....	40
3.2.2 Limites des stations .....	42
3.2.3 Pourcentage de mésanges recrutées hors de la station .....	43
3.2.4 Comparaison du sex-ratio des deux protocoles d'étude .....	44
3.3 Statut de reproduction des mésanges hors stations.....	46
3.4 Jusqu'où prospecter ? .....	49
3.5 Taux de recrutement.....	51
<b>Chapitre 4 Les déterminants de la dispersion natale .....</b>	<b>53</b>
4.1 La dispersion est-elle aléatoire ? .....	54
4.2 Les facteurs internes .....	55
4.2.1 Le sexe .....	55

4.2.2	La biométrie.....	58
4.2.3	La personnalité.....	60
4.2.4	La physiologie.....	62
4.3	L'effet famille.....	63
4.3.1	Comparaison parents-enfants.....	63
4.3.2	Comparaison au sein des fratries.....	64
4.4	L'environnement social.....	65
4.5	L'environnement non-social.....	68
4.5.1	L'habitat.....	68
4.5.2	Le parasitisme.....	72
4.5.3	La date d'éclosion.....	72
	<b>Chapitre 5 Discussions et conclusion générale.....</b>	<b>75</b>
5.1	La plus-value en Ecologie d'un protocole spécifique pour l'étude de la dispersion.....	76
5.2	Les facteurs qui influencent la dispersion.....	78
5.3	Les limites de l'étude.....	82
5.4	Les perspectives.....	83
	<b>Bibliographie.....</b>	<b>85</b>
	<b>Annexes.....</b>	<b>98</b>
	Annexe 1 : Répartition des points de capture en 2015 et 2016.....	99
	Annexe 2 : Valeurs du modèle de l'équation 14.....	102

# Chapitre 1 Introduction à la dispersion



1. Définition de la dispersion
2. Les conséquences de la dispersion
3. Les déterminants de la dispersion
4. Méthodes d'étude de la dispersion
5. Problématique et objectifs

*"Les vrais voyageurs sont ceux-là qui partent pour partir."*

*Charles Baudelaire*

## 1. Définition de la dispersion

Dans les études sur l'évolution des espèces sous l'effet de la sélection naturelle en milieu naturel, la connaissance des flux inter- et intra-populationnels est une composante importante de la compréhension de l'évolution des traits phénotypiques. La dispersion est l'un des principaux mécanismes qui façonnent l'évolution et la diversité génétique (avec la sélection, la recombinaison, la dérive et la mutation) et l'un des trois moteurs fondamentaux de la dynamique des populations (avec la reproduction et la mortalité). La dispersion est donc un thème majeur en écologie, en évolution et en biologie de la conservation.

Ce comportement peut être défini comme le déplacement des individus ou des propagules qui permet le transfert des gènes à travers l'espace (Ronce 2007). L'habilité des espèces à migrer et à disperser est une capacité qui intéresse les écologues depuis des décennies. Dans un livre co-édité en 2012, Clobert et ses collaborateurs donnent un aperçu très riche des études théoriques et empiriques sur les causes multiples et interactives de la dispersion, les liens entre la dispersion et d'autres traits d'histoire de vie, ainsi que les conséquences de la dispersion sur les individus et les populations (J. Clobert et al. 2012). On considère que quasiment tous les êtres vivants réalisent un événement de dispersion durant leur cycle de vie, de façon active ou passive (Holyoak et al. 2008). La dispersion se caractérise pour l'ensemble des espèces selon trois paramètres i) une probabilité de disperser ou non ii) un axe d'orientation, iii) une distance parcourue depuis le point origine (Paradis 1998).

La dispersion peut concerner deux moments différents de la vie d'un organisme. Lorsque la dispersion a lieu quand les juvéniles (individus émancipés) quittent leur lieu de naissance pour trouver leur lieu de première reproduction, cette dispersion est nommée « dispersion natale » ou « dispersion juvénile ». Lorsque cette dispersion a lieu entre deux événements de reproduction successifs, elle est nommée « dispersion de reproduction » (Greenwood 1980). A habitat constant et sans événement climatique majeur, les distances de dispersion de reproduction sont d'une manière générale moins importantes que les distances de dispersion natale (Paradis et al. 1998; Sutherland et al. 2000). Chez les oiseaux, cette différence s'explique par le fait qu'il est généralement moins coûteux en énergie de défendre un territoire de reproduction ré-utilisé année après année que de disperser pour en choisir un nouveau (Haas 1998). Cela s'explique par le fait que la connaissance du territoire permet i) d'exploiter toutes les ressources de celui-ci malgré des conditions climatiques variables ii) d'obtenir le statut quo avec les rivaux proches déjà connus.

Dans ce mémoire je me suis focalisé sur la dispersion natale.

### 1.1 Modalité de dispersion natale

La dispersion natale n'intervient qu'une fois puisqu'elle correspond à la distance parcourue par un individu depuis son lieu de naissance jusqu'à son lieu de première reproduction. C'est donc un événement clé dans la vie d'un organisme.



Il y a trois étapes successives pour réaliser un évènement de dispersion natale (Ronce 2007; Jean Clobert et al. 2009)

- L'émigration : l'individu décide de quitter son lieu de naissance
- Le transfert : le ou les déplacements successifs entre le site de départ et le site d'installation finale
- L'immigration : l'arrivée de l'individu sur son site de première reproduction

Pour chacune de ces étapes, les coûts et les bénéfices de la dispersion natale sont différents et liés à des facteurs spécifiques. Cela est évoqué par Paradis (1998) qui indique une complexité dans les éléments déterminant la dispersion. Un même facteur peut ainsi tantôt favoriser ou défavoriser des évènements de dispersion.

Les données sur les distances de dispersion pour de nombreux organismes suivent généralement une courbe de type exponentielle négative comme le démontre la revue illustrant les médianes de dispersion natale de 39 espèces d'oiseaux et de 29 espèces de mammifères (Sutherland et al. 2000) et la Figure 1 ci-dessous tirée de cette étude. Ainsi, plus on s'éloigne d'un site où sont nés les individus, plus la probabilité de trouver un individu issu de ce site diminue.

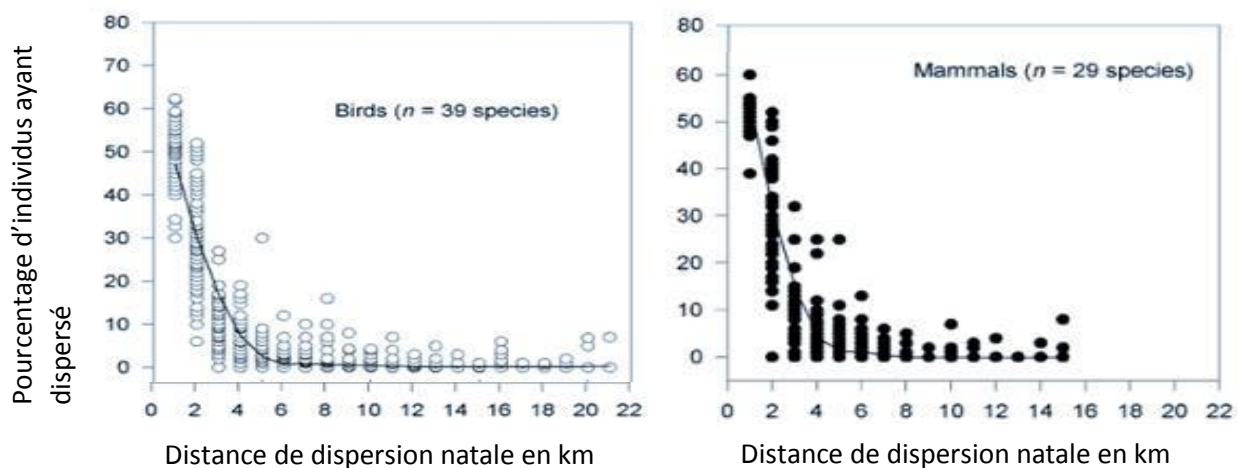


Figure 1 : Dispersion natale chez 39 espèces d'oiseaux et 29 espèces de mammifères. Chaque point représente le nombre de juvéniles dispersant à cette distance particulière, selon l'étude originale. Issue de Sutherland et al. 2000.

Pour illustrer la diversité des distances de dispersion dans le règne animal, le Tableau 1 présente des médianes de distances de dispersion de plusieurs espèces, des invertébrés jusqu'à mon modèle d'étude, la mésange bleue *Cyanistes caeruleus*. L'utilisation de la médiane, plutôt que de la moyenne, permet d'appréhender une distance parcourue par la moitié des individus en minimisant l'influence des données extrêmes (Sheskin 2003). Outre la grande variabilité des distances parcourues par les animaux, ce tableau donne également un premier aperçu de la différence entre les sexes fréquemment observée pour la dispersion natale (Greenwood 1980). Chez les oiseaux, les femelles dispersent souvent plus loin de leur lieu de naissance que les mâles (voir la partie 1.3.1).

Tableau 1 : Médiane (ou moyenne, spécifiée le cas échéant) de dispersion à travers quelques exemples dans le règne animal (M=Mâle, F=Femelle ; M/F= effectif de mâle et de femelle mis en commun)

Espèce	Médiane de dispersion Femelle	Médiane de dispersion Mâle	Effectifs	Pays	Auteurs
<b>Arachnides</b>					
Araignée : <i>Anelosimus</i> cf. <i>jucundus</i>	89 cm		N=105 (M/F)	USA	(Powers et Aviles 2003)
<b>Poissons</b>					
Ombre de fontaine <i>Salvelinus fontinalis</i>	81.5m	195m	N=94 (M) N=97 (F)	Canada	(Hutchings et Gerber 2002)
<b>Mammifères</b>					
Spermophile de Californie <i>Otospermophilus beecheyi</i>	61m	241m	N=195(F/M)	Canada	(Byrom et Krebs 1999)
Ours brun <i>Ursus arctos</i>	9.8 km (moyenne)	29km (moyenne)	N=18 (M) N=12 (F)	Canada	(McLellan et al. 2001).
<b>Oiseaux</b>					
Busard Cendré <i>Circus pygargus</i>	15km	5km	N=878 (F). N=784 (M)	Espagne	(Limiñana et al. 2012)
Pluvier neigeux Charadrius alexandrinus	6.9km (max:790km)	4.2 km (max:360km)	N=238 (F). N=259 (M)	USA	(Stenzel et al. 2007)
Savannah sparrow <i>Passerculus sandwichensis</i>	248.4m	202.8m	N=78 (F). N=65 (M)	Canada	(Wheelwright et Mauck 1998)
<b>Mésanges</b>					
Mésange charbonnière <i>Parus major</i>	788m	528m	N=2772 (M) N=2517 (F)	UK	(Marta Szulkin et Sheldon 2008)
Mésange bleue <i>Cyanistes caeruleus</i>	936m	256m	N=70 (M/F)	Belgique	(E. Matthysen, Van de Castele, et Adriaensen 2005)
	700m (max:470 km)	365m (max : 24km)	N=218 (M/F)	Allemagne	(Winkel et Frantzen 1991)
	442m	250m	N=77(M). N= 89 (F)	Espagne	(Ortego et al. 2011)

## 1.2 Les déterminants de la dispersion natale

Je m'intéresse dans cette partie aux déterminants de la dispersion natale chez les oiseaux. Ces déterminants étant très différents pour des taxa éloignés, je me suis plus focalisé sur les modèles aviaires pour être au plus proche de mon modèle d'étude, mais j'étayerai mon propos de certains exemples non aviaires, citant notamment des études chez certains mammifères.

Je commencerai par détailler les paramètres internes tels que la morphologie, le sexe ou la génétique qui sont connus pour influencer la dispersion natale avant de discuter des paramètres externes tels que l'environnement ou la densité de population (Figure 2).

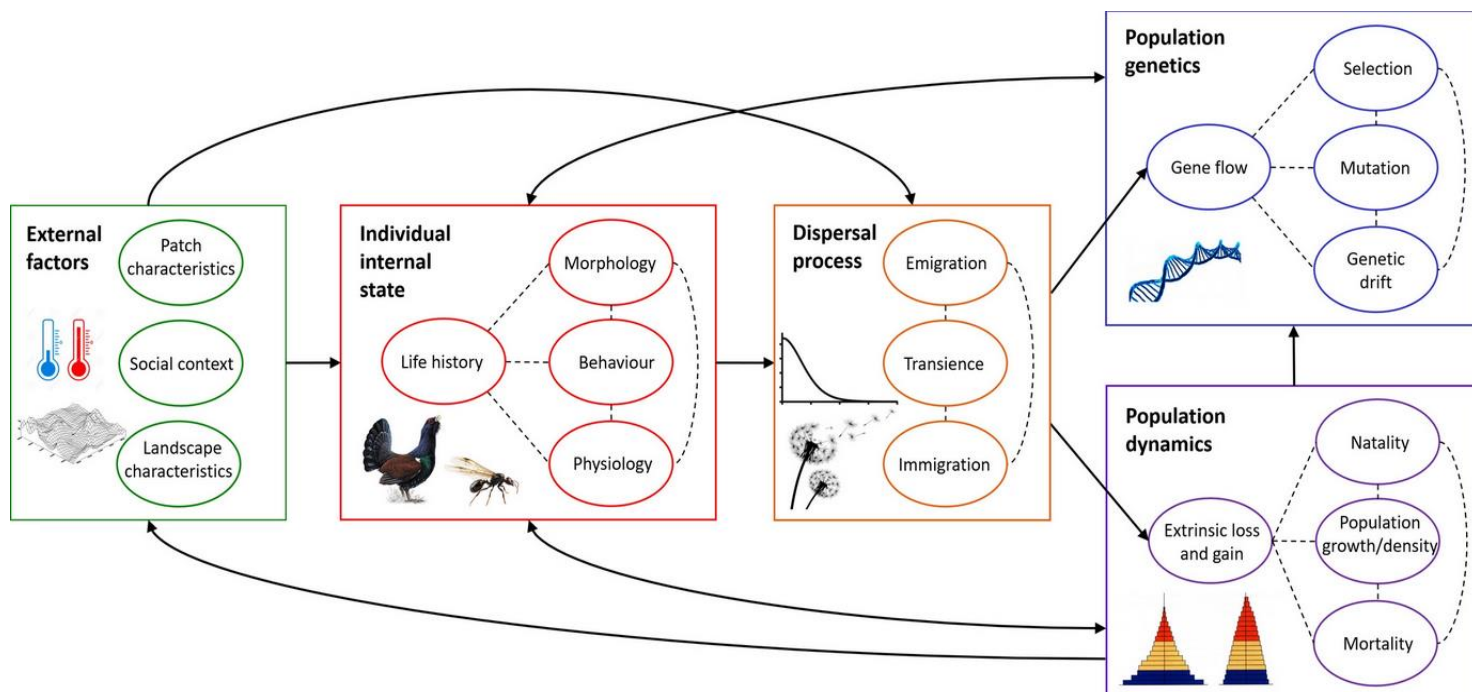


Figure 2 : Schéma conceptuel décrivant le rôle du processus de dispersion dans la dynamique et la génétique des populations. Les trois étapes du processus de dispersion (émigration, transfert et immigration) sont affectées par l'état interne individuel, ainsi que par des facteurs environnementaux de façon directe ou indirecte. Source : (Cayuela et al. 2018)

### 1.2.1 Facteurs intrinsèques

Il est à noter que bien que cette section s'intéresse aux déterminants de la dispersion natale, les différences individuelles de morphologie, de physiologie ou de personnalité peuvent aussi bien être la cause que la résultante de la dispersion.

## Le sexe

Dès les années 1980, la différence de distance de dispersion natale en fonction du sexe est démontrée chez de nombreuses espèces aviaires. En général, ce sont les femelles qui dispersent plus loin que les mâles, comme indiqué dans une étude sur 22 espèces d'oiseaux de 11 familles ; seul chez deux espèces de palmipèdes les mâles semblent disperser plus loin (Greenwood 1980). Cette différence est ensuite confirmée chez 22 espèces de 14 familles d'oiseaux (Clarke, Sæther, et Røskaft 1997). Il est alors établi que chez les oiseaux, les individus dispersant le plus loin sont les femelles (Dobson 2013). A noter que ce phénomène concerne à la fois la dispersion natale et la dispersion de reproduction.

Les hypothèses pour expliquer cette différence entre sexes impliquent la nécessité qu'ont les mâles, de beaucoup d'espèces d'oiseaux, à défendre des territoires. L'obtention d'un territoire, que cela soit dans des leks, au sein d'une colonie ou sur un espace défini, est en effet souvent le prérequis nécessaire aux mâles pour s'accoupler. L'acquisition d'un territoire pour un mâle juvénile est souvent facilitée par la présence d'individus apparentés (Greenwood 1980). Il devient alors moins coûteux de défendre un territoire à proximité de celui de son géniteur que dans un environnement complètement nouveau. Le fait de connaître les individus voisins est aussi un avantage même s'ils ne sont pas génétiquement apparentés. L'établissement des rapports de hiérarchie entre individus connus permet d'éviter les conflits.

Cependant, il a été décrit que les femelles de canards sont plus philopatrides (qui retournent sur son lieu de naissance) que les mâles (Clarke, Sæther, et Røskaft 1997). Cela serait expliqué par le fait que les femelles ont plus d'avantages à avoir déjà connaissance de leur futur lieu de reproduction, pour élever les poussins, que les mâles. Les couples se forment sur les zones d'hivernage, Les femelles qui choisiraient le site de reproduction et conserveraient donc une distance de dispersion inférieure aux mâles qui les suivent. Néanmoins, une étude plus récente sur trois espèces de canards (Blums et al. 2003) tend à indiquer que les femelles qui nichent à proximité de leur lieu d'élevage n'ont pas un meilleur succès de reproduction que les autres. Plus le site de reproduction est favorable, meilleur est le succès de reproduction indépendamment de la distance parcourue (Coulton et al. 2011).

Chez la plupart des oiseaux, les distances de dispersion natale effectuées par les femelles sont donc plus élevées que chez les mâles pour lesquels un comportement philopatride est sans doute plus bénéfique (Greenwood et Harvey 1982).

## Morphologie

La condition corporelle est une variable bien étudiée en écologie et en évolution, souvent reliée à des composantes de la valeur sélective, comme l'investissement dans la reproduction, la survie, ou encore la charge parasitaire (A. J. Green 2001; Labocha, Schutz, et Hayes 2014). Elle est aussi un facteur qui pourrait influencer la distance de dispersion natale (J. Clobert et al. 2012). En effet, il y a une forte variation de taille ou de masse entre individus d'une même population. Cette variabilité phénotypique pourrait expliquer, au

moins en partie, les différences de distance de dispersion entre individus d'une même population. Néanmoins d'une étude à l'autre la corrélation observée ne va pas dans le même sens. Certains auteurs montrent que ce sont les individus à la condition corporelle supérieure à la moyenne de la population qui parcourent les distances les plus importantes, explorent de nouveaux territoires et affrontent des individus en compétition intra et inter spécifique (Dufty et Belthoff 2001; Barbraud, Johnson, et Bertault 2003; Bowler et Benton 2005). Les individus à haute condition corporelle seraient de « meilleure qualité » et pourraient assumer les coûts engendrés par la dispersion. D'autres auteurs évoquent qu'au contraire, dans un contexte de compétition accrue, les individus les moins compétitifs et de plus faible condition corporelle évitent la compétition intra-spécifique en s'éloignant, ce qui engendre une corrélation négative entre condition corporelle et distance de dispersion, comme cela a été montré chez la musaraigne carrelet *Sorex araneus* (Hanski, Peltonen, et Kaski 1991) ou chez l'hirondelle rustique *Hirundo rustica* (Saino et al. 2014). Les individus de faible condition corporelle ne sont pas suffisamment compétitifs face aux congénères à plus forte condition corporelle qui préfèrent rester sur des zones connues offrant de meilleures chances de survie.

Une étude menée en Norvège sur la mésange charbonnière *Parus major* (Skaraas 2016) explore le lien entre masse et statut de dispersion pour les deux sexes. Cette étude révèle que seuls les mâles ont une différence de masse en fonction de leur lieu d'origine. Les mâles locaux, même s'ils ne présentent pas de différence de taille (aile / tarse) avec les immigrants, sont en revanche plus lourds que ces derniers. Une autre étude sur la relation entre masse et distance de dispersion montre que chez la crécerelle de Maurice *Falco punctatus* les femelles dispersant plus loin sont plus légères que les femelles philopatriques (Nevoux et al. 2013). Ainsi, pour ces deux espèces sédentaires, les individus de « meilleure qualité » sont moins dispersants mais ce résultat peut différer entre sexe.

Un des aspects difficiles à appréhender est la phénologie de la dispersion. Quand disperser ? Cette question est reliée à la masse des individus dans une étude sur la mésange nonette *Poecile palustris* chez qui les derniers individus qui partent sont généralement plus petits que leurs frères et sœurs ce qui pourrait augmenter leur chance de survie car ils continuent à s'alimenter sur le territoire des parents (J.-Å. Nilsson et Smith 1985).

La condition peut donc être un aspect déterminant dans les comportements de dispersion (Figure 2).

### Personnalité

En écologie comportementale, de nombreuses études récentes s'intéressent aux différences entre individus qui exhibent des comportements stables dans le temps et héréditaires. On parle dans ce cas de « personnalité » (Réale et al. 2007; Bell, Hankison, et Laskowski 2009; van Oers et Sinn 2011). Il a récemment été suggéré que les distances de dispersion peuvent être influencées par la personnalité des individus. Dans trois études hollandaise (Dingemanse et al. 2003), anglaise (Quinn et al. 2011) et belge (van Overveld et al. 2014) sur la mésange charbonnière, les juvéniles immigrants ont des scores d'exploration en milieux nouveaux plus importants que les juvéniles résidents. Les individus qui sont les plus explorateurs sont aussi les plus dispersants. En effet, lors de la dispersion, les

environnements nouveaux se multiplient à mesure de la progression sur de nouveaux territoires et cela demande des prises de décision auxquelles les individus font face de manière hétérogène en fonction de leur personnalité. Des personnalités plus audacieuses iront plus loin dans l'exploration : leur dispersion dans un nouvel environnement sera donc plus importante. Ce résultat est en accord avec la littérature sur l'ensemble des vertébrés, qui montre aussi de manière répétée que les comportements audacieux sont souvent associés à une dispersion plus importante (Fraser et al. 2001; Duckworth et Badyaev 2007; Cote et Clobert 2007). Cependant, il semble que cela ne s'observe pas dans toutes les populations de mésange charbonnière. En effet, en Norvège, le test d'exploration en milieu nouveau ne semble pas corrélé à la dispersion des mésanges (Skaraas 2016).

### 1.2.2 Environnement non social

Concernant l'environnement non social j'ai pris le parti de ne pas présenter le climat. Ses effets sur la dispersion sont montrés sur de larges échelles (Travis et al. 2013) que je n'ai pas la place de traiter ici. Gardons simplement à l'esprit qu'en plus de la prédation, du parasitisme et de la structure paysagère détaillés ci-dessous et présentés dans la Figure 2), les températures (Travis et al. 2013), les précipitations (Roche et al. 2012) et la couverture de neige (Schwartz et al. 2009) peuvent aussi influencer la dispersion.

#### Habitat

La structure et la composition de l'habitat influencent la capacité d'un individu à assurer sa survie et celle de ses descendants. A différents moments de leur vie les individus utilisent des habitats spécifiques. Il en va de même pour les trois étapes de la dispersion.

La décision de partir (émigration) peut être prise en réponse à la qualité de l'habitat sur le lieu de naissance. Les oiseaux de « haute qualité phénotypique » dispersent plus lorsqu'ils naissent dans un habitat de faible qualité, ceci est démontré en particulier chez la mésange charbonnière (Verhulst, Perrins, et Riddington 1997) et expliqué par la corrélation évoquée ci-dessus avec la condition corporelle. La taille des sites de reproduction, leur isolement et leur connectivité avec d'autres sites similaires impactent les événements de dispersion. Par ailleurs, au moment de la dispersion natale, des individus présents sur un petit site ont plus de chance de quitter ce site (Schtickzelle et Baguette 2003).

La présence d'habitats sûrs sur les voies de dispersion natale peut influencer l'étape de transfert. Lors de sa dispersion (transit), la grive des bois *Hylocichla mustelina* utilise des habitats différents de son lieu de naissance (Anders, Faaborg, et Thompson 1998). Pendant la dispersion, cette espèce choisit des habitats avec des couverts de végétation plus denses que ceux des zones de reproduction. Les corridors sont essentiels pour permettre les déplacements des espèces durant les événements de dispersion. Haas (1995) évalue cela chez trois espèces d'oiseaux nord-américains et trouve que les événements de dispersion sont 14 fois moins présents entre une paire d'habitats non connectés qu'entre deux habitats connectés. Dans les deux cas, la présence de structures arborées tend par ailleurs à réduire les risques de prédation et favorise donc le succès de dispersion.

Enfin, une étude sur le choix d'habitat d'une population de mésange huppée *Lophophanes cristatus* (Lens et Dhondt 1994) montre que les individus issus de secondes pontes

s'installent tardivement dans des habitats fragmentés, en comparaison aux individus issus des premières pontes. Pour les auteurs, le choix de ces sites par les émigrants se fait par défaut, arguant que leur condition corporelle moins compétitives les ont poussés dans ces habitats de moins « bonne qualité ».

### Parasitisme

Des études se sont intéressées à la relation entre la présence de parasites et la propension à disperser. La présence de tiques *Ixodes uriae* chez la mouette tridactyle *Rissa tridactyla* augmente la probabilité de dispersion de reproduction des individus (Boulinier, McCoy, et Sorci 2001).

Chez l'hirondelle à front blanc *Hirundo pyrrhonota* la présence de puces hématophages *Ceratophyllus celsus* et de punaises *Oeciacus vicarius* semble favoriser la dispersion natale des poussins fortement impactés par ces deux parasites (Brown et Brown 1992). Ainsi, la présence de parasites est associée à une augmentation des distances de dispersion. Les individus fortement impactés par des parasites augmenteraient ainsi leur valeur sélective en quittant un site où ils (ou leurs poussins) ont de grandes chances d'être de nouveau impactés.

### Prédation

La prédation est une force sélective qui peut agir pour favoriser les événements de dispersion (Weisser 2001), de manière assez similaire aux effets du parasitisme. C'est le cas chez la chouette de Tengmalm *Aegolius funereus* dont les distances de dispersion de reproduction augmentent à la suite d'exposition à un prédateur : la martre *Martes martes* (Hakkarainen et al. 2001).

Le parasitisme et la prédation ne sont pas décrits dans la Figure 2, car ils sont intrinsèquement liés à l'habitat.

#### 1.2.3 Environnement social : lien entre densité, choix de partenaire et dispersion

la densité de population peut aussi avoir des conséquences positives ou négatives sur la dispersion en fonction des espèces et/ou des populations (McPeck et Holt 1992; E. Matthysen, Van de Castele, et Adriaensen 2005; Kim, Torres, et Drummond 2009).

Dans une revue sur les liens entre dispersion et densité, Matthysen (2005) évoque une hausse des distances de dispersion lorsque les densités sont élevées dans six études expérimentales sur sept traitants de la relation densité-dispersion. La compétition interindividuelle est alors de deux ordres : 1) la compétition alimentaire et 2) la compétition pour l'occupation de l'espace. Ces compétitions ont des effets délétères sur plusieurs traits comme le stress, la fécondité ou la survie (Smith et Blumstein 2008). La compétition force donc certains individus à disperser loin de leur zone de naissance (Hamilton et May 1977; Taylor 1988; Nicolaus et al. 2012). A contrario, dans une expérience effectuée par Keppie et

Towers (1992) au Canada pour explorer l'effet de la densité sur la probabilité de dispersion tous les adultes de Tétras du Canada *Dendragapus canadensis* furent retirés d'une population. En l'absence de compétition totale avec les adultes, donc indépendamment des facteurs de densité, les juvéniles ont tout de même dispersé en dehors de leur lieu de naissance.

En revanche, une forte densité peut être bénéfique aux individus car elle facilite la recherche de partenaires pour pouvoir se reproduire (Pyle, Sydeman, et Hester 2001; Kim, Torres, et Drummond 2009). Une forte densité peut aussi augmenter les chances de trouver de la nourriture, ceci est particulièrement vrai pour les espèces grégaires (Clark et Mangel 1986). Pour certaines espèces adoptant des comportements de groupe, une densité élevée réduirait ainsi les distances de dispersion (Danchin et Wagner 1997; Blandine Doligez et al. 2003).

A noter que dans une étude sur la dispersion natale du passerin indigo *Passerina cyanea* (Payne et Payne 1993) la relation entre densité de population et distance de dispersion n'a pas été retrouvée.

### 1.2.4 Contexte génétique : hérédité

#### Déterminisme génétique de la migration

La base génétique de deux caractéristiques de la migration saisonnière, orientation et distance, a pu être vérifiée lors d'une expérience portant sur les oiseaux migrateurs (Perdeck 1958). Un nombre important d'étourneaux sansonnets *Sturnus vulgaris* ont été déplacés vers le sud avant leur migration automnale. Les adultes sont retournés sur leur lieu d'hivernage classique en corrigeant leur trajectoire tandis que les juvéniles ont conservé l'axe de migration initial et sont donc partis hiverner bien plus au sud que les adultes. Reste à savoir si la génétique peut aussi intervenir dans les processus de la dispersion. C'est ce qui est développé dans ce paragraphe en évoquant un lien possible entre la dispersion et la migration et en détaillant l'importance de l'hérédité dans le comportement de dispersion (Figure 2).

Les déplacements saisonniers migratoires répondent à des contraintes environnementales limitant la ressource alimentaire, ils ne participent pas aux flux de gènes. Néanmoins, Winkler (2005) suspecte que les mécanismes influençant la dispersion seraient à l'origine des premiers mouvements de migration, mouvements permettant de pallier au manque de nourriture (Levey et Stiles 1992). Dans tous les cas il est démontré des corrélations entre migration et dispersion. En particulier, les espèces migratrices dispersent plus loin que les espèces sédentaires (Paradis et al. 1998; Sutherland et al. 2000; Dawideit et al. 2009).

#### Hérédité de la dispersion

La question de l'hérédité de la dispersion est apparue relativement tardivement, les facteurs environnementaux étant jusque-là mis en avant dans les études sur la dispersion, car plus faciles à explorer. Les premières études explorant une potentielle base génétique dans les déterminants de la dispersion ont analysé la dispersion au sein de fratries (Newton,



Marquiss, et Village 1983; Ims 1989; Léna et al. 1998; E. Matthysen, Van de Castele, et Adriaensen 2005; Sharp, Simeoni, et Hatchwell 2008). Il est alors démontré qu'il existe des ressemblances dans la dispersion pour des individus apparentés. Dans une étude sur les mésanges charbonnières, Dingemanse et collaborateurs (2003) montrent des corrélations manifestes entre les comportements exploratoires des adultes et la dispersion natale de leur progéniture en affectant directement le phénotype de ceux-ci. Les individus au score d'exploration les plus élevés sont les individus qui dispersent le plus. Cela a aussi été démontré par Quinn et al. (2011) et van Overveld et al. (2014) chez la même espèce. Ces corrélations entre dispersion et apparentement sont difficiles à extraire des liens environnementaux et des effets parentaux dont ils dépendent.

Depuis un peu plus d'une décennie, les approches de génétique quantitative reposant sur des phénotypes mesurés en milieu naturel dans des populations où l'apparentement entre les individus est connu, ont permis d'estimer l'héritabilité de la dispersion en utilisant des modèles mixtes (modèle animal) plutôt que des régressions entre apparentés. Doligez et coll. (2009) donnent des estimations d'héritabilité de la dispersion au sein d'une population de gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* étudiée sur des sites de qualité variable. On y découvre aussi que les frères et sœurs montrent une ressemblance significative dans la propension à la dispersion. Charmantier et coll. (2011) obtiennent des résultats similaires en indiquant une variance génétique significative dans la propension individuelle à disperser chez l'Albatros hurleur *Diomedea exulans* sur l'île de Crozet.

Les études qui explorent le lien entre la génétique et la dispersion sont peu nombreuses. C'est en 2013 que Mueller et al. (2013) découvrent un couplage génétique de la dispersion locale et du comportement exploratoire, trouvant une corrélation génétique fortement positive entre la distance de dispersion locale et le taux d'exploration.

L'ensemble de ces études démontre que chez plusieurs espèces aviaires, le comportement de dispersion est influencé, au moins en partie, par l'expression de certains gènes. L'utilisation de nouvelles méthodes de génomiques permettront peut-être bientôt d'identifier des gènes impliqués dans le comportement de dispersion, bien que le déterminisme de ce comportement complexe soit très certainement multigénique.

### 1.3 Les conséquences de la dispersion natale

La dispersion entraîne un flux d'individus ce qui a des conséquences sur la dynamique et la génétique de population (Figure 2). Les conséquences sur les individus eux-mêmes peuvent être tantôt bénéfiques tantôt coûteuses en fonction du contexte et des espèces. Par exemple chez les marmottes à ventre jaune *Marmota flaviventris*, les individus qui dispersent ont une survie un peu inférieure à ceux qui sont philopatrics, mais les individus dispersants bénéficient en revanche d'une valeur sélective (survie et production de jeune) plus élevée (Van Vuren et Armitage 1994).

#### La survie

La dispersion a des effets directs sur la survie des individus (Stamps 2001; Brown, Brown, et Brazeal 2008; Doligez et Pärt 2008) car disperser expose l'individu à de nouvelles

contraintes. En effet, plusieurs défis s'imposent à un individu naïf dans son nouvel environnement.

Par la traversée de territoires inconnus et le déplacement en milieux ouverts, la dispersion expose à la prédation (Vuren et Isbell 1996). La prédation est l'un des facteurs qui influence le plus la survie juvénile. Une fois les juvéniles « installés », la survie juvénile augmente rapidement après avoir passé les premières semaines de dispersion, comme en atteste cette étude sur le Tétraz lyre *Tetrao tetrix* où la survie passe de 0,54 (septembre-février) à 0,95 (mars-août) (Warren et Baines 2002) avec comme explication le fait que les individus deviennent plus alertes face aux prédateurs tels que les rapaces. La prédation peut intervenir lors des trois étapes clés de la dispersion (Weisser 2001). Une étude sur le petit-duc maculé *Otus asio* (Belthoff et Ritchison 1989) indique que les événements de prédation intervenant lors de la dispersion sont plus importants après avoir quitté le site de naissance (67%) que lors de la période de pré-dispersion (18,2%). L'interprétation de ce résultat est qu'en environnement nouveau les individus en transit s'exposent d'avantage au risque de prédation.

Le lien entre dispersion et survie peut cependant varier en fonction des conditions environnementales. Par exemple, Korpimäki et Lagerstrom (1988) montrent que pour les chouettes de Tengmalm *Aegolius funereus* la survie est deux fois plus élevée pour les individus dispersants lors des années de prolifération de campagnols que dans les années de basse densité de celui-ci. Lors des années d'invasion de campagnols, la dispersion permet aussi de réduire la compétition avec les conspécifiques. Ainsi la dispersion n'est pas avantageuse chaque année.

### Le succès de reproduction

Il est difficile de savoir si les individus qui ont dispersé ont plus de descendants que les autres tant les exemples que peut fournir la littérature ne semblent pas converger. Néanmoins, il semble nécessaire de préciser que les individus dispersants peuvent présenter des traits, liés à la reproduction, différents par rapport à leurs conspécifiques non dispersants. Certains auteurs relatent ainsi une fécondité plus élevée pour les individus dispersants, des dates de reproduction plus précoces, et un développement des juvéniles plus rapide (Ronce, Perret, et Olivieri 2000; Cotto, Kubisch, et Ronce 2014).

On retrouve ici un lien entre dispersion et densité de population avec un effet sur le succès reproducteur des individus. En effet, la soustraction d'individus due à la dispersion augmente la fitness des individus restés sur place en limitant les interactions avec les conspécifiques (Taylor 1988; Lambin, Aars, et Pieltney 2001). Néanmoins, les individus dispersants, à la recherche de partenaire de reproduction, sont attirés par la présence de conspécifiques ce qui a pour conséquence d'augmenter la densité de la population d'immigration.

## Flux de gènes

Le flux de gènes entre populations a lieu par événements de dispersion et réduit ainsi la consanguinité (Gandon 1999; Bowler et Benton 2005; Ronce 2007). S'il n'y a aucun flux de gènes (donc aucune dispersion) entre deux populations, deux options aux conséquences majeures sont à envisager.

Tout d'abord un isolement prolongé des populations peut mener à une spéciation. Quand deux populations se trouvent isolées l'une de l'autre alors les pressions de sélection, inhérentes à leurs environnements respectifs, vont produire des spécificités uniques pour chacune d'elle et encourager l'apparition et la sélection d'adaptations spécifiques. L'absence de dispersion rend impossible la reproduction d'individus issus de ces deux populations, conduisant alors progressivement à un isolement reproductif, renforçant ainsi l'absence de flux de gènes (Wiens et Donoghue 2004a; Glor, Losos, et Larson 2005).

Par ailleurs, si une population ne possède pas le nombre suffisant d'individus permettant de maintenir une taille efficace de population assurant son renouvellement et sans apport d'immigrants, alors cette population est vouée à disparaître (Fahrig et Merriam 1994; D. M. Green 2003). L'absence de flux génique mène alors à l'extinction locale des populations.

Néanmoins, l'isolement populationnel qui entraîne soit l'apparition de nouvelles espèces, soit une extinction locale de population sont des événements peu fréquents et l'apparition d'un à deux émigrants par génération suffit à maintenir un flux de gènes (Lopez et al. 2009).

## Consanguinité

La consanguinité est le résultat de la reproduction entre individus apparentés. Plus le degré d'apparentement augmente plus la consanguinité est élevée (Marta Szulkin et Sheldon 2008). La consanguinité a souvent pour conséquence de réduire la fitness des individus consanguins, comme cela est montré chez la mésange charbonnière (M. Szulkin et al. 2007), et peut être une cause de disparition d'espèce (Frankham 2003). Ainsi une étude sur le pic à face blanche *Leuconotopicus borealis* (Daniels et Walters 2000) indique que les couples formés par des individus apparentés présentent effectivement une survie moindre, un faible taux d'éclosion des œufs et des poussins qui recrutent de façon moins importante que des couples aux partenaires non apparentés. Deux mécanismes existent pour éviter ces effets délétères de la consanguinité : l'augmentation des copulations hors couple comme le font les femelles de mésanges bleues (Foerster et al. 2003) ou les mouvements de dispersion. En effet, la dispersion permet d'éloigner deux individus apparentés. Cela est décrit chez l'outarde Houbara *Chlamydotis undulata* : les femelles dispersent plus loin en présence d'individus apparentés, et pour les mâles la distance de dispersion augmente avec le coefficient de consanguinité (Hardouin et al. 2015).

## 1.4 Méthodes d'étude de la dispersion chez les oiseaux

Suivre les oiseaux de leur lieu de naissance jusqu'à leur lieu de première reproduction représente un défi (Nathan 2001). Lorsque cela ne peut se faire par l'observation visuelle, il est alors nécessaire de marquer les individus. Différents outils sont disponibles pour étudier la dispersion, chacun ayant ses avantages et ses inconvénients propres (Cayuela et al. 2018).

**La méthode par CMR (Capture-Marquage-Recapture)** consiste à marquer de façon individuelle les animaux. Chez les oiseaux, cela consiste, le plus souvent à poser une bague en métal, chaque individu étant alors identifié par une combinaison unique de lettres et de chiffres. Cette technique utilisée depuis 1899 (Niels 2001) permet de marquer un très grand nombre d'oiseaux (plusieurs centaines de milliers chaque année en France) de toutes tailles. Cette marque accompagne l'individu tout au long de sa vie et permet d'estimer la probabilité de capture, la probabilité de survie mais aussi les probabilités d'émigrer et d'immigrer à l'échelle d'une population (Pradel 1996). Il est cependant nécessaire de recapter l'oiseau pour obtenir l'information de déplacement. Les taux de recaptures pouvant être très faibles selon les espèces, le marquage d'un très grand nombre d'individu est nécessaire pour espérer obtenir des résultats.

La **téléométrie**, consiste à poser sur l'oiseau un appareil (ex : GPS, balise argos etc.) qui permettra de connaître la position de l'individu à distance. Ces appareils se miniaturisent (5g) notamment via le système ICARUS : [https://www.youtube.com/watch?v=e\\_KNyhQMjOY](https://www.youtube.com/watch?v=e_KNyhQMjOY). Ces avancées technologiques permettent d'avoir des informations précises sur les déplacements sur de larges zones géographiques. Une grande partie de ces données de déplacement est accessible en ligne sur la plateforme movebank : <https://www.movebank.org/cms/movebank-main>. Cependant, la durée de vie, de tels appareils, n'excède pas quelques années et ils ne sont pas adaptés à des individus de moins de 70g ce qui limite leur utilisation et ne permet pas l'étude d'un grand nombre d'évènements de dispersion.

**Les isotopes** de certains éléments chimiques (atomes dont le noyau contient autant de protons mais qui ont un nombre de neutrons qui varie en fonction de l'environnement) peuvent aussi être utilisés comme méthode d'étude de la dispersion natale (Studds et al. 2012). En effet, les plumes des oiseaux intègrent dans leur composition les proportions d'isotopes propres à leur lieu de croissance. Ainsi les juvéniles, même s'ils ont dispersé après leur naissance, retiendront jusqu'à la mue pré-reproduction, la signature isotopique du lieu où ils ont grandi. Cela nécessite, cependant, d'avoir des références pour pouvoir comparer la valeur isotopique d'un individu aux paysages isotopiques environnant.

**Les approches génétiques** peuvent aussi permettre de quantifier les évènements de dispersion (Broquet et Petit 2009). Les données issues de séquençage nouvelle génération (NGS), permettent maintenant de fournir des informations sur les niveaux de connectivité entre individus et populations même chez les espèces pour lesquelles il peut être difficile de déduire la connectivité génétique en raison de la grande taille de la population ou des taux

de dispersion élevés (Gagnaire et al. 2015). Le coût élevé de ces techniques reste cependant un frein important pour démocratiser cette approche.

Avec cette masse conséquente de données génétiques ou télémétriques, le plus difficile semble maintenant d'établir un cadre de travail pour analyser, stocker et partager des données de plus en plus complexes et répondre aux questions biologiques (Williams et al. 2020).

Malgré les possibilités offertes par ces nouvelles technologies, étant donné le coût des études génétiques et les poids trop importants des appareils embarqués, l'étude de la dispersion de beaucoup d'espèces reposent encore sur les CMRs.

### 1.5 Problématique et objectifs

L'une des limites majeures dans la caractérisation de la dispersion par CMR pour une espèce est que, pour des raisons logistiques, la zone couverte par un site d'étude est souvent plus petite que la distance qu'est capable de parcourir un individu en une journée (Paradis et al 1998). Ainsi les événements de dispersion hors site d'étude ne peuvent pas être détectés et donc quantifiés (Franzén et Nilsson 2007).

La mésange bleue est un oiseau très étudié en ornithologie et en écologie (Stenning 2018) mais comme l'exposé des connaissances le montrera, l'estimation de ses capacités de dispersion a été jusqu'ici très imparfaite, en particulier du fait de la distance géographique entre sites étudiés.

D'après la littérature, les mésanges bleues sont capables de voler entre 20 et 40 km/ jour (Nowakowski et Chruściel 2004). Les stations de l'étude à long terme de cette espèce en Corse sur lesquelles mon étude focalise, couvrent, en moyenne, une surface de 140 hectares, les sites sont donc trop petits en l'état pour étudier la dispersion de la mésange bleue par des méthodes de CMR sans biais vers une sous-estimation de la dispersion. Etudier la dispersion chez cette espèce permettra notamment d'apporter des connaissances fondamentales pour comprendre le maintien de la variation phénotypique au sein de ces populations

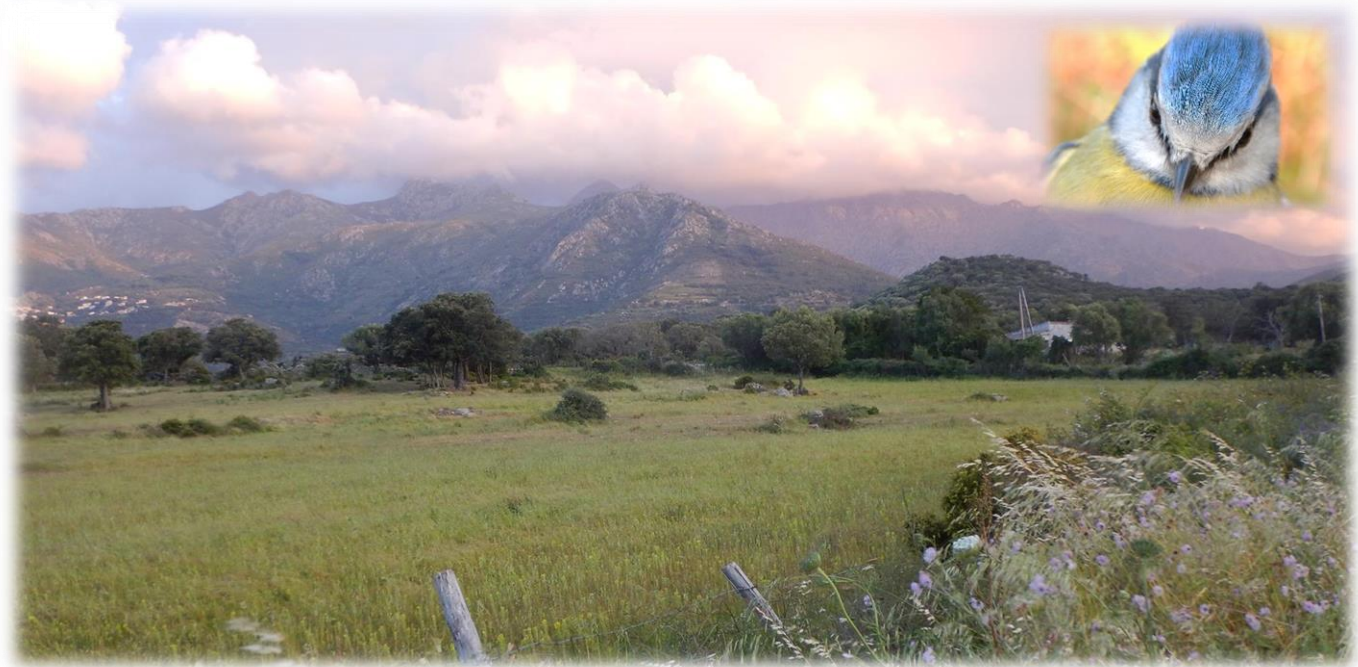
**J'ai par mon travail élargi la zone de nos sites d'étude, et créé un protocole spécifique à la dispersion.** Ce protocole nommé pour la suite de ce travail, « protocole spécifique » m'a permis d'aller chercher les oiseaux ayant dispersé hors de nos stations habituelles tout en ayant des moyens humains et financiers réalistes pour effectuer cette étude sur deux ans.

Ce mémoire présente deux ensembles de résultats **visant à améliorer notre connaissance sur la dispersion natale chez la mésange bleue.**

- Dans le **chapitre « vérification des paramètres »**, j'ai contrôlé l'efficacité du protocole spécifique à l'étude de la dispersion natale. Pour cela, tout d'abord, j'ai vérifié que ce protocole spécifique permettait de valider l'hypothèse de la philopatrie des reproducteurs. Puis, j'ai évalué les paramètres rendant compte i) du statut de reproduction des individus

capturés au filet ii) de la suffisance du périmètre de la zone d'étude issu du protocole spécifique afin de m'assurer de la fiabilité des distances de dispersion natale proposées grâce à ce protocole spécifique.

- Dans le **chapitre « déterminants de la dispersion »**, j'ai utilisé des données issues de ce protocole spécifique mais aussi du protocole classiquement utilisé dans nos population (le protocole « station » issu du suivi à long terme, voir plus loin pour les détails) pour répondre aux questions : Quelle est la distribution de la dispersion natale des femelles et des males de mésange bleue ? Où vont les individus issus des populations étudiées ? Quels sont les facteurs qui influencent ces évènements de dispersion ?



1. La Mésange bleue
2. Le programme d'étude à long terme
3. Le protocole d'étude de la dispersion
4. Analyses statistiques

*“La plus grande récompense de nos efforts n'est pas ce qu'ils nous rapportent, mais ce qu'ils nous permettent de devenir”*

*John Ruskin*

### 2.1. La mésange bleue

La mésange bleue *Cyanistes caeruleus* occupe tous les milieux arborés, bien qu'elle soit moins présente dans les forêts de conifères. C'est un passereau répandu sur l'ensemble du paléarctique occidental (Figure 3) et on la rencontre de manière continue de l'Irlande jusqu'au contrefort de l'Oural, et de la Suède jusqu'à la façade nord de la Méditerranée. Sept sous-espèces sont décrites (Shirihai et Svensson 2018). C'est l'un des passereaux les plus communs en Europe et ses effectifs globaux sont en légère augmentation depuis les années 2000 (EEBC). Présentes sur l'ensemble du territoire de métropole, les populations de mésange bleue en France sont aussi en augmentation depuis les années 2000 (STOC-Vigie Nature).

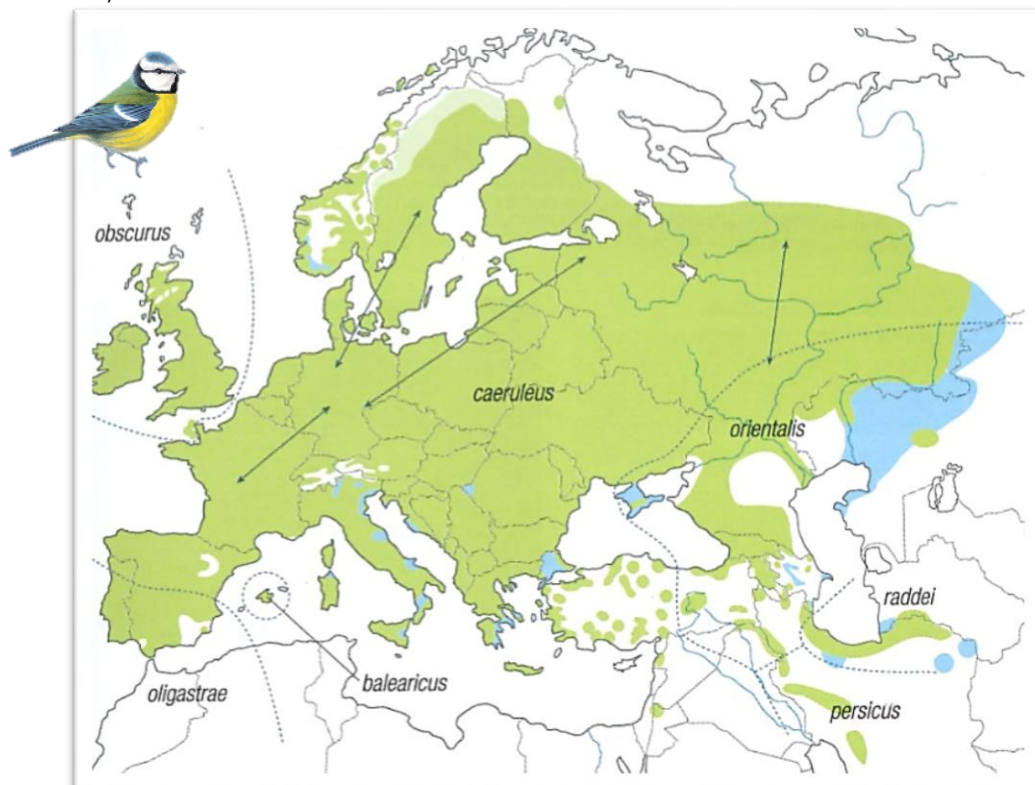


Figure 3 : Carte de répartition de la mésange bleue et des sous-espèces. En bleu zone de présence hivernale, en vert zone de présence à l'année, les flèches représentent les mouvements saisonniers. Source : (Shirihai et Svensson 2018)

La mésange bleue est un oiseau très prolifique capable d'effectuer une à trois nichées par an, de cinq à quinze œufs par ponte. Elle est de petite taille (11cm) et sa masse est comprise entre 9 et 12g (Stenning 2018). Son régime alimentaire est essentiellement constitué de chenilles « sans poils » au printemps et de graines en hiver (Stenning 2018). Elle est socialement monogame et les deux partenaires participent à la reproduction. Les mésanges bleues nichent facilement dans des cavités artificielles et adoptent rapidement les nichoirs mis à leur disposition. Peu farouche, elle supporte facilement la capture pendant la saison de reproduction sans que cela n'impacte durablement la durée d'incubation. C'est un oiseau



peu nerveux en main, considéré comme l'un des oiseaux les moins sensibles à la manipulation (Duarte 2013), ce qui permet de faire rapidement les mesures, c'est. C'est donc une espèce modèle très propice à collecter de grands jeux de données lors de la saison de reproduction.

### Les déplacements chez la Mésange bleue

**En période de reproduction** un suivi par télémétrie au sein de nos stations corses (Tremblay et al. 2004a) indique que des individus se déplacent, en moyenne, dans un rayon de  $25.2 \pm 12.3$ m dans une forêt de chêne blanc et de  $53.2 \pm 22.9$ m dans une forêt de chêne vert pour la recherche de l'alimentation des poussins. Les individus sont rarement détectés à plus de 200m de leur nid.

**Juste après avoir quitté le nid**, soit avant les prémices de la dispersion natale, les déplacements se font dans un premier temps en groupe familial. Les juvéniles de mésanges bleues apprennent à effectuer leur recherche alimentaire majoritairement en forêt de chêne à des distances allant de 600 mètres à plus de deux kilomètres de leur lieu de naissance comme montré en Belgique (Overveld et al. 2017).

**Lors de la saison automnale** la mésange bleue est réputée être un oiseau sédentaire. Elle n'effectue généralement pas de déplacement saisonnier ; c'est strictement le cas dans nos stations d'études en Corse où il n'y a pas de cas documentés de mouvements entre la Corse et le continent (<https://crbpodata.mnhn.fr/>), mais nous ne pouvons exclure des mouvements au sein de la Corse. Une étude récente en génomique montre par ailleurs que les populations corses sont certainement isolées génétiquement des populations continentales depuis la fin de la dernière ère glaciaire il y a environ 10,000 ans (Perrier et al. 2020). Il semble qu'il lui soit impossible de voler sur de longues distances au-dessus de la mer comme en atteste aussi l'absence de données de mouvement entre l'Angleterre et la France (<https://crbpodata.mnhn.fr/>). Pour autant, ce manque de mouvement n'est pas une généralité sur l'ensemble de la population. En effet, certaines années les populations du nord de l'Europe (Lituanie, Suède, Danemark) effectuent des déplacements longue distance de manière irrégulière (irruptions) jusqu'à atteindre les bords de la Méditerranée, atteignant une vitesse de vol jusqu'à 38km/jour (Nowakowski et Chruściel 2004). La dernière irruption massive date de 2012 en Suède où plus de 250 000 mésanges ont été notées en migration active (<https://www.trektellen.org>). Certaines populations seraient donc plutôt considérées comme migratrices partielles (Stenning 2018). Une étude Suédoise (A. L. K. Nilsson, Alerstam, et Nilsson 2008) indique une distance médiane de migration de 82 km. Sur le site de Falsterbo, en Suède, cette saisonnalité est chaque année remarquée de mi-septembre à mi-octobre (Heldberg et Karlsson 1997) et de plus en plus marquée ces dernières décennies (A. Nilsson 2007). Les données de retours vers leurs lieux de reproduction étant très exceptionnelles (CRBPO DATA), le devenir de ces individus migrants reste incertain. Par ailleurs, ces individus sont disproportionnellement des juvéniles à 91,5% (Heldberg et Karlsson 1997).

**Au printemps**, les juvéniles s'installent sur leur premier lieu de reproduction et défendent un territoire par le chant (Figure 4). Toutes les études traitant de la **dispersion natale** chez la

mésange bleue démontrent qu'il y a une différence en fonction du sexe : les femelles dispersent plus loin que les mâles entre leur lieu de naissance et leur lieu de première reproduction. Les études empiriques sur le sujet indiquent une dispersion natale de 350m pour les mâles et proche de 800m pour les femelles (Cf : Tableau 1). Cette différence entre sexes se retrouve aussi dans un modèle qui a exploré la dispersion natale chez la mésange bleue et propose une distance de dispersion de 669m pour les mâles et de 1210m pour les femelles (Tufto et al. 2005). A noter que toutes les études citées ici reposent sur des suivis de populations avec des dispositifs de niochirs. La densité de présence de niochirs et leur répartition non aléatoire dans les zones étudiées pourraient fortement influencer les données récoltées sur les distances de prospection alimentaire (ci-dessus) et de dispersion. La dispersion natale au sein de nos populations a été étudiée au travers de groupes entrants (immigrants) et sortants (émigrants). Les femelles immigrantes pondent moins d'œufs mais produisent des poussins plus lourds qui ont moins de chance de recruter sur la station (Julliard, Perret, et Blondel 1996).



Figure 4 : Mâle de Mésange bleue, baguée, défendant son territoire. Corse 2015

**La dispersion de reproduction** peut concerner un grand nombre d'individus, jusqu'à 80% (Valcu et Kempenaers 2008). Elle est cependant souvent très réduite en distance, comme dans une étude espagnole qui montre que les mâles ont une moyenne de dispersion de reproduction de  $36,5 \pm 8,1$  m alors que les femelles ont une distance de dispersion un peu plus importante  $80,12 \pm 8,18$  m (García-Navas et Sanz 2011).

Dans les populations corses on retrouve des distances de dispersion de reproduction similaires à celles décrites en Espagne. La médiane de dispersion de reproduction est de  $32 \pm 103$ m pour les mâles et de  $47 \pm 115$ m pour les femelles, les couples se reproduisent régulièrement dans le même niochir ou un niochir voisin (partie 3.1).

## 2.2. Le programme d'étude à long terme de la mésange au CEFE

**Localisation**

En 1976 Jacques Blondel initiait une étude sur les mésanges en installant des nichoirs dans le Var, ainsi qu'en Corse (France) sur le territoire de la Balagne (Figure 5). Trois sites sont étudiés chaque année dans le nord-ouest de la Corse. La station de E-Pirio ( $42^{\circ}34'N$ ,  $08^{\circ}44'E$ ) composée de deux sous-stations et regroupant 205 nichoirs, fait l'objet d'un suivi annuel de reproduction des mésanges depuis 1976 et se situe dans une forêt de chênes verts *Quercus ilex* à 200m d'altitude. La station de D-Muro ( $42^{\circ}32'N$ ,  $08^{\circ}55'E$ ) est composée de trois sous-stations, se situe à 350m d'altitude et regroupe 120 nichoirs. Les mésanges y sont étudiées annuellement depuis 1994. Enfin, la station de E-Muro ( $42^{\circ}35'N$ ,  $08^{\circ}57'E$ ) est composée de trois sous-stations et regroupe 75 nichoirs à 100m d'altitude. Elle est étudiée depuis 1999. D-Muro est dominée par des chênes décidus (voir Figure 8), alors que E-Muro et E-Pirio sont dominées par des chênes sempervirents (E pour *evergreen* en anglais).

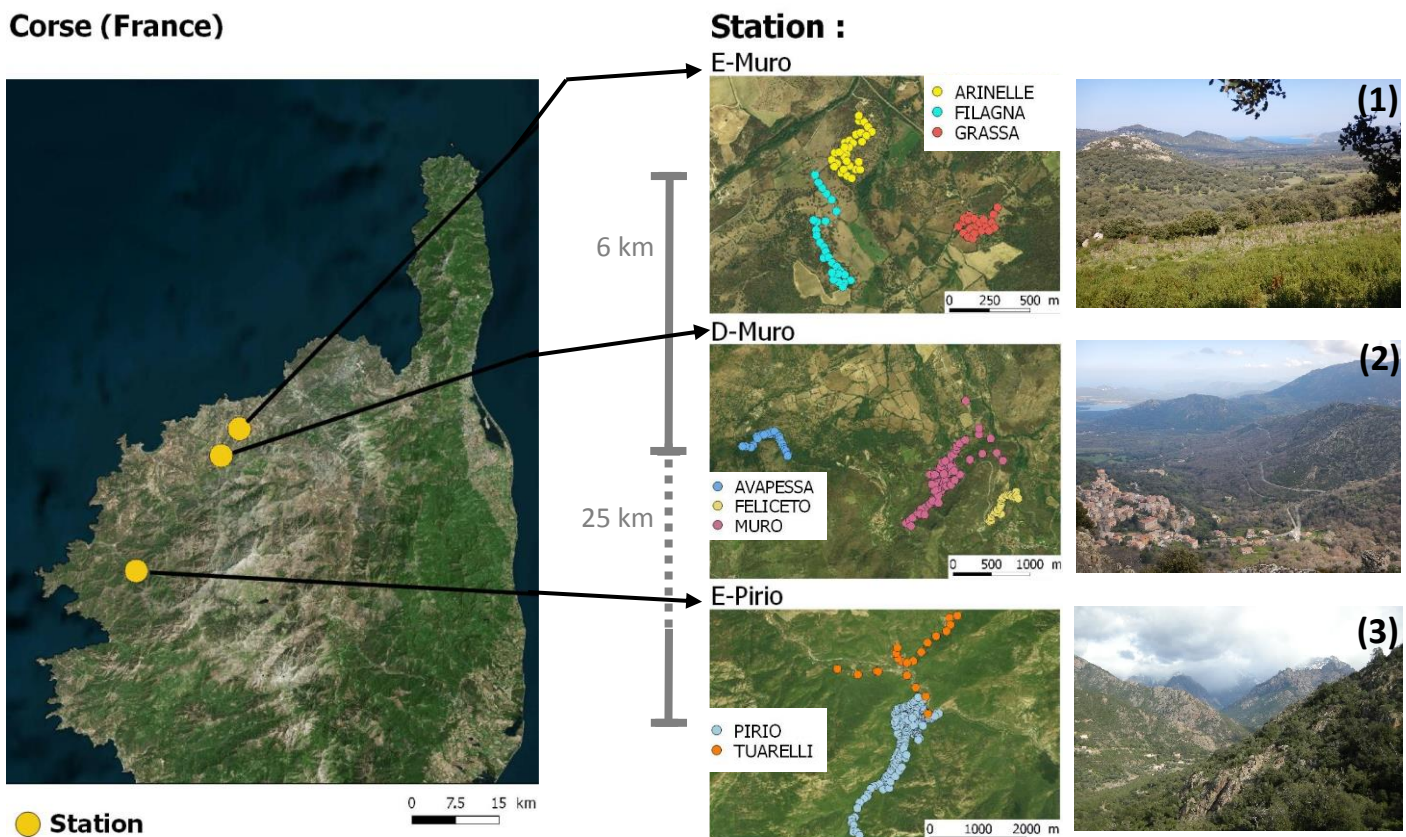


Figure 5 : Localisation des nichoirs pour chaque station d'étude en Corse. Les stations sont distantes de 6km entre E-Muro et D-Muro et de 25km entre D-Muro et E-Pirio. Chaque station est composée de deux à trois sous-stations indiquées par des points (= nichoirs) de couleurs différentes. Les paysages 1,2,3 correspondent respectivement aux paysages des stations de E-Muro, D-Muro et E-Pirio.

### Protocole général

Chaque printemps, de nombreux chercheurs, étudiants et agents techniques du CEFE suivent la phénologie de reproduction des oiseaux se reproduisant dans les nichoirs, souvent en collaboration avec d'autres unités de recherche, notamment l'Université du Québec à Montréal (UQAM). Les nichoirs sont suivis au moins une fois par semaine entre fin mars et fin juin pour déterminer la date de ponte, le nombre d'œufs pondus et le nombre de poussins éclos et envolés pour chaque nichée (Blondel et al. 2006; Anne Charmantier et al. 2016), ce qui permet de suivre pour chaque nichée la phénologie de reproduction, de la construction du nid jusqu'à l'envol des poussins (Figure 6). Les adultes sont capturés dans les nichoirs lorsque les poussins ont entre neuf et quinze jours, identifiés ou bagués par un numéro unique inscrit sur une bague métal fournie par le Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO, Paris, France).



Figure 6: Suivi des étapes de toute la phénologie de reproduction de la mésange bleue, du début de la construction du nid jusqu'à l'envol des poussins.

Il y a 1236 évènements de recrutement connus entre 1976 et 2016, c'est-à-dire 1236 poussins nés dans un nichoir qui se sont ensuite reproduit. Pour ces individus diverses informations sont disponibles et/ou mesurées.

**L'âge** est déterminé par l'observation du contraste entre les plumes des couvertures primaires et des grandes couvertures qui permettent de déterminer si l'individu a un an (juvénile) ou plus (adulte) (Demongin 2016).

**Le sexe** est déterminé par l'intensité du bleu (plus prononcé chez le mâle) et la présence d'une plaque d'incubation présente uniquement chez la femelle durant la saison de reproduction (Demongin 2016). Chez 2375 poussins nés entre 2000 et 2015, le sexe a été déterminé par la biologie moléculaire.

**La biométrie.** Cela concerne chez les adultes : la masse en grammes (N = 1209), la longueur du tarse en millimètre (N = 1218). J'ai utilisé la condition corporelle pour 1201 mésanges recrutées, cette mesure est une mesure de la masse ramenée à la taille de l'oiseau (tarse). Certains de ces individus adultes ont été capturés plusieurs fois, j'ai fait le choix de conserver l'ensemble des données en réalisant une moyenne de ces mesures multiples. Enfin, la longueur de l'aile en millimètre a été mesurée chez 1212 mésanges recrutées.

Concernant la biométrie des poussins, je dispose de la masse de 1130 poussins.

**Des mesures complémentaires de personnalité** sont accessibles depuis 2011. La docilité de 562 mésanges adultes a été mesurée par un score de 0 à 3, qui caractérise de manière standardisée la défense des individus lorsqu'ils sont manipulés. La docilité des poussins (N = 362) est le nombre de mouvements en main effectués en 10 secondes (Dubuc-Messier et al. 2017). Une autre mesure liée à la personnalité est obtenue en plaçant la mésange dans un environnement nouveau appelé openfield (Dubuc-Messier et al. 2017). Un logiciel traque le déplacement de la mésange dans cet environnement et il est alors possible d'obtenir une vitesse de déplacement qui détermine un score d'exploration. Un score d'exploration élevé sera attribué à un individu qui se déplace beaucoup dans la cage openfield durant les 5 minutes du test d'exploration. Ceci a été effectué pour 245 individus recrutés.

**Une mesure rendant compte de l'état physiologique** des individus recrutés est disponible pour 121 mésanges. Il s'agit du rythme respiratoire, c'est-à-dire le temps que met une mésange pour effectuer 30 battements de respiration. Deux mesures sont réalisées avec un repos de 5 min dans un sac de capture entre les deux et c'est la moyenne de deux mesures qui est utilisée.

**Le taux d'occupation des nichoirs** permet de rendre compte des densités de mésanges bleues occupant la station, il correspond au nombre de nichoirs occupés par rapport au nombre de nichoirs disponibles.

**Le nombre de parasites du genre *Protocalliphora*** est déterminé à la station de E-Pirio. Ce sont des larves hématophages présentes dans le matériel du nid, qui sont comptées lorsque les poussins ont 15 jours.

### 2.3. Protocole de l'étude de la dispersion natale

Pour étudier la dispersion natale au sein de nos stations en Corse j'ai utilisé les données du protocole classique le « protocole station », ainsi que les données du protocole que j'ai spécifiquement créé pour cette étude le « protocole hors station ».

#### 2.3.1. Protocole dans les stations

Dans cette première étape, les données pour étudier la dispersion des mésanges bleues sont issues du programme d'étude des mésanges en nichoirs artificiels (Figure 10). Tous les individus nés dans les nichoirs sont identifiés par des bagues uniques et placés sur les poussins à 15 jours ou sur les mésanges adultes non marquées (Tableau 2).

Tableau 2 : Effectifs de mésanges marquées sur les trois sites d'étude corses depuis leur création.

	Poussins né sur les stations	Mâles adultes		Femelles adultes	
		Recruté	Bagué	Recruté	Bagué
D-Muro de 1999 à 2015	9240	233	511	149	631
E-Muro de 2001 à 2015	3473	132	177	73	221
Pirio de 1976 à 2015	9 342	315	556	159	625
Total	22055	680	1244	381	1477

Ainsi, entre 1976 et 2015 plus de 22 000 mésanges ont été marquées au stade poussin et parmi ces poussins 1061 mésanges (680 mâles et 381 femelles) sont venues se reproduire sur une station (Tableau 2). De plus, 2721 mésanges (1244 mâles et 1477 femelles) immigrantes (*i.e.* qui ne sont pas nées dans un nichoir de leur station de reproduction) se sont reproduites au moins une fois sur les stations.

Si l'un des poussins nés dans un nichoir est capturé les années suivantes en période de reproduction au sein d'une station, il est alors possible d'obtenir la distance de dispersion natale qui correspond à la distance parcourue entre le nichoir de naissance et le nichoir de première reproduction lorsqu'un poussin se reproduit (*i.e.* est recruté).

Les individus se reproduisant ou naissant dans des cavités naturelles (Figure 7) ne sont pas identifiés et constituent une limite à la connaissance globale de la dispersion au sein de la station. Néanmoins, au cours de mes huit saisons de terrain, la découverte de ces cavités dans les stations est restée un évènement rare (8 nids en huit ans). Les forêts étudiées sont en effet jeunes (50-200 ans) et offrent peu de cavités naturelles en dehors des nichoirs proposés.



Figure 7 : Nichoir artificiel (1) et cavité naturelle (2) utilisés par des mésanges bleues

### 2.3.2. Etude hors station

Dans la seconde étape de cette étude visant à décrire la dispersion natale chez la mésange bleue, j'ai établi un nouveau protocole et l'ai appliqué durant deux années (2015-2016) pour

étudier la dispersion natale en s'affranchissant de certaines contraintes liées au protocole de base (dispositif de nichoir pour l'étude à long terme).

### Test préliminaire

L'élaboration du protocole de l'étude de la dispersion hors des zones d'étude habituelles, s'est effectuée à la suite de prospections, durant la saison de reproduction 2014. Les 21 et 22 mai 2014, durant la période de reproduction, j'ai recherché des mésanges baguées en périphérie des stations de E-Muro et D-Muro dans différents milieux et sans *a priori*. Lors de ces deux journées, 13 mésanges bleues non-baguées ont été observées dans tous les milieux prospectés (chêne liège, aulnaie, oliveraie). Un individu bagué a pu être contacté et capturé, il s'agissait d'un mâle bagué poussin en 2010 à Grassa (E-Muro) qui n'a jamais été reconstrôlé depuis. Ce mâle avait dispersé à une distance de 890m de son nichoir de naissance. Ce test préliminaire a permis de déterminer la cadence d'échantillonnage journalier présenté dans le protocole de capture hors de la station et présenté ci-dessous.

### Surface d'étude

La littérature (Winkel et Frantzen 1991; E. Matthysen, Van de Castele, et Adriaensen 2005; Ortego et al. 2011) indique une distance de dispersion natale pour les femelles avoisinant les 800m (Tableau 1). **Afin d'obtenir la majorité des individus ayant dispersés j'ai doublé cette valeur pour établir le périmètre de recherche.** Ainsi, la zone de prospection s'étend jusqu'à un rayon de 1,5 km autour de chaque station. Les captures pour ce protocole « hors station » commencent au plus proche à 150m des nichoirs (pour ne pas capturer des individus se reproduisant dans une station). C'est à ma connaissance la première fois qu'une technique de recherche d'individus dispersés par capture standardisée, en périphérie de station, est effectuée. Pour des raisons de commodité, **le terme « station » utilisé pour la suite de ce rapport correspond à un périmètre de 150m autour de l'ensemble des nichoirs d'un site d'étude (« station d'étude habituelle »), en grisé sur la Figure 8.**

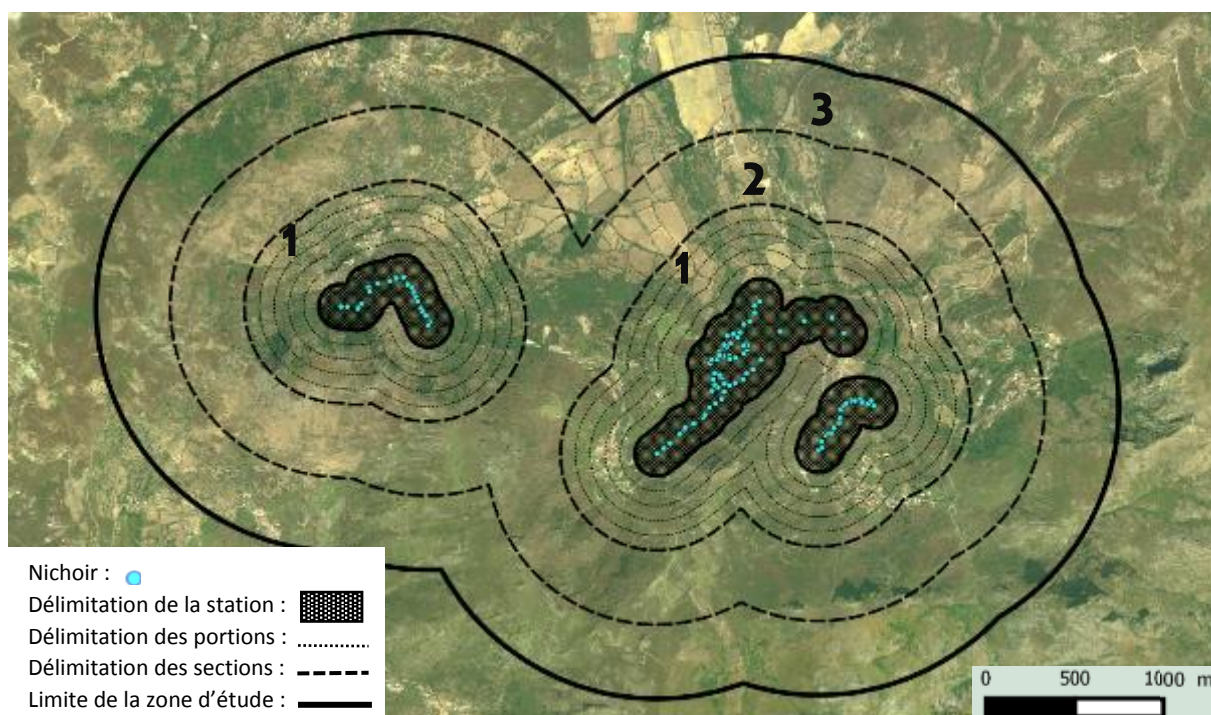


Figure 8 : Zonage proposé pour étudier la dispersion natale sur la station de D-Muro. La station est présentée en gris foncé et les nichoirs avec un point bleu. Le périmètre de capture hors de la station est divisé en trois sections. La section 1 est elle-même divisée en cinq portions de 100m de large et les sections 2 et 3 sont des portions de 500m de largeur.

Pour l'étude de la dispersion hors station, la zone équivalente à un bandeau d'une largeur de 1,5 km autour de chaque station est divisée en trois sections. Chaque section est une portion de 500m : la section 1, qui est la plus proche de la station est elle-même divisée en portions de 100m de largeur, la section 2 est à une distance de 500m à 1km et la section 3 est à une distance de 1km à 1,5km de la station.

Ainsi, pour chaque station la surface d'étude a été en moyenne multipliée par 15 par rapport à la zone des nichoirs suivis sur le long terme. Cette aire d'étude bien plus large vise à obtenir des distances de dispersion des mésanges bleues moins biaisées par la forme et la taille des sites d'étude (Tableau 3).

Tableau 3 : Surface d'étude pour la capture des mésanges, avant et après la création du protocole spécifique pour l'étude de la dispersion.

Station	Surface de la station initiale en ha	Surface de la station incluant le protocole hors station en ha
D-Muro	134	2228
E-Muro	73	1401
E-Pirio	215	2523

La recherche d'individus ayant dispersé des stations s'effectue à des endroits particuliers appelés « point de capture ». 200 points de captures par an et par station ont été entrepris. Lors du test préliminaire il a été estimé qu'une personne pouvait réaliser une dizaine de



points par jours. En 2015 et 2016, 200 points de captures ont été répartis de façon proportionnelle à la surface à prospecter pour chaque station (colonne « N points fait » Tableau 4).

Pour rendre comparable les distances de dispersion entre les stations, j'ai réduit le nombre de points pour obtenir la même pression de capture sur les trois stations, soit un point de capture pour 0,08 hectare (colonne « N éch2 » Tableau 4). Pour choisir ces points à garder j'ai effectué un tirage aléatoire parmi les points disponibles. L'ensemble des points échantillonnés est cependant conservé pour certaines analyses comme la comparaison de la dispersion natale entre mâles et femelles.

*Tableau 4 : Nombre de points de capture par section en fonction de leur surface respective (N points éch1 = nombre de point de capture effectués durant le terrain, N points éch2 = nombre de points sélectionnés selon un tirage aléatoire pour comparer les distances de dispersion entre les stations)*

Section d'étude	Portion	D-Muro			E-Muro			E-Pirio		
		Surface (ha)	N points éch1	N points éch2	Surface (ha)	N points éch1	N points éch2	Surface (ha)	N points éch1	N points éch2
1	0-100m	102	10	8	57	9	5	157	13	13
	100-200m	108	11	9	69	10	6	154	13	13
	200-300m	111	11	9	68	10	5	149	12	12
	300-400m	121	12	10	68	10	5	147	12	12
	400-500m	132	13	11	73	11	6	150	12	12
2	500-1000m	781	68	62	455	64	36	818	64	64
3	1000-1500m	872	75	70	610	86	49	948	74	74
<b>Total</b>		<b>2228</b>	<b>200</b>	<b>178</b>	<b>1401</b>	<b>200</b>	<b>112</b>	<b>2523</b>	<b>200</b>	<b>200</b>

Sur chaque point de capture est tendu un filet vertical de 3m de long et de 2.5m de haut en nylon monofilament (*i.e.* filet très fin de maille 15mm). A proximité du filet est placé un haut-parleur diffusant pendant 15 min le chant de la mésange bleue (<https://www.xeno-canto.org/species/Cyanistes-caeruleus>) sur une cage « appelant » contenant une mésange vivante permettant d'attirer ses congénères. Le même chant d'attraction a été utilisé pour les deux années d'étude. Le temps, entre le début de la mise en place du chant et la réaction des mésanges, est noté et permettra d'évaluer **le temps de réaction à un compétiteur** qui peut informer sur le statut de reproduction des mésanges. Une mésange est dite réactive lorsqu'elle se situe dans les deux mètres de l'appelant et manifeste un comportement de défense de territoire. A la fin des 15 min, l'ensemble du matériel est retiré. Les mésanges utilisées comme appelant sont des mésanges capturées *in natura* et gardées en captivité pendant 6 jours puis relâchées sur leur lieu de capture. Les autorisations pour cette étude sont délivrées par la préfecture (AP : 2B\_2018\_04\_17\_001). Chaque point de capture est entrepris dans une zone favorable avec présence d'arbres et de cavité(s) potentiellement favorable(s) à la reproduction des mésanges. Les points sont espacés au minimum de 75m.

*Tableau 5 : Nombres de mésanges bleues capturées hors des stations, cela comprend les mésanges « recrutées » baguées au stade poussin sur une station, et les mésanges « baguées » capturées adultes en périphérie des stations habituelles.*

	mésanges bleues capturées en 2015		mésanges bleues capturées en 2016		Total des mésanges bleues capturées	
	Recrutées	baguées	recrutées	baguées	recrutées	baguées
D-Muro	25	388	28	343	53	731
E-Muro	44	272	33	312	77	584
E-Pirio	19	194	26	201	45	394
Total	88	854	87	856	175	1710

Ainsi lors de ce protocole, plus de 1700 mésanges ont été capturées et marquées auxquelles s'ajoute 175 mésanges recrutées hors de la station. Les effectifs entre les deux années sont très similaires, que ce soit pour le nombre d'individus bagués, que pour celui de recrutés : respectivement 854 et 856 mésanges (Tableau 5).

Les prospections pour cette étude ont eu lieu du 04 mars au 21 avril en 2015 et du 07 mars au 20 avril 2016. Il existe un décalage de phénologie de reproduction entre les trois stations (Blondel et al. 2001; Anne Charmantier, Garant, et Kruuk 2014). Les sessions de captures hors station ont été effectuées en conséquence pour capturer juste avant la ponte des mésanges.

Nous avons choisi d'effectuer cette étude au moment où les mésanges défendent activement leur territoire. Ce comportement de territorialité est conditionné par l'augmentation de l'hormone folliculo-stimulante ou l'hormone lutéinisante (Wingfield et Ramenofsky 1985) dont le maximum de production est atteint au moment où les femelles se préparent à la ponte. De par une forte demande énergétique, la ponte est un moment critique pour les femelles (Monaghan et Nager 1997) et nous avons choisi d'éviter de les capturer à ce moment pour éviter tout risque d'abandon de nid. Ainsi, nous avons essayé d'ajuster nos dates de prospections afin d'éviter de manipuler des femelles en cours de ponte tout en étant le plus proche possible de ces dates, la difficulté était donc d'arriver suffisamment tôt pour que les individus soient installés sur leur site de reproduction et activement défensifs, sans pour autant faire les captures en période de ponte des femelles. Afin de connaître l'état de reproduction des oiseaux, j'ai calculé l'écart temporel entre les médianes des dates de captures hors stations et des dates de pontes observées au sein de nos stations.

Une **caractérisation de l'habitat** a été effectuée **via l'estimation de la surface terrière = FST** (Cordonnier et al. 2007) pour les 1200 points de capture. Cela a été fait à l'aide d'un relascope qui permet de quantifier, pour chaque essence présente, le nombre d'arbres et leur taille sur un rayon de 50m autour d'un point (Figure 9). Cette technique permet de caractériser rapidement la composition forestière du point de capture. Pour une lecture synthétique de ces données, seules les essences majoritaires ont été gardées. Une essence est considérée majoritaire lorsque celle-ci est au moins deux fois plus présentes que les

autres. Si plusieurs essences ont des valeurs de FST proches alors les différentes valeurs sont conservées.

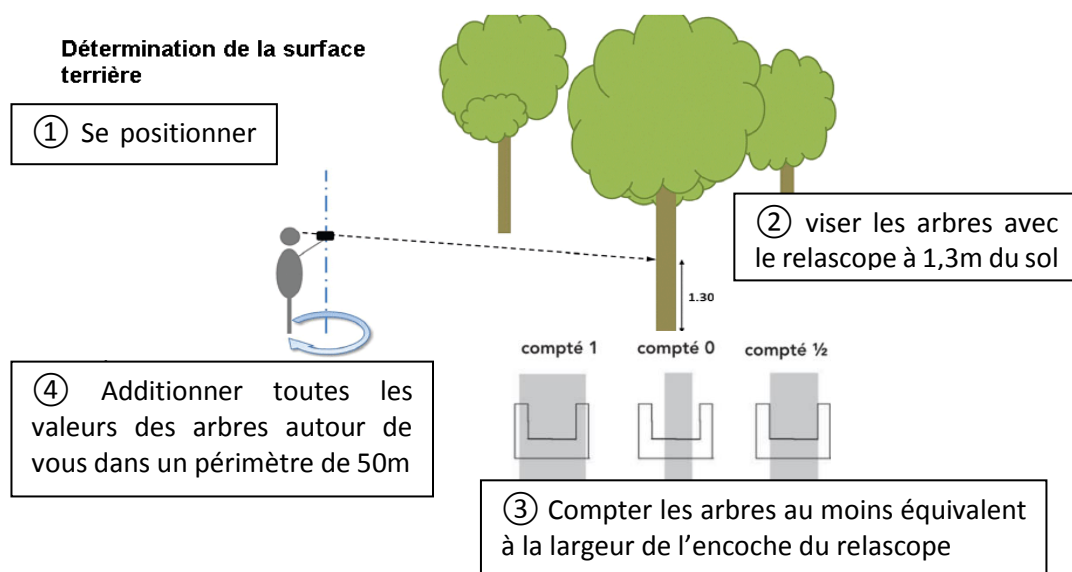


Figure 9 : Utilisation du relascope pour évaluer une surface terrière (source : <https://www.waldwissen.net/>)

Une **caractérisation de la densité de mésanges** a été entreprise en périphérie de la station sur les habitats les plus représentés via la méthode de « distance sampling ». Cela est utilisé pour discuter la répartition des individus recrutés hors de la station en fonction de l'habitat. Cette méthode consiste à se placer sur des points successifs et à noter la distance où sont entendues et/ou vues des mésange bleue et permet d'en déduire une densité (Buckland et al. 2005). Le nombre de points contrôlés est présenté dans le Tableau 6.

Tableau 6 : Nombre de points d'écoute effectués par station en 2015 et 2016, sur chaque station. Il y a trois sites étudiés et chaque site est visité trois fois par an.

	Année	N point	Habitat	N passage/an
D-Muro	2015 et 2016	1 / sous-station	Chêne blanc	3
		3	Chêne vert	3
		3	Olivier	3
E-Muro	2015 et 2016	1 / sous-station	Chêne vert	3
	2015	3	Olivier site 1	3
	2015	3	Aulnes	3
	2016	3	Chêne blanc	3
	2016	3	Olivier site 2	3
E-Pirio	2015 et 2016	1 / sous-station	Chêne vert	3
		3	Chêne vert	3
		3	Aulnaie	3

Trois passages ont été effectués sur chacun des neuf points d'écoute de chacune des stations. En 2015 et 2016, les mêmes points ont été utilisés à E-Pirio et D-Muro. Sur la station de E-Muro, le site d'olivier 1 et de l'aulnaie ont été remplacés par un site de chêne blanc et un site d'olivier 2. Au total, 727 mésanges ont été détectées sur l'ensemble de ces points.

En 2016 sur D-Muro et E-Muro, **j'ai réalisé du marquage coloré** pour savoir si les mésanges capturées en hors station étaient toujours présentes un mois après leur capture, cela afin de quantifier la fidélité au site des individus post-capture. Ce marquage coloré permet d'effectuer une identification individuelle à distance sans avoir besoin de capturer l'individu et de pouvoir obtenir un pourcentage d'individus toujours présent *a minima* sur le site.

32 mésanges ont été marquées avec des bagues couleurs, du 07 au 12 mars à D-Muro et la vérification de leur présence a eu lieu lors d'un deuxième passage de deux séances d'une demi-heure pour chaque point le 7 et 11 avril. A E-Muro, ce sont 28 mésanges qui ont été baguées couleurs du 13 au 26 mars et la vérification de leur présence a eu lieu lors d'un deuxième passage de deux séances d'une demi-heure pour chaque point le 14 et 17 avril.

Les résultats de ce travail son présenté dans la partie 3.3

### 2.3.3 Synthèse des jeux de données disponibles

Les jeux de données disponibles varient en fonction de l'échelle spatiale et temporelle envisagée. Chaque jeu sera différemment utilisé en fonction des questions à traiter. Les jeux de données disponibles sont présentés dans le Tableau 7.

*Tableau 7 : Description des jeux de données de Mésange bleue utilisés pour les analyses*

Jeu de données		Année	Effectif	
			Mâle	Femelle
1	Données de dispersion de reproduction	1976-2016	1138	1353
2	Toutes les données collectées en « hors station » et dans la station	2015-2016	729	649
3	Données de dispersion natale des stations	1976-2016	680	381
4	Données de dispersion natale du protocole spécifique. Utilisant les points éch2 (Tableau 4)	2015-2016	204	154
5	Toutes les données de captures effectuées hors de la station. Utilisant les points ech1 (Tableau 4)	2015-2016	863	766
6	Toutes les données de dispersion natales disponibles dans la base	1976-2016	772	464

Les jeux de données 1 et 3 correspondent aux données de dispersion issues du protocole de suivi des nichoirs sur les stations d'étude à long terme. Ils caractérisent respectivement la dispersion de reproduction d'une année à l'autre obtenue au sein des stations et la dispersion natale.

Les jeux de données 2 et 4 correspondent aux données issues du protocole station associé à celui du hors station pour 2015 et 2016 et constituent **donc le protocole spécifique à l'étude de la dispersion**, où la proportionnalité entre les stations est respectée. Ils correspondent respectivement à l'ensemble des données de capture (2) et à l'ensemble des données de dispersion natale (4).

Le jeu 5 correspond aux données de l'ensemble des captures effectuées hors de la station en 2015-2016.

Le jeu de données 6 est constitué de toutes les données de dispersion disponibles dans la base de données mésanges de 1976 à 2016

## 2.4 Les analyses statistiques pour les différentes questions

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé sur le logiciel R (R core team 2020).

La distribution des données de dispersion des mâles et des femelles n'est pas normale et **j'ai donc choisi un test non-paramétrique de Wilcoxon** pour comparer deux échantillons (Males/Femelles) de tailles différentes et non appariées. J'ai ainsi testé l'hypothèse  $H_0$  que la distance de dispersion entre mâles et femelles est similaire. Pour comparer plusieurs médianes entre elles j'ai utilisé un test de Kruskal-Wallis.

Afin de comparer les fréquences des distances de dispersion, j'ai utilisé des tests de  $\chi^2$ .

La dispersion et la biométrie étant sexe spécifique j'ai effectué les analyses via des modèles linéaires séparément pour chaque sexe.

Pour estimer la condition corporelle moyenne d'un individu j'ai utilisé les résidus d'une régression du poids sur le tarse en suivant le modèle avec le sexe en interaction :

$$\log(\text{poids}) = \log(\text{tarse}) \times \text{sexe} \quad (\text{équation 1})$$

Pour étudier l'effet des différentes variables sur la dispersion des mésanges, j'ai utilisé des modèles linéaires et j'ai transformé la distance de dispersion natale avec une racine carrée afin de vérifier la normalité et l'homoscédasticité des résidus dans les modèles. Ces modèles linéaires ont été sélectionnés en enlevant progressivement les paramètres non significatifs, à commencer par les interactions.

Voici les différents modèles :

$$\sqrt{\text{dispersion natale}} = \text{condition corporelle adulte} + \text{station} \quad (\text{équation 2})$$

$$\sqrt{\text{dispersion natale}} = \text{longueur aile adulte} + \text{station} \quad (\text{équation 3})$$

$$\sqrt{\text{dispersion natale}} = \text{poids poussin} + \text{station} \quad (\text{équation 4})$$

$$\sqrt{\text{dispersion natale}} = \text{docilité adulte} + \text{station} \quad (\text{équation 5})$$

$$\sqrt{\text{dispersion natale}} = \text{vitesse exploration adulte} + \text{station} \quad (\text{équation 6})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = \text{docilité poussin} + \text{station} \quad (\text{équation 7})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = \text{rythme respiratoire adulte} \quad (\text{équation 8})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = v^2(\text{dispersion natale}) \text{ mère ou père} + \text{station} + (1 | \text{id père ou mère}) \quad (\text{équation 9})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = v^2(\text{dispersion natale}) \text{ frères ou sœurs} \quad (\text{équation 10})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = \text{taux d'occupation l'année de naissance} + \text{station} \quad (\text{équation 11})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = \text{taux d'occupation l'année de première reproduction} + \text{station} \quad (\text{équation 12})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = \text{différence entre le nombre de poussins de la niché du dispersé et le nombre moyen de poussins de la station} \quad (\text{équation 13})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = \text{le nombre de parasite à E-Pirio} \quad (\text{équation 14})$$

$$v(\text{dispersion natale}) = \text{différence entre la date d'éclosion du poussins et la date d'éclosion de la médiane de la station} + \text{station} \quad (\text{équation 15})$$

J'ai effectué un Modèle Linéaire Généralisé (GLM) (Nelder et Wedderburn 1972) avec une distribution binomiale des données et un lien logit par station afin de savoir si la valeur de FST sur des points de capture impactait la probabilité de capture et cela pour les essences d'arbre les plus présentes.


$$\text{Probabilité de capture d'un individu issu de la station} = \text{FST des essences d'arbre} + \text{station} \quad (\text{équation 16})$$

J'ai effectué un (GLM) avec une distribution de poisson du nombre de mésanges comptées sur les points d'écoute pour savoir si les densités de mésanges étaient similaires indépendamment de l'habitat

$$\text{Nombre de mésanges comptées} = \text{point d'écoute} \quad (\text{équation 17})$$

## Chapitre 3 Validation du protocole « hors station »

1. Distance de dispersion de reproduction
2. Justification du protocole hors station
3. Statut de reproduction des mésanges hors stations
4. Jusqu'où prospecter ?
5. Le taux de recrutement



*“Pour croire avec certitude, il faut commencer par douter”*

*Proverbe polonais*

### 3.1 Distance de dispersion de reproduction

Avant toute présentation des résultats incluant les données du protocole hors station j'ai cherché à connaître les distances de dispersion de reproduction dans les stations (jeu de données 1). J'ai ainsi testé l'hypothèse que lorsqu'un individu se reproduit pour la première fois il reste fidèle à son lieu de première reproduction, un résultat déjà trouvé dans la littérature. Ainsi, si cette hypothèse est vérifiée avec notre jeu de données, je pourrai utiliser les données de dispersion des individus capturés « hors de la station » dont la première reproduction n'a pu être détectée. Cela me permettra d'augmenter le jeu de données pour ce protocole. J'ai donc calculé la distance entre deux événements de reproduction. Si la distance de reproduction est inférieure à 50m (distance entre deux nichoirs) les individus sont considérés comme fidèle à leur lieu de reproduction. Ces distances de reproduction sur nos sites de suivi à long terme sont présentées dans le Tableau 8.

*Tableau 8 : Médianes et écarts types associés des distances de dispersion de reproduction des mâles et des femelles pour toutes les stations de Corse.*

	Mâle		Femelle	
	Dispersion de reproduction (m)	Effectif	Dispersion de reproduction (m)	Effectif
D-Muro	0 ± 71	340	40 ± 92	371
E-Muro	30 ± 53	216	51 ± 145	256
E-Pirio	37 ± 130	582	52 ± 113	726
Total Corse	32 ± 103	1138	47 ± 115	1353

Ainsi pour l'ensemble des stations les mâles ont une médiane de dispersion de reproduction de 32m et les femelles de 47m. Les femelles ont pour toutes les stations une distance de dispersion de reproduction plus importante que les mâles. Les individus sont donc hautement fidèles à leur site de reproduction d'une année sur l'autre. Au vu de ces résultats **les données de dispersion des individus adultes et dont la première reproduction hors station n'a pas été détectée, seront donc intégrées au jeu de données XX et utilisées par la suite.**

### 3.2 Justification du protocole hors station

#### 3.2.1 La dispersion dans les stations

Pour justifier l'utilité du protocole hors station, je montre dans un premier temps que les données des stations ne permettent pas d'étudier la dispersion natale. Pour cela j'ai cherché



à connaître le sex-ratio des individus ayant recruté au sein des stations. Les passereaux produisent légèrement plus de femelles que de mâles. Gowaty (1993) démontre cela chez 11 espèces de passereaux sur 12 espèces. Sept espèces produisent entre 45 et 50% de mâles, la Mésange charbonnière espèce proche de mon modèle envole, dans cette étude, près de 48% de mâles. C'est aussi le cas sur nos stations où nous avons déterminé le sexe de 2375 poussins de mésange bleue grâce à la biologie moléculaire. Dans cet échantillon de poussins sexés génétiquement, il y a près de 49% de poussins mâles et 51 % de femelles qui s'envolent des nichoirs, il y a donc effectivement quasiment autant de mâles que de femelles produites à l'envol.

Il est attendu que le sex-ratio des individus recrutés sur les stations soit du même ordre que celle produit à l'envol. J'ai vérifié cela parmi les 1061 évènements de dispersion natale des mésanges bleues observées sur les trois stations de Corse. (Tableau 9)

*Tableau 9 : Nombre d'individus recrutés sur chaque station entre 1976-2016 et sex-ratio associé. Le jeu de données 3 est ici utilisé.*

Station	N Femelle	N Mâle	Sex-ratio (% mâle)	Total
D-Muro	149	233	61	382
E-Muro	73	132	64	205
E-Pirio	159	315	66	474
Total	381	680	64	1061

Il y a sur l'ensemble des stations une plus grande proportion de mâles recrutés que de femelles (Tableau 9) avec entre 61 et 66% d'individus recrutés mâles au sein des trois stations d'étude (Tableau 9)

Station	N Femelle	N Mâle	Sex-ratio (% mâle)	Total
D-Muro	149	233	61	382
E-Muro	73	132	64	205
E-Pirio	159	315	66	474
Total	381	680	64	1061

). Ainsi, le pourcentage de mâles produits à l'envol (49%) est différent du pourcentage de mâles recrutés sur les stations (64%). La réalisation du protocole hors station a été initiée pour évaluer si cette différence du sex-ratio, entre les poussins envolés et les mésanges recrutées, serait liée à une dispersion différentielle.

J'ai ensuite vérifié que les femelles dispersaient plus souvent en dehors des sites d'étude que les mâles. Pour ce faire j'ai utilisé le « jeu de données 3 » de dispersion des mésanges bleues au sein des trois stations de 1976 à 2016.

Dans les trois stations Corses, les femelles ont une dispersion natale plus importante que les mâles (Tableau 10 et Figure 10). La médiane de dispersion de la pour ces stations est de

0,457km pour les femelles et 0,247km pour les mâles (Erreur ! Source du renvoi introuvable.10).

Pour conclure il y a plus de mâles recrutés dans les stations que de femelles, et les femelles dispersent plus loin que les mâles.

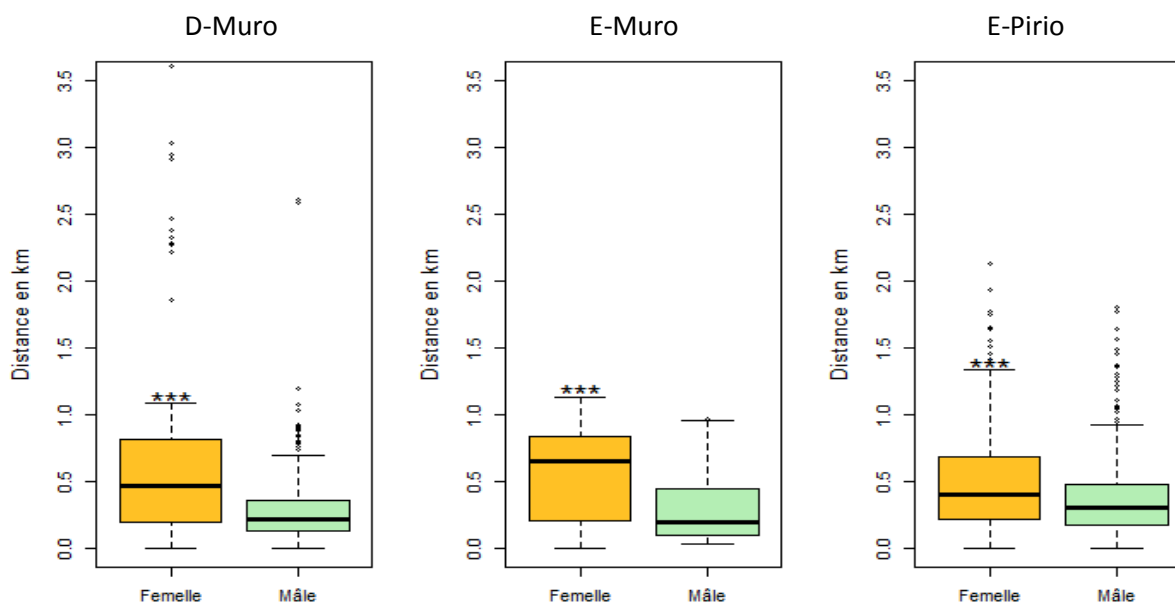


Figure 10 : Boxplots des distances de dispersion natale des mésanges bleues en utilisant les données issues du programme de suivi à long terme sur trois sites d'études en Corse équipés de nichoirs (jeu de données 3).

Tableau 10 : Médiane et écart type de dispersion des mésanges bleues sur chaque site corse

	Médiane mâle (km)	Médiane femelle (km)
D-Muro	0,220 ± 0,320	0,473 ± 0,642
E-Muro	0,192 ± 0,272	0,650 ± 0,336
E-Pirio	0,303 ± 0,314	0,407 ± 0,431
<b>Total Corse</b>	<b>0,247 ± 0,311</b>	<b>0,457 ± 0,512</b>

### 3.2.2 Limites des stations

A partir des résultats précédents de distances de dispersion natale au sein des stations, j'ai cherché à savoir si la taille et la forme des sous-stations sont adaptées à l'étude de la dispersion natale.

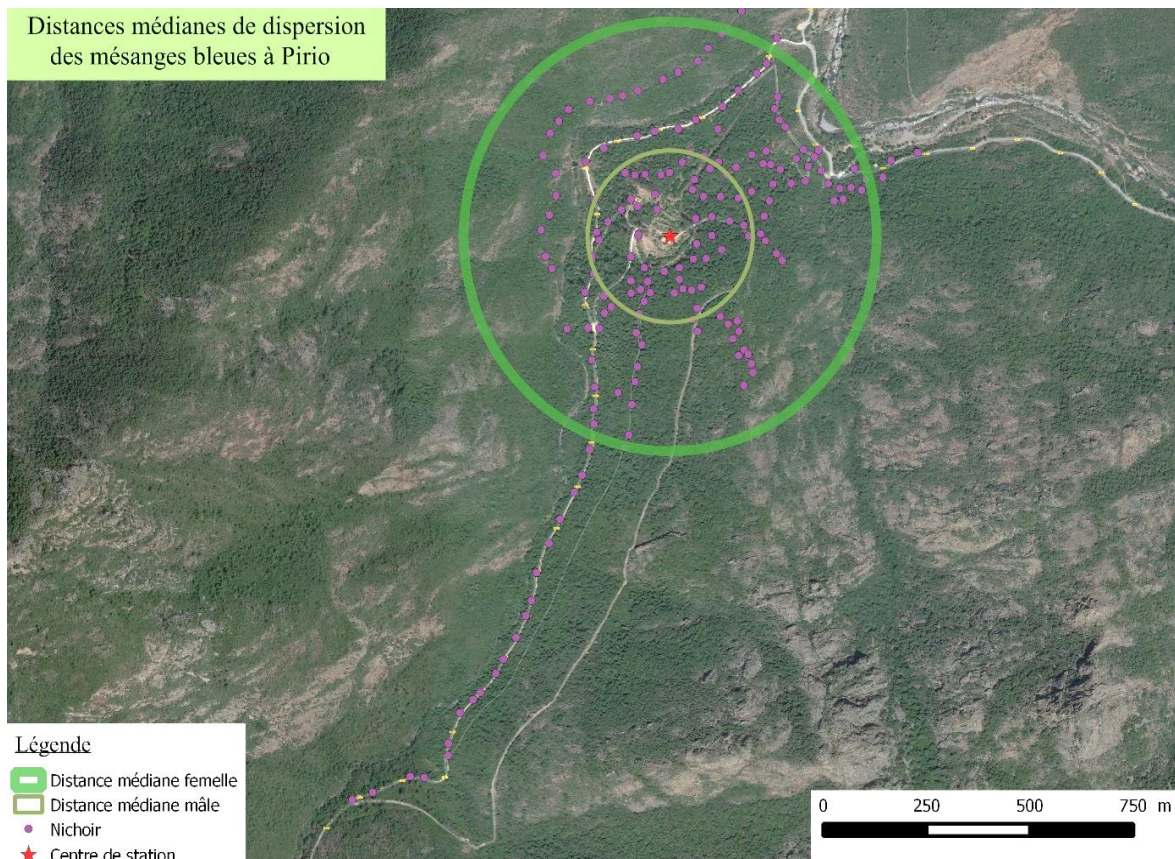


Figure 11 : Visualisation des distances médianes de dispersion natale au centre de la station de E-Pirio, soit 247m (cercle vert claire) pour les mâles et 457m (cercle vert foncé) pour les femelles.

Lorsque l'on compare visuellement la répartition spatiale des nidoirs de la station de E-Pirio (Figure 11) et les données de dispersion obtenues au sein des stations (Tableau 10) la contribution des nidoirs pour l'estimation des distances de dispersion natale est limitée et il est attendu que la distance de dispersion natale estimée à partir de ce protocole sera sous-estimée.

C'est donc pour tenter de limiter ces biais lié à la forme et la surface des stations d'étude équipées de nidoirs, et compléter les données de dispersion natale issue des stations que j'ai élaboré un nouveau protocole d'étude visant à obtenir des informations sur les individus présents en dehors des stations.

### 3.2.3 Pourcentage de mésanges recrutées hors de la station ?

Grâce au jeu de données du protocole hors station (jeu de données 2) j'ai pu dans un premier temps évaluer la proportion de mésanges ayant recrutées dans un rayon d'1,5 km à l'extérieur des stations (Tableau 11).

Les captures hors station ont permis de mettre en évidence pour la première fois sur des sites corses la présence d'individus ayant dispersés en dehors des stations et d'en évaluer la proportion. Sur le nombre de mésanges capturés l'extérieur de la station, jusqu'à 1.5 km, le pourcentage de mésanges baguées poussins en station est compris entre 8 et 13 %. Cette proportion est de 10,6% pour l'ensemble des sites. Un protocole restreint aux stations d'étude ne permet donc pas de détecter tous les individus dispersants. La prospection en dehors des stations est donc importante pour bien évaluer les distances de dispersion des oiseaux nés sur les stations.

*Tableau 11 : Pourcentage d'individus bagués poussins sur la station et retrouvés reproducteurs en dehors de la station en 2015-2016 par rapport au nombre de mésanges capturées hors de la station (jeu de données 2).*

Station	Nombre de mésanges capturées hors de la station	Nombre de mésanges recrutées hors de la station	% de mésanges recrutées hors de la station
D-Muro	644	52	8,1
E-Muro	369	50	13,5
E-Pirio	365	44	12,1
Total	1378	146	10,6

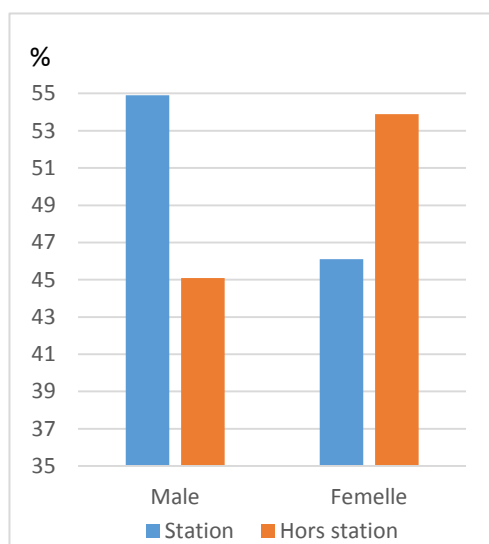
#### 3.2.4 Comparaison du sex-ratio des deux protocoles d'étude

Le sex-ratio des individus recrutés sur les stations est déséquilibré en faveur des mâles (voir section 3.2.1). Dans cette partie, l'objectif est de vérifier que ce résultat est dû au fait que les femelles dispersent plus loin et donc potentiellement en dehors des zones d'étude. Mon hypothèse est qu'en utilisant le protocole « hors station » spécifique à la dispersion le sex-ratio des individus recrutés devrait se rapprocher de l'équilibre.

*Tableau 12 : Nombre d'individus recrutés dans et hors des stations en 2015 2016 (jeu de données 4)*

	Station	Hors Station	Total
N mâle	112	92	204
N femelle	71	83	154
Total	183	175	358

Le nombre d'évènements de dispersion au sein des trois stations d'étude (n=183) et hors des stations (n=175) est assez similaire (jeu de données 4). Ainsi, il y a presque autant d'individus recrutés qui se reproduisent dans la station qu'en dehors de la station pour la période de 2015-2016 (Tableau 12).



De plus, la proportion de mâles recrutés, est plus importante (55%) dans la station que hors de la station (45%) tandis que cette tendance s'inverse pour les femelles qui sont plus nombreuses à se reproduire à l'extérieur des stations (54%) (Figure 12). Ce résultat entièrement nouveau est en accord avec les distances de dispersions plus grandes pour les femelles.

Figure 12 : Sexe-ratio des mésanges recrutées en fonction de leur lieu de recapture

Enfin j'ai cherché à comparer le sex-ratio des individus recrutés sur la station (jeu de données 1) et celui des mésanges recrutées pendant le protocole spécifique (jeu de données 4) à celui de des mésanges capturées hors de la station (jeu de données 5) (Tableau 13).

Le jeu de données 5 est un large échantillonnage de populations de mésanges à proximité des stations et permet ainsi d'avoir un sexe-ratio le plus proche de la réalité. Ce jeu de données peut donc être utilisé comme référence du sexe-ratio chez la mésange bleue en Corse. Ainsi dans ce jeu de donnée 5, le sex-ratio des 1629 mésanges (863 mâles et 766 femelles) capturées à proximité de la station est presque à l'équilibre, avec 53% de mâles.

Le sex-ratio des individus recrutés dans la station est de 64% en faveur des mâles tandis que celui issu du protocole créé spécifiquement pour l'étude de la dispersion est de 56%. Le jeu de données 4 est donc plus proche du jeu de données 5 et semble donc moins biaisé par le déséquilibre du ratio mâle/femelle observé dans le jeu de données 3.

Tableau 13 : Comparaison du sexe-ratio sans et avec le protocole spécifique à la dispersion

Jeu de données	Effectif des mésanges		Sex-ratio (% Mâle)
	Mâle	Femelle	
N°1	680	381	64
N°4	183	146	56
N°5	863	766	53

### 3.3 Statut de reproduction des mésanges hors stations

Dans cette section, nous vérifions que les individus capturés hors stations par le protocole hors station sont bien des reproducteurs, nous permettant ainsi d'utiliser ces données pour estimer la dispersion natale.

En 2015, des mésanges capturées dans la zone hors station ont parfois été re-capturées à plusieurs dizaines de mètres de leur lieu de capture initiale et jusqu'à 1km. Cela témoigne d'une certaine incertitude sur le fait que les mésanges puissent être au stade de reproduction au moment des captures. Savoir si les individus sont reproducteurs sur la zone où ils ont été capturés est essentiel pour la compréhension de la dispersion natale de mésanges issues de nos stations. Un soin particulier fut donc apporté pour contrôler et évaluer cette incertitude. Trois questions sont alors envisagées.

#### **Les individus capturés se sont-ils déplacés après la première capture ?**

Pour s'assurer que les individus capturés durant le protocole hors station étaient des individus défendant un territoire et non de passage, j'ai tout d'abord, caractérisé le nombre de mouvements détectés d'un point à un autre (jeu de données 5). Voici le nombre d'individus qui ont changé de localité :  $n=10$  (1.31 %),  $n=6$  (1.05%) et  $n=2$  (0.44%) respectivement sur les stations de D-Muro, E-Muro et E-Pirio. Cela concerne donc globalement moins de 1% de la population échantillonnée. De plus, les médianes correspondant à ces mouvements sont de : 154m, 227m et 103m respectivement pour les stations de D-Muro; E-Muro et E-Pirio. Ces distances sont en adéquation avec des déplacements alimentaires sur le territoire en période de reproduction (Tremblay et al. 2004).

Ensuite, à l'aide du jeu de données 5 (uniquement en 2015), j'ai vérifié sur un intervalle de 20 jours, à D-Muro et E-Muro, que les mésanges capturées en début de saison (le 4 et 9 mars 2015 à D-Muro et entre le 11 et 13 mars à E-Muro) étaient toujours présentes en période de début de ponte (29 et 30 mars à D-Muro et le 08 avril à E-Muro). Lors de ce deuxième passage 17 mésanges bleues porteuses d'une bague furent capturées. Toutes provenaient du lieu de leur première capture et cela à des distances maximales de 75m de leur première capture.

Pour conclure, les mésanges qui se sont déplacées d'un point à un autre sont peu nombreuses et ont parcouru des distances cohérentes avec l'occupation d'un territoire en période de reproduction (Tremblay et al. 2004).

#### **Est-ce que les individus capturés sont proches de la ponte ?**

Les mésanges synchronise leurs dates de reproduction en réponse aux conditions environnementales favorables. Ces conditions variant chaque année, il y a donc des variations interannuelles des dates de pontes. Cela permet aux poussins de bénéficier d'un

maximum de nourriture au moment de leur vie où ils grossissent d'un gramme par jour (Michelland 1982). Ainsi j'ai calculé la différence entre les dates de capture hors station (jeu de données 5) et les dates de ponte de la station en 2015 et 2016 pour savoir si les individus capturés étaient proches de la ponte et donc des individus reproducteurs installés sur leur site de nidification.

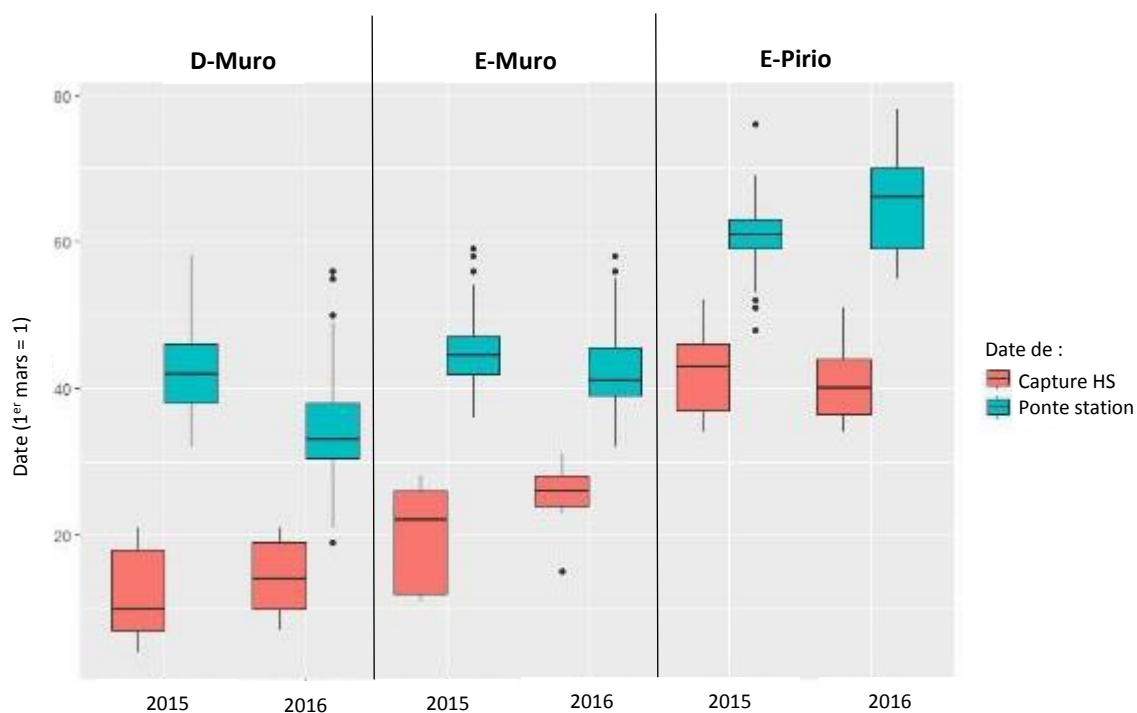


Figure 13 : Comparaison des dates de capture et des dates de ponte sur chacune de station

En 2015 et 2016, les écarts entre la médiane des dates de captures hors station et les premières pontes observées sur les stations sont compris entre 4 et 20 jours pour les trois stations (Figure 13). La différence entre les médianes de capture hors station et les dates de pontes sont de 23,7 jours en 2015 et de 19,7 jours en 2016. De plus, la fin des captures, dans quatre cas sur six, correspond au début de la ponte de la station correspondante.

La différence entre date de capture et date de ponte respecte l'exigence d'effectuer des captures d'individus au plus proche de la ponte.

### Les individus capturés sont-ils toujours présents un mois après leur capture ?

Le marquage coloré effectué en 2016 sur deux stations s'est effectué sur une centaine d'individus (Tableaux 14). Sur un point de capture, cela évalue la proportion d'individus précédemment bagués en hors station et détectés en période d'élevage des poussins, soit un mois après.

Tableau 14 : Pourcentage d'individus bagués couleur revus sur le même site.

	Individus avec des bagues couleurs	Nombre d'individus revus	% d'individus revus
D-Muro	32	26	81 %
E-Muro	28	23	82 %
<b>Total</b>	<b>60</b>	<b>49</b>	<b>82 %</b>

Cette étude indique que sur D-Muro et E-Muro plus de 80% des individus capturés en période de pré-reproduction restent sur la même localité en période de ponte. Si l'on tient compte qu'il peut y avoir de la prédation et/ou de la non détection des individus, ce pourcentage indique que les individus capturés hors de la station en pré-reproduction sont fixés sur leur lieu de reproduction.

### Le temps de réaction à un compétiteur

La mésange « appelant » est apparentée à un compétiteur, ainsi, le temps que met une mésange à manifester de l'intérêt face à l'appelant rend compte de la territorialité des individus présent sur le site par un comportement le plus souvent agressif. Pour chaque station est présenté dans le Tableau 15 le temps de réaction des mâles et des femelles capturés. Ce comportement de territorialité est conditionné par l'augmentation de l'hormone lutéinisante (Wingfield et Ramenofsky 1985) dont le maximum de production est atteint au moment où les femelles se préparent à la ponte. Ainsi, plus les individus réagissent rapidement et plus ils sont investis dans la reproduction et en comparant les temps de réaction des mâles à celui des femelles je m'assure de l'investissement des deux sexes dans la reproduction.

Tableau 15 : Comparaison du temps de réaction (et écart-type) des mâles et des femelles.

	N	Temps Mâle (min)	N	Temps Femelle (min)	Valeurs du test de Wilcoxon	Valeur de P de Wilcoxon
D-Muro	362	4,06±4,05	341	4,58±4,33	69225	< 0,01
E-Muro	310	3,51±4,14	265	4,38±4,43	44337	p=0,099
E-Pirio	210	4,38±4,21	163	4,49±4,28	17400	p=0,782

En moyenne pour chaque station, les mésanges qui ont été capturées ont réagi à la présence de l'appelant en moins de 5min. Les deux sexes sont investis dans la reproduction. Les mâles ont tendance à réagir un peu plus précocement que les femelles bien que cela ne soit significatif que sur la station de D-Muro.



### Conclusion sur le statut de reproduction des individus capturés hors station

En compilant les enseignements de ces quatre expériences visant à connaître le statut de reproduction des individus capturés hors station, on constate qu'au cours d'une même année peu d'individus se déplacent de leur lieu de première capture (moins de 1% en moyenne) et la distance parcourue est une distance équivalente à des déplacements alimentaires d'environ 160m (Tremblay et al. 2004). Les individus présents sur un site une vingtaine de jours avant la ponte sont déjà installés sur leur site futur de reproduction. Grâce au marquage coloré, nous savons que cela est strictement vrai pour au moins 80% des individus et les individus capturés en moins de 5 min.

#### 3.4 Jusqu'où prospecter ?

Pour savoir jusqu'où prospecter, j'ai cherché à connaître les proportions d'individus recrutés dans chaque section d'étude. En premier lieu, j'ai regardé **si le nombre de mésanges capturées dans chaque section étudiée** est assez conséquent pour calculer des proportions représentatives.

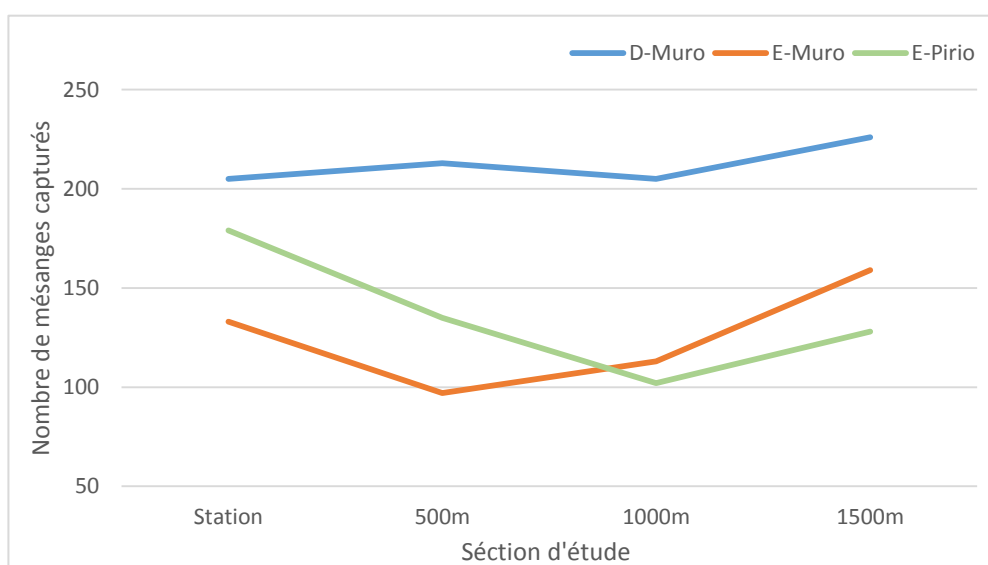


Figure 14 : Nombre de mésanges capturées par section et station (jeu de données 5)

Ainsi les nombres de mésanges capturées dans chaque section, avec un point de capture / 0,08 ha, sont assez stables pour une station donnée (Figure 14). On peut en conclure que les mésanges bleues sont présentes de façon assez homogène sur l'ensemble de l'espace étudié au sein d'une station. A noter que pour la station D-Muro, le nombre de mésanges capturées, est systématiquement plus important que pour les deux autres stations de chêne vert.

Ensuite j'ai cherché à connaître le nombre de mésanges recrutées dans chaque section au sein des stations.

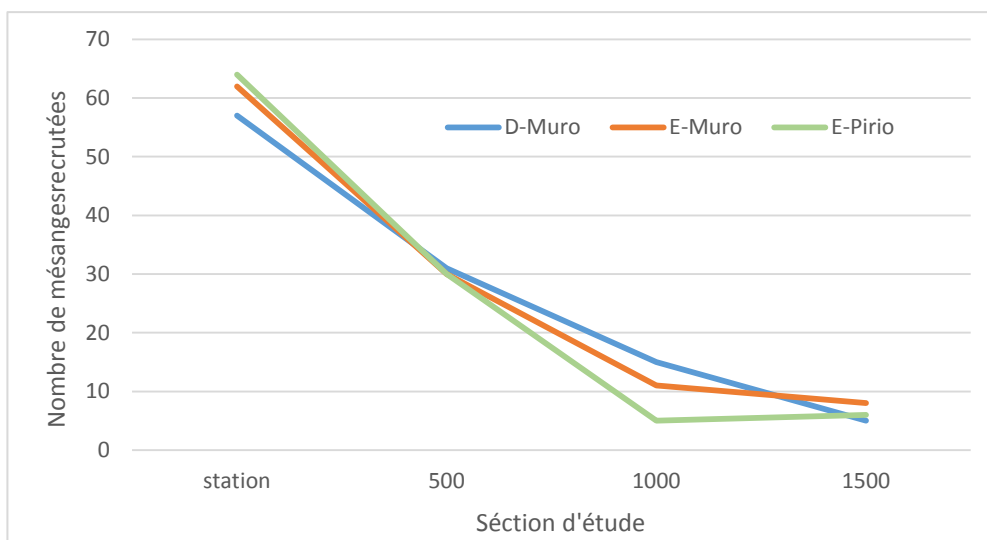


Figure 15 : Nombre de mésanges recrutées par section et station (jeu de données 4)

Le nombre de mésanges issues des stations est linéairement décroissant depuis la section « station » jusqu'à 1000m, puis entre 1000 et 1500m il y a un ralentissement de la pente (pour D-Muro), voire un plateau (pour E-Muro et E-Pirio) du nombre de recrutées. Plus la section prospectée est éloignée de la station, moins il y a de mésanges recrutées provenant de celle-ci (Figure 15). La répartition des mésanges recrutées est très similaire entre les classes de chaque station.

Enfin, j'ai cherché à connaître la répartition des individus nés sur les stations et recrutés dans chaque section étudiée.

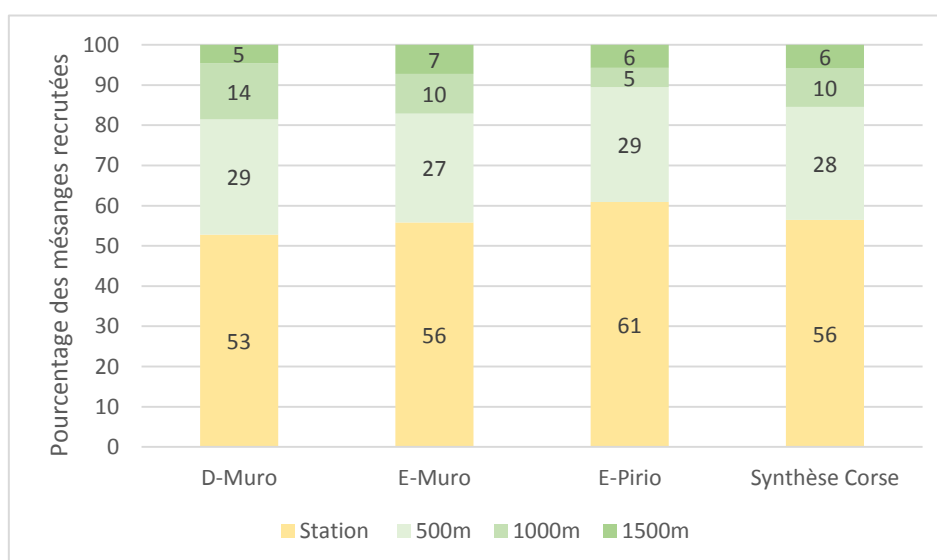


Figure 16 : Proportion des individus dispersés dans chaque classe de distance par station (jeu de données 4)

En moyenne, pour l'ensemble des stations 56% des mésanges sont recrutées sur la station où elles sont nées, 28% dans la section 1, 10% dans la section 2 et seulement 6% dans la section 3. Ces proportions sont très similaires sur l'ensemble des trois stations (Figure 16). L'ajout d'une section d'étude de 500m jusqu'à 2km des stations, avec le même effort de capture, nécessiterait d'effectuer plus de 100 points de captures supplémentaires par station. Par ailleurs, les résultats présentés dans la Figure 16 montrent que cet ajout n'augmenterait le nombre de recrutés que d'un ou deux individus tout en augmentant l'effort de prospection d'un tiers. Ces résultats permettent donc de conclure que la prospection jusqu'à 1500 mètres des stations optimise le protocole pour l'étude de la dispersion natale.

### 3.5 Taux de recrutement

J'ai déterminé le **taux d'individus recrutés parmi les individus juvéniles (c'est-à-dire reproducteurs de un an) capturés** dans le protocole spécifique à la dispersion *versus* dans les stations. Pour cela j'ai utilisé le nombre d'individus juvéniles reproducteurs en 2015 et 2016, issus respectivement de la cohorte de poussins envolés en 2014 et 2015.

*Tableau 16 : Taux de juvéniles recrutés dans la station et avec le protocole spécifique (jeu de données 4)*

Année de naissance	Nombre de poussins	Nombre de juvéniles recrutés		Taux de recrutement	
		Station	Protocole spécifique	Station	Protocole spécifique
2014	1208	32	62	2,6	5,1
2015	1307	38	85	2,9	6,5

Puis j'ai comparé ces **taux de recrutement au sein de chaque station** et comparé ces taux entre la station et la zone hors station (du jeu de données 4), cela pour permettre d'identifier quelle section recrute le plus (Figure 17)

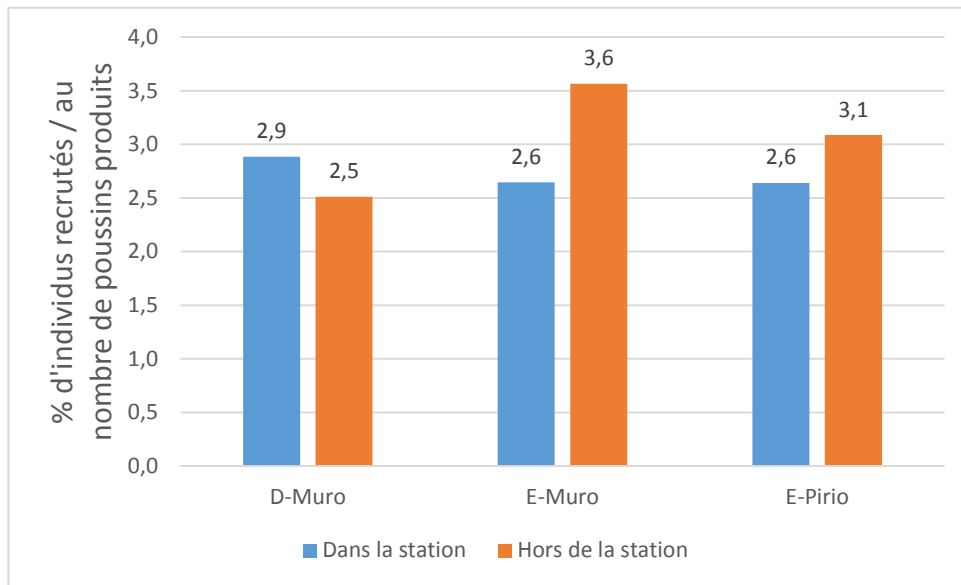
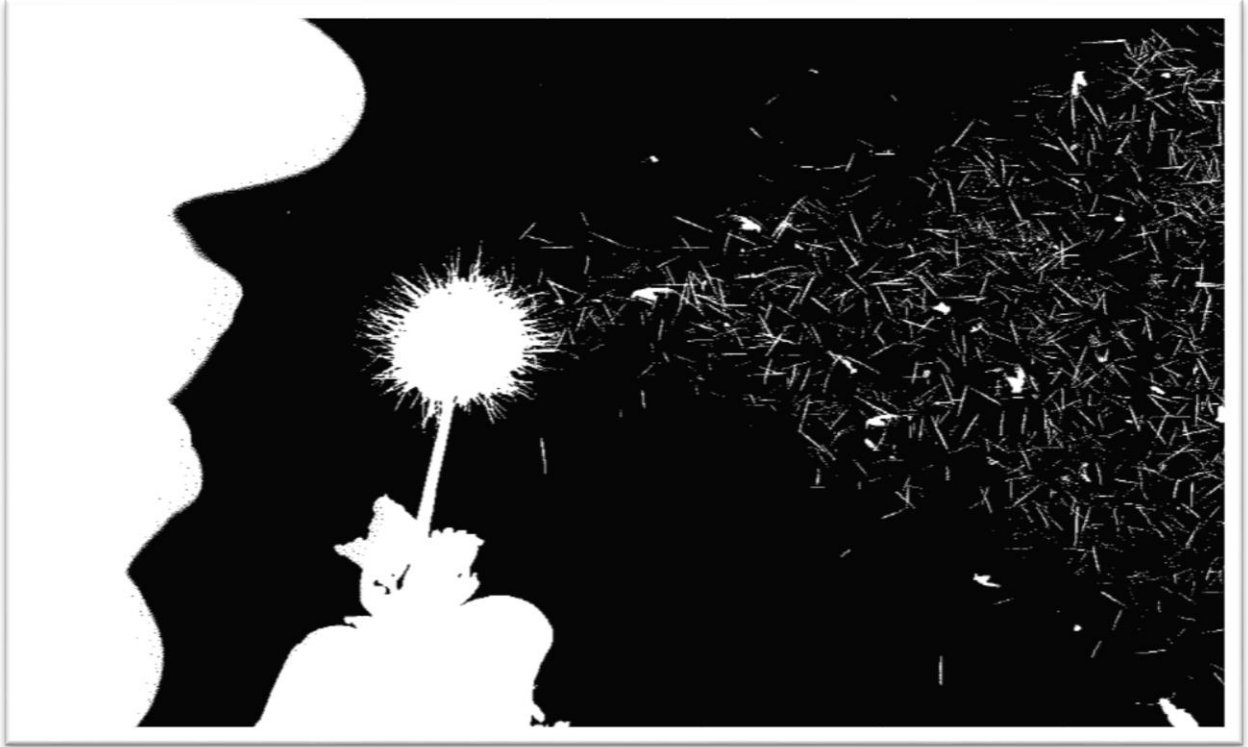


Figure 17 : Pourcentage de recrutement estimé avec le protocole de suivi de nichoirs dans les stations et avec le protocole hors station (jeu de données 4)

Le taux de recrutement est plus important sur la station qu'à l'extérieur de la station de D-Muro, tandis que pour les deux stations de chêne vert (E-Muro et Pirio) le taux de recrutement par rapport au nombre de poussins produits est plus important hors de la station que sur celle-ci.

## Chapitre 4 Les déterminants de la dispersion natale



1. La dispersion est-elle aléatoire ?
2. Les facteurs internes
3. L'effet famille
4. L'environnement social
5. L'environnement non social

“Partir. Maintenant. Comme ça. Être libre de quoi. Quand tu ouvres à la mésange la porte de sa cage, est-ce qu'elle déploie ses ailes tout de suite ? Où va-t-elle une fois dehors ? L'espace reste un vertige “

Valentine Goby

Les informations recueillies dans le précédent chapitre ont permis de s'assurer de la qualité du protocole proposé pour obtenir des données de dispersion les moins biaisées possibles. Ainsi, dans ce chapitre, j'effectue une comparaison des données de dispersion possible avec les données observées pour savoir si la dispersion est aléatoire. Puis, je compare les médianes de dispersion natale des stations aux données de médianes de dispersion du protocole spécifique. Enfin, je teste l'influence des paramètres qui pourraient impacter les distances de dispersion natale.

#### 4.1 La dispersion est-elle aléatoire ?

Les médianes des distances possibles entre les nichoirs à D-Muro, E-Muro, E-Pirio, ont été comparées aux 1061 distances réellement effectuées par les mésanges sur chaque station. Les données de dispersion possible sont obtenues en calculant les distances d'un nichoir à l'ensemble des autres nichoirs de la station, et cela pour chaque nichoir puis en les regroupant par classe. Pour cela j'ai effectué un test de  $\chi^2$  sur des classes de distances (13 classes de 0,3 à 3,9 km à D-Muro, 7 classes de 0,15 à 1,2 km à E-Muro, et 12 classes de 0,35 à 4,2 km à E-Pirio).

*Tableau 17 : Comparaison des médianes (et écart-types) de dispersion théorique aux médianes observées dans les stations.*

	N distances possibles	Médiane théorique (km)	N distances observées	Médiane observée (km)	$\chi^2$	Degré de liberté	Valeur de P du
D-Muro	9025	0,86 ± 1,00	382	0,27 ± 0,50	44,3	12	< 0,001
E-Muro	5625	0,67 ± 0,35	205	0,24 ± 0,32	16,9	7	< 0,05
E-Pirio	32761	0,48 ± 0,61	474	0,33 ± 0,36	110,3	11	< 0,001

La dispersion observée sur les stations est significativement moins importante que la dispersion théorique ( $\chi^2$ , **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** 17). La distribution des classes de distance n'est pas similaire à la répartition des classes de distances possible, les distances de dispersion natales sont soumises à des facteurs qui les influencent. C'est ce que je vais essayer de caractériser dans les pages suivantes.

## 4.2 Les facteurs internes

## 4.2.1 Le sexe

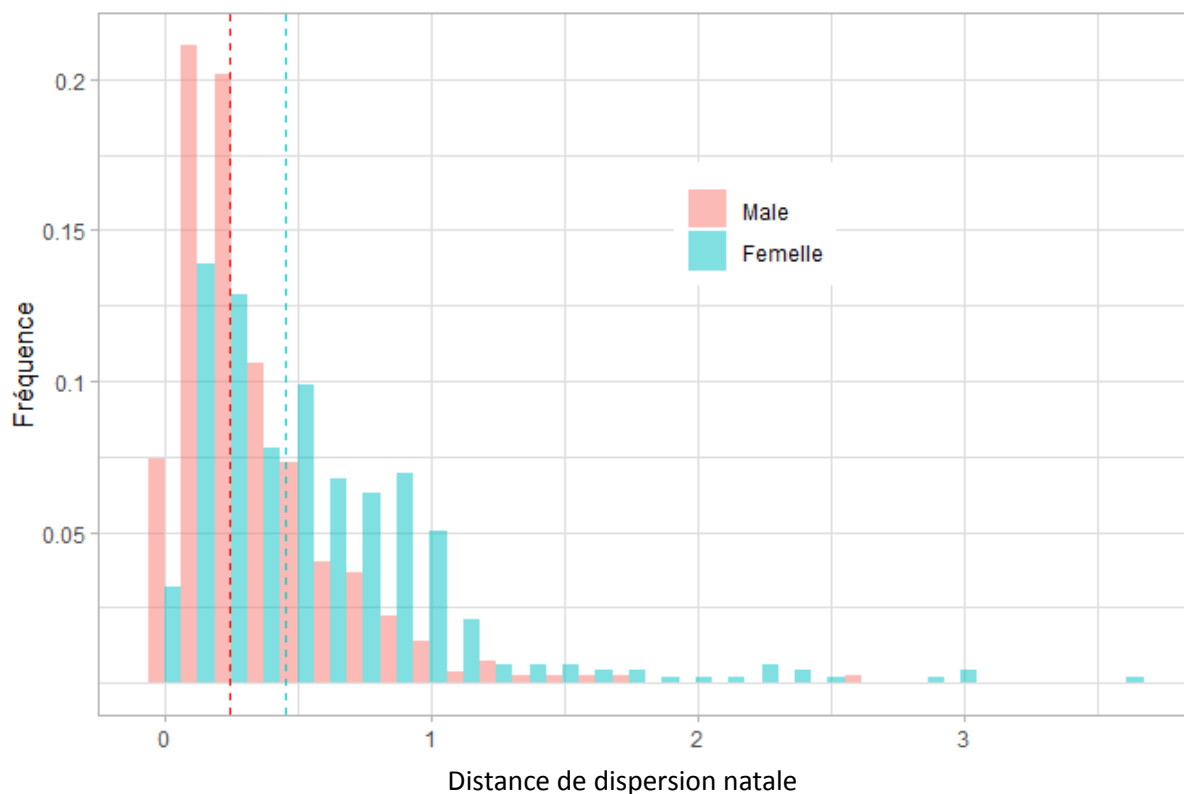


Figure 18 : Fréquence des distances de dispersion natale des mésanges bleues au sein des stations corses, en pointillé la médiane des mâles (saumon) et des femelles (turquoise) (Jeu de données 3)

Sur l'ensemble des données récoltées dans les stations (Figure 18, jeu de données 3) ainsi que sur chaque station d'étude en Corse (Figure 19), les mâles dispersent significativement (test de Wilcoxon) plus proche de leur lieu de naissance (250m) que les femelles (450m) (Tableau 18).

Tableau 18 : Comparaison des médianes (et écart type) des distances de dispersion en fonction du sexe pour chaque station.

	N	Médiane Mâle (km)	N	Médiane Femelle (km)	Valeurs du test de Wilcoxon	Valeur de P de Wilcoxon
D-Muro	233	0,220 ± 0,320	149	0,473 ± 0,642	31221	< 0,001
E-Muro	132	0,192 ± 0,272	73	0,650 ± 0,336	13336	< 0,001
E-Pirio	312	0,303 ± 0,314	159	0,407 ± 0,431	36953	< 0,001
<b>Total Corse</b>	<b>677</b>	<b>0,247 ± 0,311</b>	<b>381</b>	<b>0,457 ± 0,512</b>	<b>170004</b>	<b>&lt; 0,001</b>

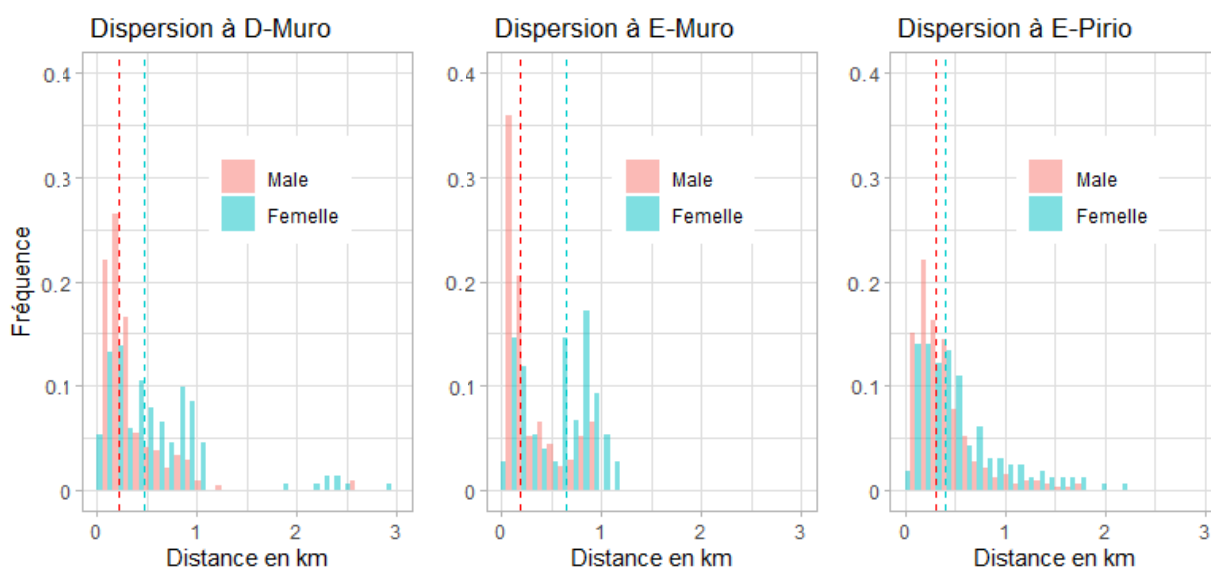


Figure 19 : Fréquence des distances de dispersion natales des mésanges bleues au sein des sous-stations de Corse, en pointillés la médiane des mâles (turquoise) et des femelles (saumon), la valeur extrême à D-Muro de 3,6km n'est pas présentée ici. (Jeu de données 3)

Par ailleurs, pour les mâles la distribution des distances de dispersion observées est significativement différentes entre station (Kruskall-Wallis  $\chi^2_{df=2} = 23,2$  ;  $p < 0,001$ ) (Figure 19). En revanche la distribution des distances de dispersion des femelles ne diffèrent pas significativement entre les stations (Kruskall-Wallis  $\chi^2_{df=2}=1,9$  ;  $p = 0,39$ ).

Ces résultats obtenus à partir du protocole de base en stations confirme donc un fort effet du sexe sur la dispersion natale des mésanges bleues au sein des stations. La médiane des distances de dispersion natale, toute station confondue, est de **0,247 ± 0,311 km pour les mâles** et elle est de **0,457 ± 0,512 km pour les femelles**.

J'ai ensuite effectué la même démarche de comparaison des distances de dispersion mâle/femelle avec les données du protocole spécifique à la dispersion qui combine les données récoltées dans les stations avec celles hors station, uniquement pour les deux années 2015 et 2016 (jeu de données 4). Ce jeu de données permet d'obtenir plus de données sur les dispersions natales de 'longue distance', et il confirme, et même renforce le résultat d'une dispersion natale plus grande pour les femelles que pour les mâles (Figure 20, Tableau 19). En combinant les données obtenues sur les trois sites, la médiane des distances de dispersion est proche de 350m pour les mâles et de 700m pour les femelles (test de Wilcoxon significatif dans chaque station et sur l'ensemble).



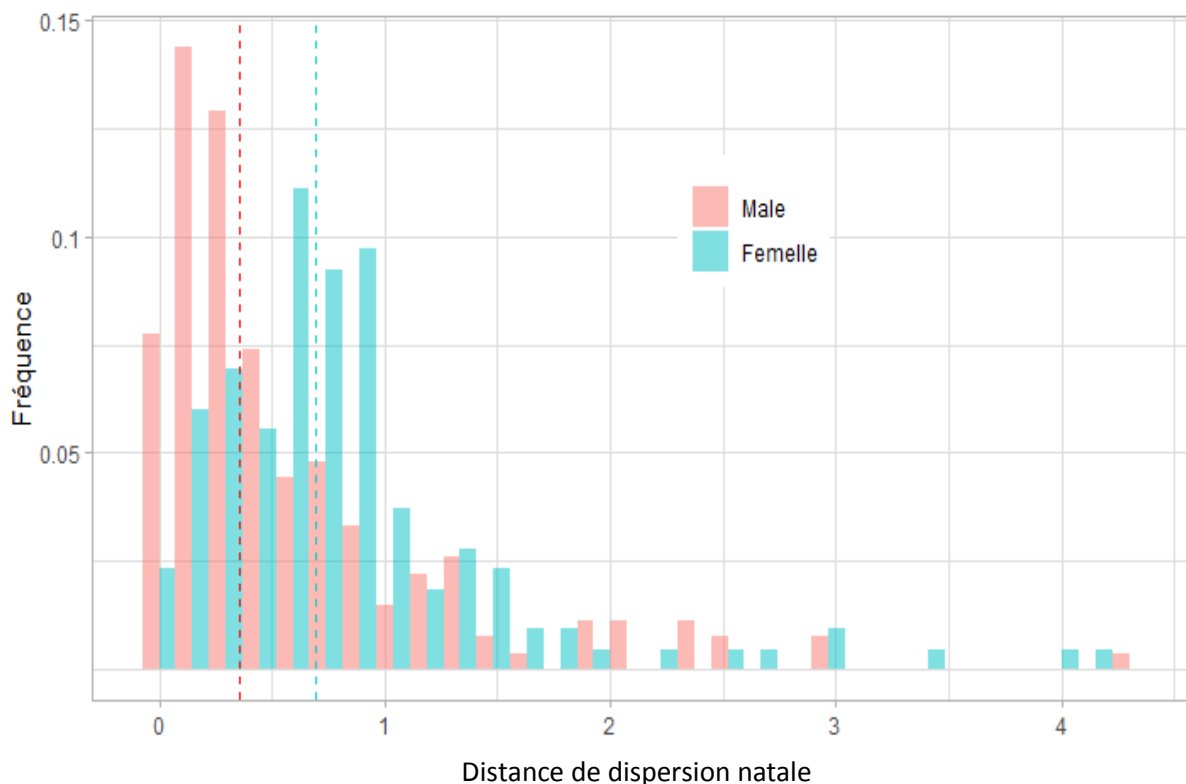


Figure 20 : Fréquence des distances de dispersion des mésanges bleues avec le protocole spécifique à l'étude de la dispersion en Corse, en pointillés la médiane des mâles (turquoise) et des femelles (saumon) (Jeu de données 4).

Tableau 19 : Comparaison des médianes (et écart type) des distances de dispersion en fonction du sexe des mésanges bleues capturées lors du protocole spécifique à la dispersion.

	N	Médiane Mâle (km)	N	Médiane Femelle (km)	Valeurs du test de Wilcoxon	Valeur de p de Wilcoxon
D-Muro	60	0,349 ± 0,618	49	0,654 ± 0,871	1887	< 0,05
E-Muro	59	0,430 ± 0,667	53	0,740 ± 0,554	2106	< 0,01
E-Pirio	64	0,339 ± 0,732	44	0,646 ± 0,670	1839	< 0,01
<b>Total Corse</b>	<b>183</b>	<b>0,355 ± 0,673</b>	<b>146</b>	<b>0,694 ± 0,701</b>	<b>17522</b>	<b>&lt; 0,001</b>

La Figure 21 illustre les distances de dispersion des mâles et des femelles de chaque station, d'après les données issues du protocole spécifique.

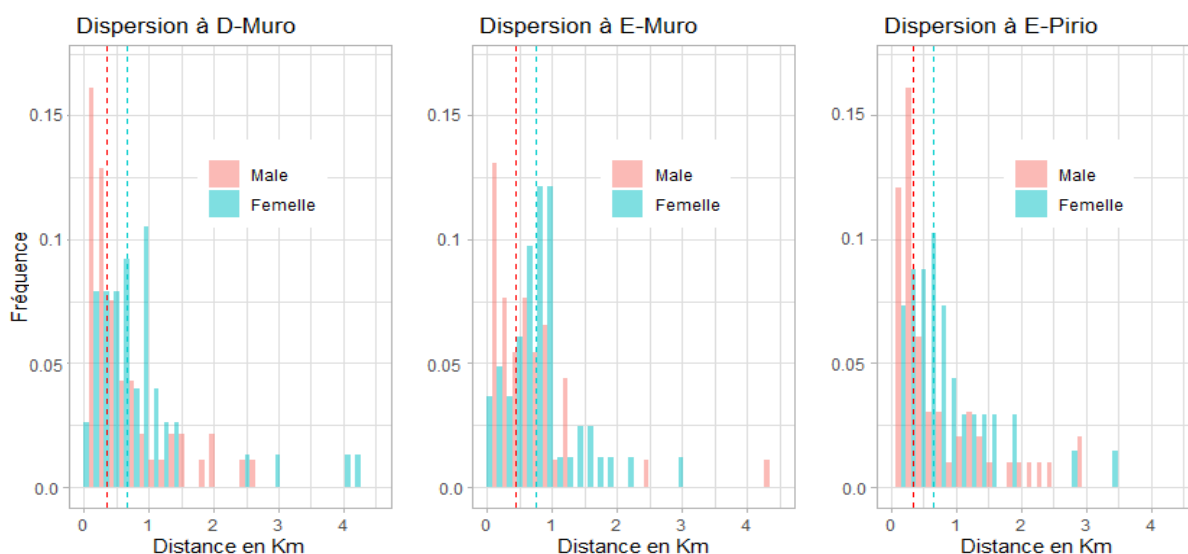


Figure 21 : Fréquence des distances de dispersion des mésanges bleues en fonction du sexe pour les évènements de dispersion au sein des sous-stations de Corse, en pointillé la médiane des mâles (turquoise) et des femelles (saumon)

Les mâles des trois stations dispersent à des distances médianes similaires (Kruskall-Wallis  $\chi^2_{df=2}=0,05$  ;  $p=0,97$ ) et de même pour les femelles (Kruskall-Wallis  $\chi^2_{df=2}=0,4$  ;  $p=0,82$ ).

Il y a donc toujours un fort effet du sexe sur la dispersion natale des mésanges bleues. La distance médiane de dispersion dans toutes les stations corses avec le protocole spécifique est donc de  $0,355 \pm 0,673$  km pour les mâles et  $0,694 \pm 0,701$  km pour les femelles. **Ce nouveau protocole standardisé a permis de détecter des évènements de dispersion natale plus longues de 43,7% pour les mâles et de 51,9 % pour les femelles.** De plus, ce protocole renforce l'observation du dimorphisme de dispersion entre mâle et femelle, qui est de 339m avec le protocole spécifique contre 210 avec le protocole station.

#### 4.2.2 La biométrie

##### Chez les adultes

Cette section évalue le lien entre la distance de dispersion natale et la **condition corporelle des dispersants** mâles et femelles à l'âge adulte, c'est-à-dire au moment de la dispersion (calculée via l'équation 1) (jeu de données 6). L'interaction entre la condition corporelle et les stations n'est pas significative ( $p=0,268$ ) et n'apparaît donc pas dans le tableau des

résultats. Ainsi, la relation entre la distance de dispersion natale et la condition corporelle n'est significative pour aucun des deux sexes (Tableau 20).

Tableau 20 : Lien entre la distance de dispersion natale et la condition corporelle. Estimation du modèle linéaire N°2 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individus).

	Modèle linéaire		Anova			
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p
<b>Male (N=750)</b>						
Condition	3,011	8,050	11	1	0,140	0,708
Station E-Muro	1,399	0,893	651	2	4,014	P<0,05
Station E-Pirio	2,270	0,804				
<b>Femelle (N=451)</b>						
Condition	0,293	0,325	90	1	0,809	0,369
Station E-Muro	0,041	0,042	362	2	1,620	0,199
Station E-Pirio	-0,034	0,379				

De même, la distance de dispersion natale des mâles et des femelles n'est pas corrélée statistiquement avec la **longueur de l'aile** (Tableau 21, interaction entre l'aile et les stations non significative p=0,653).

Tableau 21 : Lien entre la distance de dispersion natale et la longueur de l'aile. Estimation

	Modèle linéaire		Anova			
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p
<b>Mâle (N=758)</b>						
Aile	-0,207	0,201	85	1	1,055	0,305
Station E-Muro	1,462	0,886	666	2	4,150	P<0,05
Station E-Pirio	2,163	0,755				
<b>Femelle (N=455)</b>						
Aile	-0,070	0,374	4	1	0,040	0,814
Station E-Muro	1.182	1.307	456	2	2,049	0,130
Station E-Pirio	-1,398	1,137				

du modèle linéaire N°3 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

### Chez les poussins

Un modèle linéaire montre que la distance de dispersion natale est corrélée négativement, chez les mâles uniquement, au poids des dispersants au stade poussins à 15j, c'est-à-dire

avant leur dispersion (Tableau 22, interaction entre sexe et station non significative avec  $p=0,194$ ). Ainsi, plus les poussins mâles sont lourds et moins ils dispersent loin (Figure 22).

Tableau 22: Lien entre la distance de dispersion natale et le poids du poussin à 15 jours. Estimation du modèle linéaire N°4 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Modèle linéaire		Anova				R <sup>2</sup>
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p	
<b>Mâle (N=703)</b>							
Poids poussin	-1,047	0,512	334	1	4,180	P<0,05	0,014
Station E-Muro	0,702	0,911	189	2	1,185	0,306	
Station E-pirio	1,265	0,822					
<b>Femelle (N=427)</b>							
Poids poussin	-0,156	0,806	4	1	0,038	0,847	-
Station E-Muro	1,549	1,336	635	2	2,862	0,058	
Station E-pirio	-1,638	1,217					

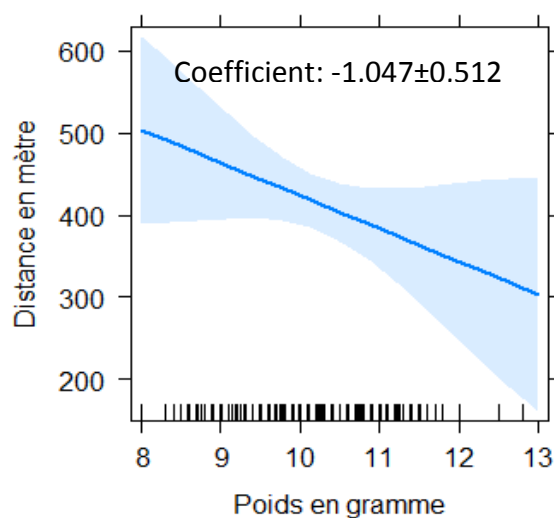


Figure 22 : Relation entre le poids des poussins mâles à 15 jours et leur distance de dispersion natale.

#### 4.2.3 La personnalité

##### Chez l'adulte

La relation entre la distance de dispersion natale et la docilité n'est significative ni pour les mâles ni pour les femelles (Tableau 23, interaction entre docilité et station non significative avec  $p = 0,061$ ).

Tableau 23 : Lien entre la distance de dispersion natale et la personnalité adulte. Estimation du modèle linéaire N°5 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Modèle linéaire		Anova			
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p
<b>Mâle (N=333)</b>						
Docilité	-0,525	1,790	60	1	0,563	0,453
Station E-Muro	1,236	1,354	235	2	1,099	0,335
Station E-Pirio	2,120	1,440				
<b>Femelle (N=230)</b>						
Docilité	1,306	0,833	273	1	2,600	0,118
Station E-Muro	2,332	1,679	326	2	1,470	0,232
Station E-Pirio	2,713	1,762				

De même, la distance de dispersion natale des mâles et des femelles n'est pas reliée statistiquement à **l'exploration en milieu nouveau** (Tableau 24, interaction entre l'exploration et les stations non significative,  $p=0,234$ ).

Tableau 24 : Lien entre la distance de dispersion natale et l'exploration en milieu nouveau. Estimation du modèle linéaire N° 6 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Modèle linéaire		Anova			
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p
<b>Mâle (N=153)</b>						
Exploration	0,164	0,616	4	1	0,071	0,791
Station E-Muro	1,540	1,550	104	2	0,8490	0,430
Station E-Pirio	1,975	1,604				
<b>Femelle (N=92)</b>						
Exploration	-0,383	0,828	18	1	0,213	0,645
Station E-Muro	2,320	2,314	465	2	2,736	0,070
Station E-Pirio	5,749	2,461				

#### Chez les poussins

Un modèle linéaire montre que la distance de dispersion natale est corrélée positivement à la docilité des poussins à 15j pour les mâles mais pas pour les femelles (Tableau 25, interaction entre sexe et station non significative avec  $p=0,881$ ). Ainsi, plus les poussins mâles sont agités en main (donc ont un score de docilité élevé) plus ils dispersent loin (Figure 23).

Tableau 25 : Lien entre la distance de dispersion natale et la docilité poussin à 15 jours. Estimation du modèle linéaire N°7 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Modèle linéaire		Anova				R <sup>2</sup>
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p	
<b>Mâle (N=207)</b>							
Docilité	1,336	0,520	800	1	6,720	p<0,05	0,032
Station E-Muro	-0,285	1,811	27	2	0,111	0,895	
Station E-pirio	0,600	1,925					
<b>Femelle (N=155)</b>							
Docilité	-0,213	0,627	14	1	0,115	0,735	-
Station E-Muro	0,571	2,076	28	2	0,113	0,893	
Station E-pirio	1,106	2,344					

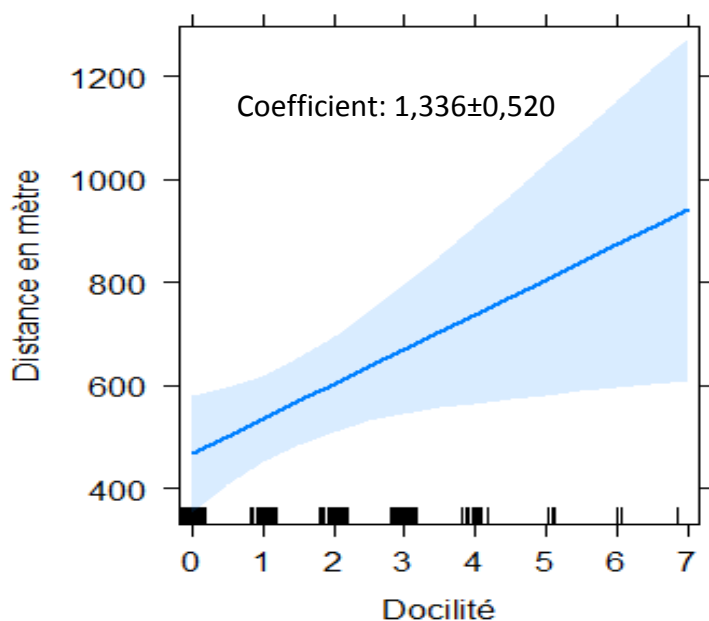


Figure 23 : Relation entre le nombre de mouvement effectué en main (= Docilité poussins) des poussins mâles à 15 jours et leur distance de dispersion natale.

#### 4.2.4 La physiologie

La relation entre la distance de dispersion natale et le **rythme respiratoire** n'est pas significative d'après le modèle linéaire (Tableau 26, interaction entre sexe et rythme respiratoire non significative, p=0,745).

Tableau 26 : Lien entre la distance de dispersion natale et le rythme respiratoire. Estimation du modèle linéaire N°8 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Modèle linéaire		Anova			
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p
Corse (N=121)						
Rythme Respiratoire	-0,320	0,516	34	1	0,376	0,541
Sexe	-3,849	1,784	417	1	4,653	P<0,05

### 4.3 L'effet famille

#### 4.3.1 Comparaison parents-enfants

L'objectif est ici de corrélérer la distance de dispersion natale d'une cohorte d'individus avec la distance de dispersion de leurs parents. Le Tableau 27 présente le nombre de paires parents/enfants pour lesquelles les distances de dispersion natale peuvent être comparées. Il y a 292 paires mère-enfant et 478 paires père-enfant qui ont eu entre 1 et 5 poussins recrutés.

Tableau 27 : Nombre de comparaisons possibles entre parents et enfants pour la distance de dispersion natale.

	Mère	Père
Filles	107	185
Fils	185	293
total	292	478

La relation entre **la distance de dispersion natale d'une mère ou d'un père avec la distance de dispersion natale de ses poussins** est significative pour les mères mais pas pour les pères avec leur progéniture (Tableau 28, interaction entre la distance des pères et celle effectuée par leurs poussins n'est pas significative ( $p=0,579$ )). Ainsi, plus les mères ont dispersé loin et plus leurs filles dispersent loin (Figure 24).

Tableau 28 : Lien entre la distance de dispersion natale des poussins et la dispersion natale de leurs parents. Estimation du modèle linéaire N°9 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Coefficient	Erreur standard	ddl	Valeur de t	p
<b>Poussin recrutés avec une mère ayant recrutée N=292</b>					
Distance Mère	0,376	0,104	275	3,609	P<0,001
Sexe du poussin	2,654	3,107	287	0,852	0,394
Interaction	-0,328	0,133	286	-2,472	P<0,05
<b>Poussin recrutés avec un père ayant recruté N=478</b>					
Distance Père	0,092	0,0633	286	1,445	0,150
Sexe	-4,796	0,818	457	-5,863	P<0,001

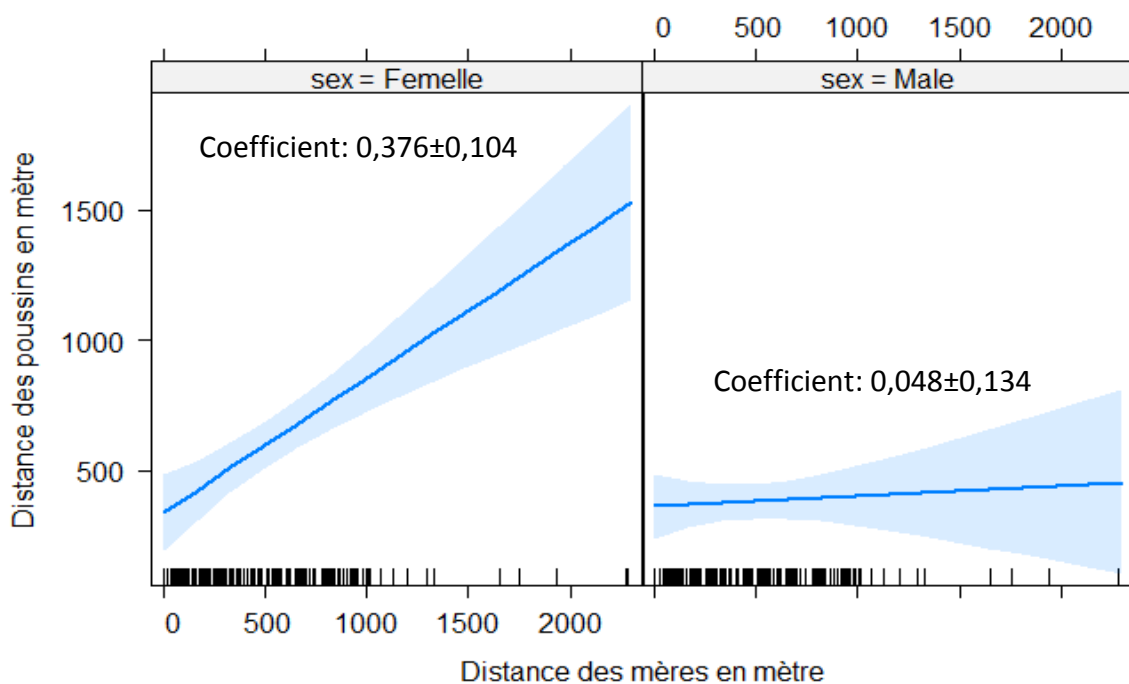


Figure 24 : Relation entre la distance de dispersion natale des poussins et la distance de dispersion natale de leur mère.

#### 4.3.2 Comparaison au sein des fratries

La relation entre la distance de dispersion natale d'un individu et celle de l'un de ses frères et sœurs est significative (Tableau 29)



Tableau 29 : Lien entre les distances de dispersion natale des poussins d'une même nichée. Estimation du modèle linéaire N°10 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Coefficient	Erreur standard	Valeur de t	p	R <sup>2</sup>
<b>Mâles (N=220)</b>					
Distance Frères	0,313	0,070	4,438	P<0,001	0,079
<b>Femelles (N=98)</b>					
Distance Sœurs	0,420	0,097	4,351	P<0,001	0,156
<b>Mâles (N=139)</b>					
Distance Sœurs	0,240	0,083	2,892	P<0,01	0,058

Ainsi, lorsqu'un mâle disperse loin, la distance parcourue par ses frères et sœurs (ou la moyenne des distances de ses frères) aura tendance à être elle aussi élevée (Figure 25). (Figure 25). La relation sœur-sœur est plus forte ( $r^2 = 0.156$ ) que la relation frère-frère ( $R^2 = 0,079$ ) (Figure 25).

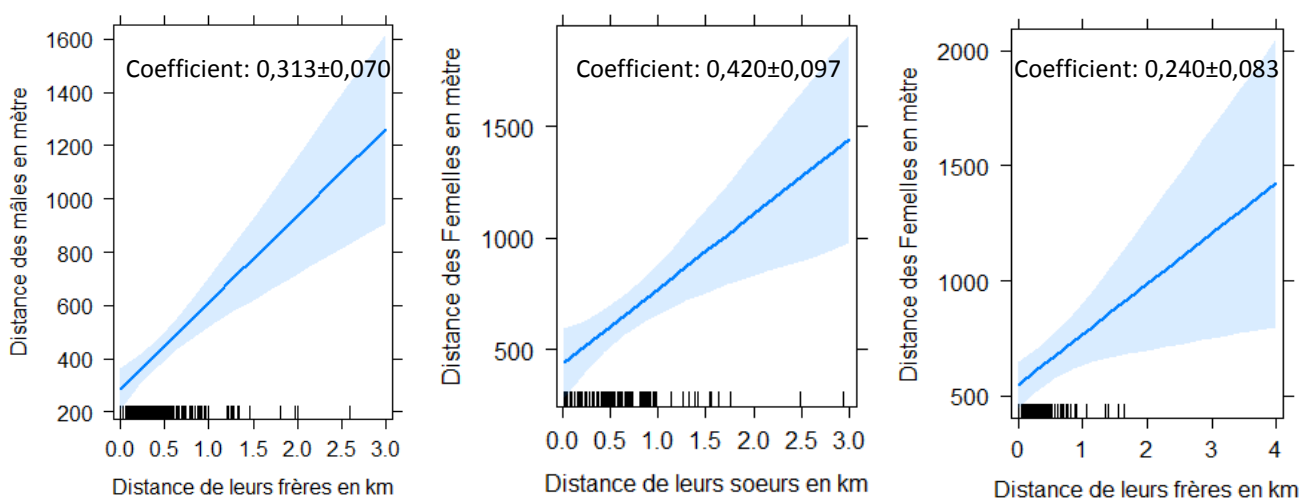


Figure 25 : Lien entre les distances de dispersion des poussins d'une même nichée, mâles-frères, femelles-sœurs, mâles-sœurs.

#### 4.4 L'environnement social

J'ai testé la relation entre la distance de dispersion natale et **le taux d'occupation des nichoirs l'année de l'envol des poussins et l'année de leur première reproduction.**

On trouve une corrélation significative entre la dispersion natale et les taux d'occupation des nichoirs durant l'année de naissance et durant l'année de l'installation des individus pour

leur première reproduction pour les stations de D-muro et E-Pirio. Dans ce cas, plus les taux d'occupation de la station sont importants et moins la distance de dispersion des recrutés est importante. Pour E-Muro, cette relation n'est significative que pour l'année de naissance et indique que plus le taux d'occupation est élevé et plus la dispersion natale est importante (Figure 26 et 27).

Tableau 30 : Lien entre les distances de dispersion natale et les taux d'occupation des stations l'année de naissance (= Taux occ à N) et l'année de première reproduction (=Taux occ à N+1). Estimation du modèle linéaire N°11 et 12 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Modèle linéaire		Anova				R <sup>2</sup>
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p	
<b>D-Muro (N=435)</b>							
Taux occ à N	-0,152	0,057	718	1	7,033	P<0,01	0,106
Sexe	-6,487	0,100	4377	1	42,861	P<0,001	
Taux occ à N+1	-0,202	0,060	1166	1	11,534	P<0,001	0,115
Sexe	-6,478	0,984	4375	1	43,274	P<0,001	
<b>E-Muro (N=282)</b>							
Taux occ à N	0,194	0,072	6346	1	7,394	P<0,01	0,126
Sexe	-6,555	1,139	2843	1	33,137	P<0,001	
Taux occ à N+1	0,030	0,082	11,5	1	0,131	P=0,718	-
Sexe	-6,680	1,167	2915	1	33,106	P<0,001	
<b>E-Pirio (N=519)</b>							
Taux occ à N	-0,074	0,032	427	1	5200	P<0,05	0,033
Sexe	-3,141	0,834	1162	1	14,166	P<0,001	
Taux occ à N+1	-0,087	0,033	562	1	6,874	P<0,01	0,036
Sexe	-3,111	0,833	1140	1	13,946	P<0,001	

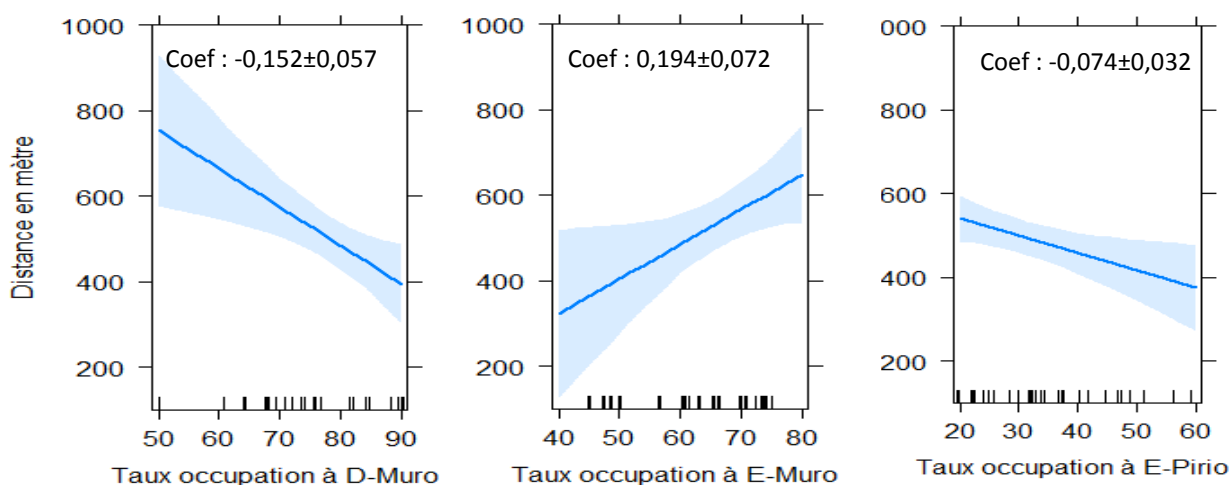


Figure 26 : Lien entre la distance de dispersion natale et le taux d'occupation l'année de naissance.

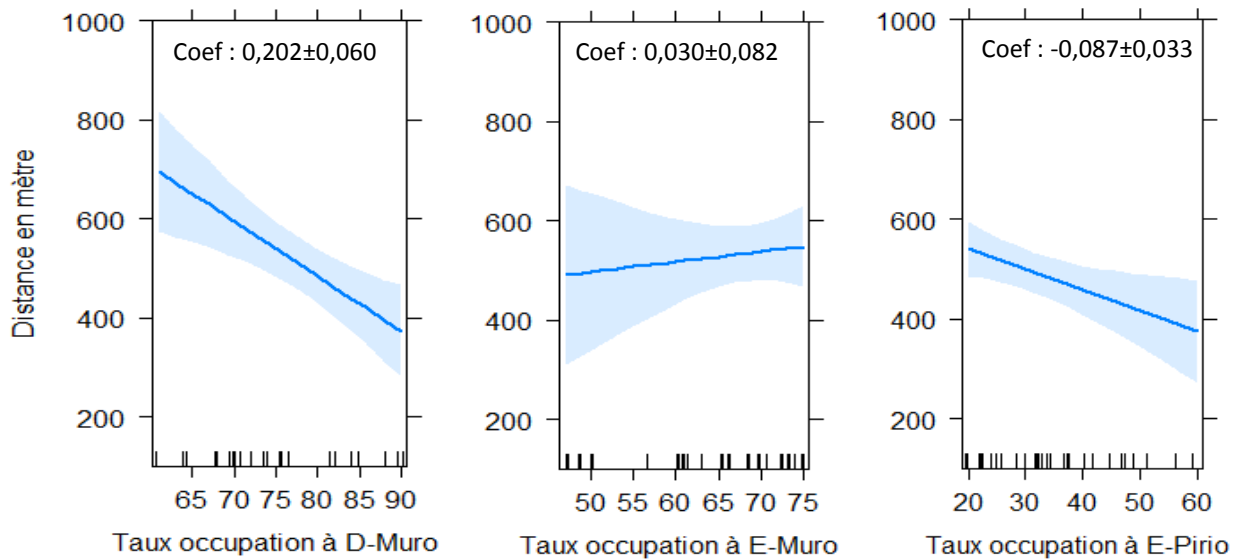


Figure 27: Lien entre la distance de dispersion natale et le taux d'occupation l'année de première reproduction.

Puis, j'ai regardé le lien entre la distance de dispersion natale d'un poussin avec **le nombre de poussins issus de sa nichée**. Cela me permet de savoir si les poussins issus d'une nichée importante dispersent plus. J'ai donc testé la relation entre la dispersion d'un individu et l'éloignement à la moyenne du nombre de poussins de sa nichée (nombre de poussins au nid par rapport au nombre moyen de poussins par nichée sur la station cette année-là) et cet. Cette interaction n'est pas significative ( $p$  est au moins supérieur 0,159). Le Tableau 31 présente le modèle avec l'effet additif.

Tableau 31 : Lien entre la distance de dispersion natale et l'éloignement à la moyenne du nombre de poussins de la nichée dont le poussin est issu. Estimation du modèle linéaire N°13 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individu).

	Modèle linéaire		Anova			
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p
<b>Mâle (N=153)</b>						
Taille nichée	0,272	0,203	143	1	1,797	0,181
Station E-Muro	1,222	0,873	546	1	3,440	P<0,05
Station E-Pirio	1,931	0,738				
<b>Femelle (N=92)</b>						
Taille nichée	-0,539	0,297	358	1	3,284	0,071
Station E-Muro	1,200	1,280	511	1	2,345	0,097
Station E-Pirio	-1,495	1,109				

Ainsi, la relation entre la distance de dispersion natale et le nombre de poussins n'est pas significative. L'éloignement à la moyenne du nombre de poussins d'une nichée dont le poussin est issu n'explique pas la distance de dispersion effectué par ce poussin.

## 4.5 L'environnement non-social

## 4.5.1 L'habitat

J'ai testé la relation entre la distance de dispersion natale avec **les valeurs de surface terrière qui caractérise les essences d'arbre** Tableau 32 avec le jeu de données du protocole spécifique à la dispersion où ont été caractérisées 1349 places d'habitats et où 362 mésanges ont recruté sur l'une de ces places.

Tableau 32 : Essences où les mésanges bleues se sont dispersées sur les trois stations d'étude en Corse (« . » = pas significatif, « - » = effet négatif, « + » = effet positif). Les valeurs du modèle N°14 sont présentées en Annexe 2.

	Chêne blanc	Chêne vert	Olivier	Châtaignier	Arbousier	Filaire
D-Muro	+*	+*	-*	.		
E-Muro	-**	.	-***			
Pirio		+***			.	.

Pour la station de D-Muro, le test met en évidence que la probabilité de capture des mésanges bleues augmente avec la présence de chênes blancs et de chênes verts et diminue avec la présence d'oliviers (Figure 28), la représentation spatiale des valeurs de F combinées à la répartition des mésanges dispersées illustre cela (Figure 29).

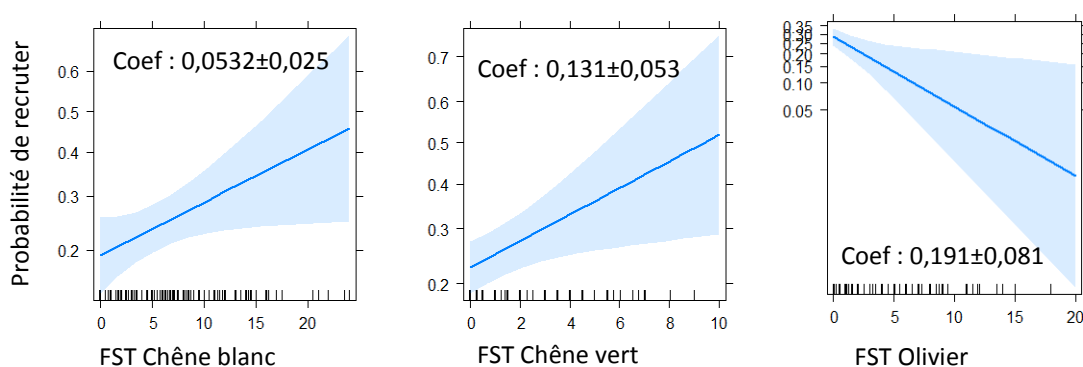


Figure 28 : Probabilité que les mésanges ont de se retrouver sur un point en fonction de la valeur de FST de ce point pour les essences d'arbres les plus présentes D-Muro.

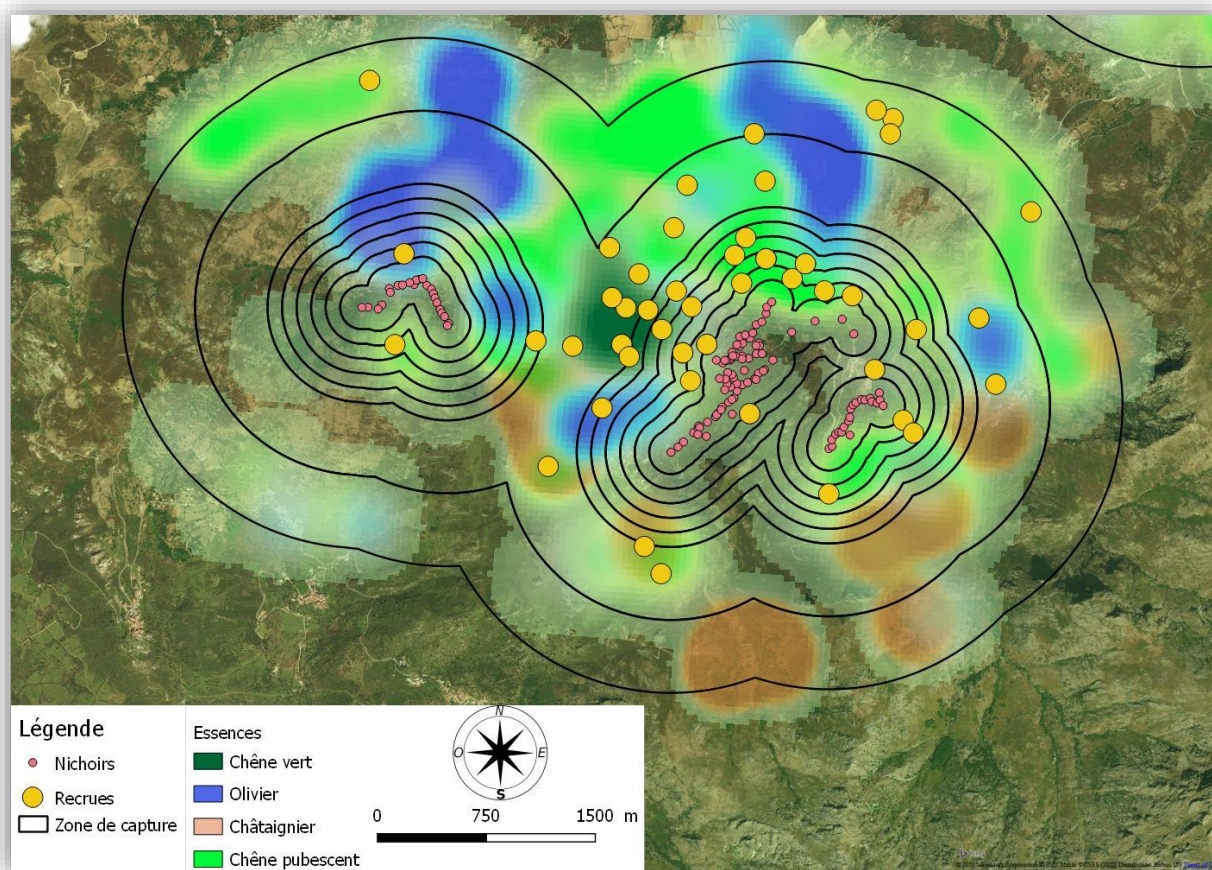


Figure 29 : Répartition spatiale des densités des essences d’arbres les plus présentes à D-Muro, avec juxtaposition des localités où ont été capturés les individus « hors station »

Pour la station de E-Muro, le test indique que la présence d’oliviers et celle de chênes blancs font diminuer la probabilité de capture de mésanges issues des stations. La présence de chênes verts n’augmente pas significativement la probabilité de capture de mésanges (Figure 30). La représentation spatiale des valeurs de FST combinées à la répartition des mésanges dispersées illustre cela (Figure 31)

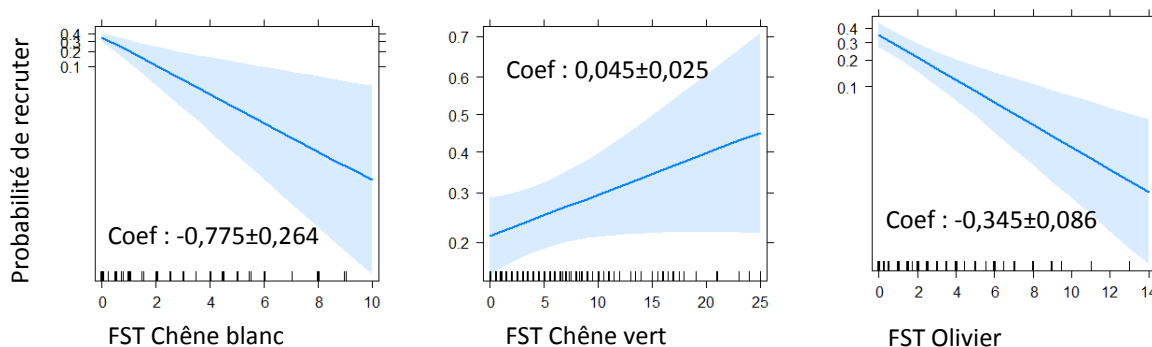


Figure 30 : Probabilité que les mésanges ont de se retrouver sur un point en fonction de la valeur de FST de ce point pour les essences d’arbres les plus présentes E-Muro.

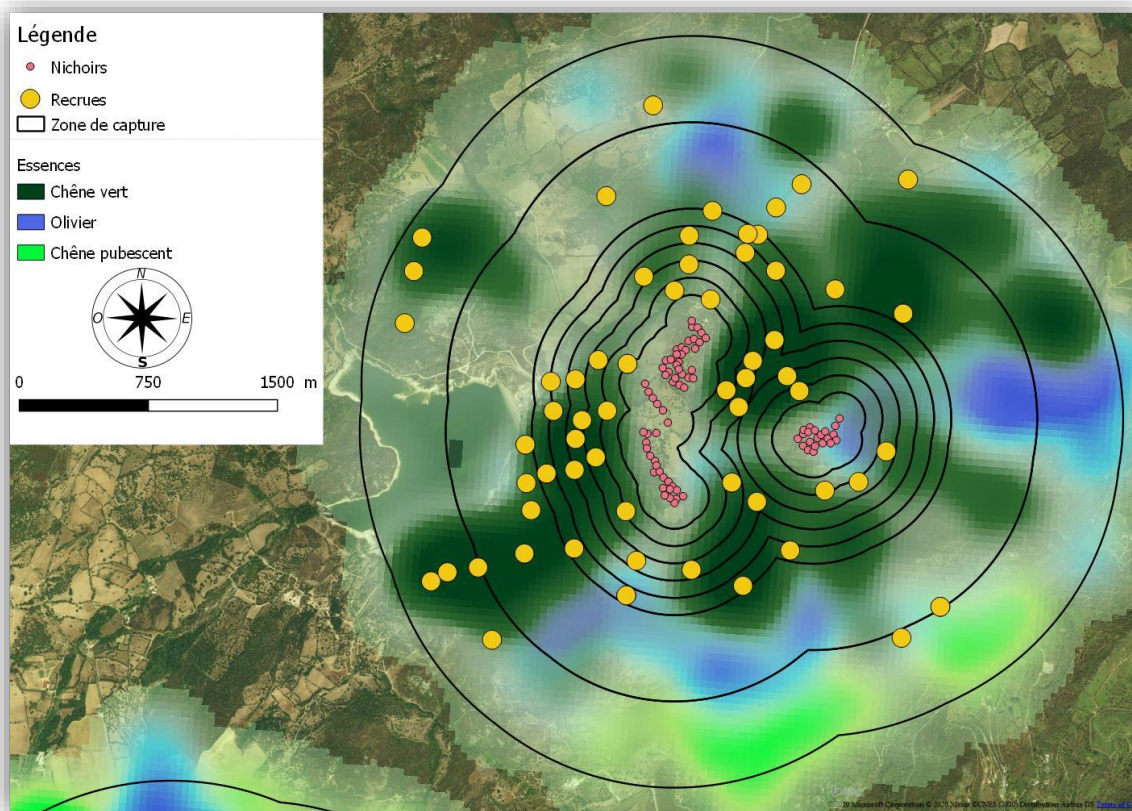


Figure 31 : Répartition spatiale des densités des essences d’arbres les plus présentes à D-Muro, avec juxtaposition des localités où ont été capturés les individus « hors station ».

Enfin, pour la station de Pirio, le test indique que la présence de chêne vert fait augmenter la probabilité de capture des individus recrutés de façon significative (Figure 32). La représentation spatiale des valeurs de FST combinées à la répartition des mésanges dispersées illustre cela (Figure 33).

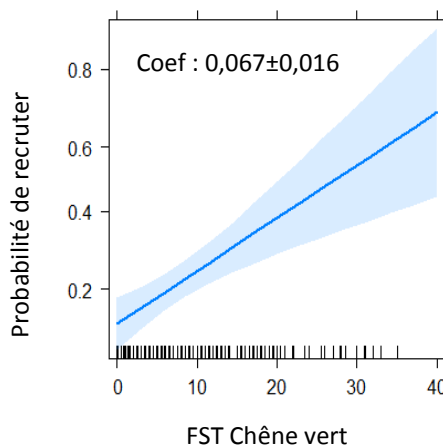


Figure 32 : Probabilité que les mésanges ont de se retrouver sur un point en fonction de la valeur de FST de ce point pour les essences d’arbres les plus présentes E-Pirio.

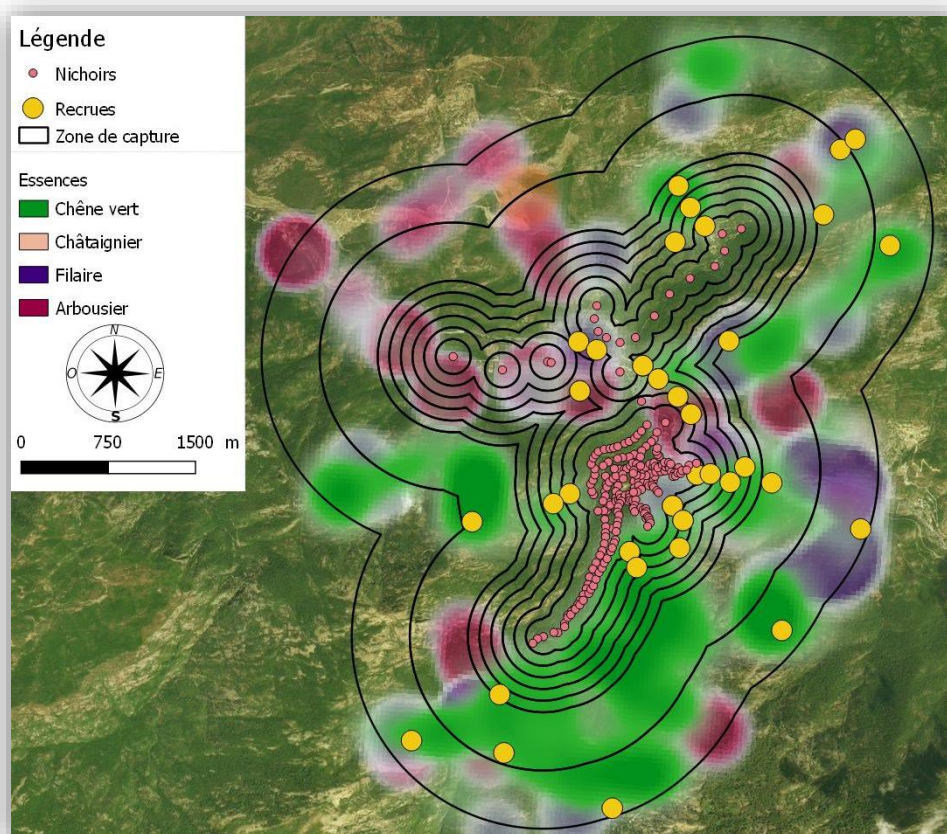


Figure 33 : Répartition spatiale des densités des essences d'arbres les plus présentes à E-Pirio, avec juxtaposition des localités où ont été capturés les individus « hors station ».

J'ai étudié les densités des mésanges présentes dans les habitats les plus communs dans (ou à proximité de) la station. Ceci afin d'évaluer la différence de densité entre ces habitats (Tableau 33).

Tableau 33 : Lien entre les nombres de mésanges comptées sur les trois sites de points d'écoute des trois stations (les valeurs des points d'écoute des stations sont prises en références). Estimation du modèle linéaire généralisé N°15 (N : nombre d'individus comptés).

	Coefficient	Erreur standard	Valeur de z	p
<b>D-Muro (N=262)</b>				
Chêne vert	-0,057	0,151	-0,378	0,705
Olivier	-0,034	0,150	-0,225	0,822
<b>E-Muro (N=288)</b>				
Chêne blanc	-0,101	0,142	-0,710	0,477
Olivier	-0,145	0,144	-1,004	0,315
<b>E-Pirio (N=238)</b>				
Aulnes	0,057	0,150	0,376	0,707
Chêne vert	-0,343	0,167	-2,052	P<0,05

Ainsi, à D-Muro et E-Muro il n'y a pas de différence du nombre de mésanges comptées entre la station et les sites présents à proximité composés de chênes verts, d'oliviers, ou de chênes blancs. A D-Muro le nombre de mésanges comptées sur la station (composée de chêne blanc) n'est pas différent du nombre de mésanges comptées sur les sites composés de Chêne vert ou d'Olivier. A E-Muro (composé de Chêne vert) cela est identique sur les sites composés de Chêne blanc et d'Olivier. A E-Pirio il y a une différence entre la station (composée de Chêne vert) et l'autre site composé de Chêne vert mais pas avec le site composé d'Aulne.

#### 4.5.2 Le parasitisme

La relation entre la distance de dispersion natale et le **parasitisme** n'est pas significative dans le modèle linéaire (Tableau 34, interaction entre sexe et parasitisme non significative,  $p=0,128$ ). La présence de parasites *protocalliphora* n'explique pas la distance de dispersion natale ayant été parcourue

*Tableau 34 : Lien entre la distance de dispersion natale et le nombre de parasite protocalliphora comptés dans le nid quand les poussins ont 15 jours. Estimation du modèle linéaire N°16 (N : nombre d'individus).*

	Coefficient	Erreur standard	Valeurs de t	p
N=276				
Nombre de parasites	-0,008	0,019	-0,427	0,669
Sexe	-3,710	1,243	-2,985	P<0,01

#### 4.5.3 La date d'éclosion

La relation entre la distance de dispersion natale et la **différence entre la date d'éclosion du poussin et la médiane des dates d'éclosion** de la station est significative dans le modèle linéaire (Tableau 35, interaction entre la différence de date et sexe non significative,  $p=0,171$ ). Ainsi, plus les mâles naissent tardivement par rapport à la médiane des dates d'éclosion et plus ils dispersent loin (Figure 34).



Tableau 35: Lien entre la distance de dispersion natale et la différence entre la date d'éclosion de la nichée dont est issu le poussin recruté et la médiane de la date d'éclosion de la station. Estimation du modèle linéaire N°17 et résultats de l'Anova associée (N : nombre d'individus).

	Modèle linéaire		Anova			
	Coefficient	Erreur standard	Sum sq.	ddl	F	p
<b>Male (N=772)</b>						
Différence de date	0,142	0,058	467	1	5,905	p<0,05
Station E-Muro	0,138	0,872	502	2	3,176	p<0,05
Station E-Pirio	1,858	0,738				
<b>Femelle (N=464)</b>						
Différence de date	-0,065	0,092	56	1	0,510	0,475
Station E-Muro	1,167	1,291	5,595	2	2,725	0,066
Station E-Pirio	-1,722	1,114				

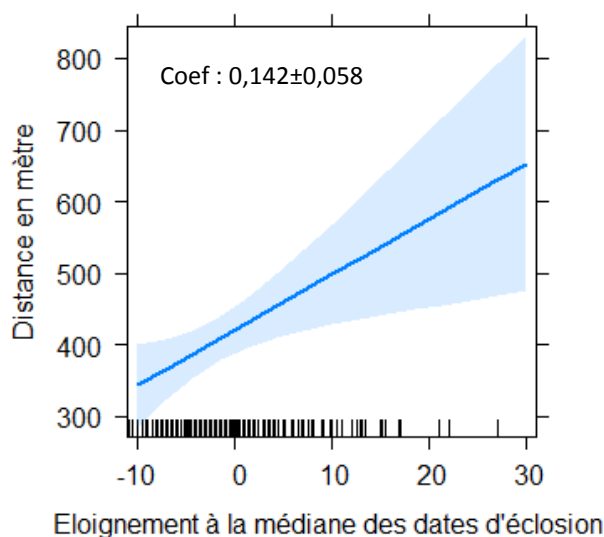


Figure 34 : Relation entre la date d'éclosion des poussins mâles et leur distance de dispersion natale.


J'ai cherché ensuite à voir s'il existait un lien entre le poids des poussins à 15 jours, leur date d'éclosion et leur distance de dispersion natale (Tableau 36).

Tableau 36 : Poids et distances de dispersion natale des individus nés précocement comparés aux individus nés tardivement dans l'année (N= Nombre d'individu)

	Mâle		Femelle	
	Précoce (N=604)	Tardif (N=159)	Précoce (N=351)	Tardif (N=107)
Poids moyen (g)	10,3	9,5	9,9	9,8
t.test	p<0,001		0,076	
Valeur de t	-5,388		-1,788	
df	199,8		142,1	
Médiane de distance	0,381±0,386km	0,526±0,577km	0,656±0,584km	0,663±0,640km
Wilcoxon test	p<0,05		0,571	
W	54115		18098	

Ainsi, il y a effectivement une différence significative de poids entre les mâles précoces et les mâles tardifs, cela ne s'observe pas chez les femelles, et ces mâles tardif dispersent plus loin que les mâles précoces.

## Chapitre 5 Discussions et conclusions générales

- 
1. La plus-value d'un protocole spécifique
  2. Les facteurs qui influencent la dispersion
  3. Les limites à l'étude
  4. Les perspectives

“ Faut-il partir ? Rester ? Si tu peux rester, reste ; pars, s'il le faut. ”

Charles Baudelaire

## 5.1 La plus-value en écologie d'un protocole spécifique pour l'étude de la dispersion

Grâce à cette étude sur la dispersion de la mésange bleue en Corse, il a été possible d'évaluer deux paramètres (distance parcourue et proportion d'immigrants) sur deux jeux de données : l'un utilisant les données obtenues selon le protocole de suivi habituel et l'autre créé spécifiquement pour l'étude de la dispersion en 2015-2016. Pour cela, 1200 points de captures, répartis proportionnellement à la surface d'étude, ont été effectués jusqu'à un kilomètre et demi des stations. **Comparer les résultats des deux protocoles permet d'évaluer la plus-value d'un protocole dédié spécifiquement à l'étude de la dispersion.**

Travailler ici sur deux protocoles était essentiel. En effet l'étude « historique » comme la grande majorité des études sur la dispersion natale et la dispersion de reproduction dans la littérature sur les passereaux insectivores de nos forêts tempérées (Mésange charbonnière, Gobemouche à collier *Ficedula albicollis* et Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*) repose sur des données de capture/marquage/recapture (CMR) émanant de suivis de populations dans des forêts équipées de nichoirs (voir par ex. Andreu & Barba 2006 Ardea, Doligez & Part 2008, Camacho et al 2016, Germain et al 2017). Dans ces cadres d'étude, la complexité d'étudier la dispersion natale réside dans le fait que la forme et la taille du site d'étude conditionnent fortement les données de dispersion observées. Sans protocole adapté, les distances de dispersion sont fréquemment sous-estimés comme je l'ai montré dans le chapitre X pour les mésanges bleues en Corse (Sharp et al. 2008). Les suivis de populations cavicoles ont ainsi des périmètres d'étude trop restreints pour étudier la dispersion natale (Van Noordwijk 1984; Koenig 1998; Wilson et Thomas 2002; Franzén et Nilsson 2007) et l'organisation des nichoirs sur un site constitue aussi une limite (Overveld, Adriaensen, et Matthysen 2015). De plus, les modèles théoriques traitant des modes de dispersion sont actuellement limités par un manque de données empiriques, et les données existantes peuvent être biaisées en raison de cette petite échelle spatiale de nombreuses études antérieures (Dale, Lunde, et Steifetten 2005). Enfin, dans les conclusions de la revue effectuée par Clarke, Sæther, et Røskoft en 1997 et étudiant le biais sexuel de la dispersion, les auteurs incitent à étudier les proportions du sex-ratio des individus dispersés.

Dans notre étude, il est démontré que 44% des mésanges dispersent en dehors des stations d'études équipées de nichoir, et ce jusqu'à 1,5km de leur nichoir d'origine (Figure16). Cette proportion d'oiseaux dispersant en dehors des zones de nichoir est similaire à celle obtenue dans une étude faite sur la mésange charbonnière (Erik Matthysen et al. 2010) qui évalue à 50% la proportion de mésanges se retrouvant à l'extérieur de leur site d'étude. Ainsi, toute distribution de dispersion natale observée pour une cohorte d'oiseaux nés dans les nichoirs des stations corses sera tronquée de la moitié de ses effectifs (tronqué de toutes les distances les plus longues) si l'on se contente des données de reproduction dans les nichoirs pour estimer la dispersion natale. Ce chiffre montre la nécessité d'évaluer le biais induit par une telle perte de données mais aussi l'importance de mettre en place des expérimentations de terrain permettant de s'affranchir de tels biais.

Ci-dessous, nous discutons des principaux paramètres ou processus classiquement étudiés dans les populations de mésanges suivies par des programmes à long terme et dont l'estimation peut être améliorée par le protocole hors station utilisé dans cette étude : le sex-ratio des individus recrutés, la dispersion en fonction de l'habitat, la dispersion natale sexe-spécifique, le choix d'habitat durant la dispersion natale et enfin la distance de dispersion de reproduction.

Le premier paramètre fondamental affecté par une **meilleure estimation de la dispersion natale** est le sex-ratio des individus recrutés. Les femelles étant le principal sexe dispersant chez les mésanges bleues (Winkel et Frantzen 1991; E. Matthysen, Van de Castele, et Adriaensen 2005; Ortego et al. 2011), il était prévisible que la sous-estimation de la dispersion natale serait plus importante pour les femelles que pour les mâles (voir plus loin), et que notre protocole de capture hors station affinerait l'estimation sur sex-ratio des individus recrutés. En se basant sur le protocole classique de suivi des nichoirs dans les stations, le sex-ratio (SR) des individus dispersés n'est pas équilibré et montre que les mâles sont plus recrutés que les femelles dans les nichoirs (SR de 64%). Avec le protocole spécifique, cette proportion de mâles n'est plus que de 56%. Dans les populations échantillonnées au filet, hors de la station, le SR est effectivement biaisé de 53% en faveur des mâles. Le SR des individus dispersés, obtenue grâce au protocole spécifique, s'approche donc plus de celui du SR de la population échantillonné hors de la station que de celui des individus dispersés sur la station. La mortalité juvénile est plus élevée chez les femelles de mésange bleue et pourrait expliquer la majeure partie de ce biais masculin résiduel envers les mâles dans le sex-ratio des adultes (Maness et Anderson 2013).

En second lieu, **la dispersion natale peut être comparée entre différents habitats d'origine**, considérés comme plus ou moins favorable à l'espèce. Selon Morton et al. (2018) les conclusions des études de dispersion peuvent dépendre des échelles spatiales et temporelles auxquelles la densité et les modèles de dispersion sont examinés, mais les études de la dispersion à plusieurs échelles sont rares. Ici, la comparaison des distances de dispersion natale dans les différents sites d'étude pour les mâles de donne pas les mêmes résultats selon le protocole utilisé. Le protocole classique révèle une différence de distance de dispersion natale entre les différentes stations (et donc différents habitats) pour les mâles, alors que cette différence disparaît lorsque l'on inclut les captures venant du protocole spécifique hors station. Avec le suivi classique les stations les plus grandes (D-Muro et E-Pirio) permettent d'observer des distances de dispersion des mâles plus grandes. Avec le protocole hors stations, il n'y a plus de différence de dispersion entre les mâles nés dans les trois stations (section 4.1).

En troisième lieu, **considérer la dispersion hors station permet d'affiner grandement la distance de dispersion sexe-spécifique** en effaçant, là encore, les différences entre stations et liées à leur taille ou forme. En effet, les différences de distance de dispersion entre femelles et mâles sont différentes selon les protocoles : elle est de 253m à D-Muro, de 458m à E-Muro et de 104m à E-Pirio. Cette différence de distance natale entre sexes est en revanche très stable entre les stations d'après le protocole hors station : 305m à D-Muro, 310m à E-Muro et 307m à E-Pirio. Ainsi, malgré les particularités de ces populations tant

dans la morphologie, le comportement et la génétique (Anne Charmantier et al. 2016; Perrier, Rougemont, et Charmantier 2020) la différence de dispersion entre femelles et mâles est identique pour ces trois sites distant de six à vingt-cinq kilomètres (Figure 5).

Quatrièmement, **le protocole hors station permet de s'intéresser au choix d'habitat** durant les mouvements de dispersion natale. L'habitat des trois stations en Corse est relativement homogène au sein des stations, étant constitué de chênes blancs à D-Muro et de chênes verts à E-Muro et E-Pirio, et plus hétérogène hors des stations (Figure 29, 31, 33). Les événements de dispersion obtenus grâce au protocole spécifique permettent d'étudier l'habitat où se reproduisent les individus dispersés ce qui n'est pas possible en étudiant uniquement les sites habituels.

Enfin, dans le cadre de cette étude, j'ai calculé la distance de **dispersion de reproduction** afin de valider l'utilisation des données de capture d'individus hors station pour estimer la **dispersion natale** (voir section 3.1). Peu d'études ont comparé jusqu'ici dispersion natale et de reproduction chez les oiseaux, mais à titre d'exemple, Reynolds et Cooke (Reynolds et Cooke 1988) montrent que la distance de dispersion natale est 2,6 fois plus importante que la dispersion de reproduction chez le Phalarope à bec étroit *Phalaropus lobatus*. Dans notre étude sur la mésange bleue, le protocole classique de suivi des stations de niochirs évalue que la dispersion natale est 8 à 10 fois supérieure à la dispersion de reproduction, alors que l'ajout des données hors stations montre qu'elle est en fait 10 à 15 fois supérieure (Tableau 3).

Ainsi, le protocole d'étude hors station mis en place nous a permis de réduire les biais d'estimation sur la dispersion natale et le sex-ratio des individus recrutés, biais inhérents à la forme et à la taille des stations équipées de niochirs. L'ensemble des données sur les trois sites d'étude corses nous permet d'estimer que la médiane des distances de dispersion natale des mésanges bleues en Corse est de 355 mètres ( $\pm 673\text{m}$ ) pour les mâles et de 697 mètres ( $\pm 701\text{m}$ ) pour les femelles (contre  $247 \pm 311\text{m}$  pour les mâles et  $457 \pm 512\text{m}$  estimées par le suivi des oiseaux dans les niochirs).

## 5.2 Les facteurs qui influencent la dispersion

La philopatrie de la mésange bleue a déjà été montrée par des études calculant que la distance de dispersion natale observée est moindre que si elle était aléatoire (Reynolds et Cooke 1988; Erik Matthysen et al. 2010; Ortego et al. 2011; Jacob et al. 2015). Notre étude comparant les événements de dispersion avec les distances de dispersions possibles entre tous les niochirs d'un même site confirme que les oiseaux restent plus proches de leur lieu de naissance qu'attendu s'ils choisissaient au hasard un niochir de leur station de naissance (voir section 4.1 des résultats). Ci-dessous sont discutés les éléments explorés pouvant influencer les distances de dispersion natale.

**Un déterminisme génétique** de la dispersion est démontré dans les années 2000 (chez le pic à face blanche : Pasinelli, Schiegg, et Walters 2004; chez l'albatros hurleur : A. Charmantier

et al. 2011). Le caractère héritable de la propension à disperser est aussi démontré chez la Rousserolle turdoïde (Hansson, Bensch, et Hasselquist 2003) et cela indépendamment des biais de protocoles avancés par (Van Noordwijk 1984). Ces estimations d'hérédité pourraient représenter à la fois une hérédité génétique, et une hérédité culturelle, surtout chez les espèces dans lesquelles les parents apportent des soins parentaux après l'envol. Seule, une expérimentation permettrait de dissocier un effet additif génétique d'un effet d'environnement familial (voir par ex les expériences sur les lézards par Massot et Clobert 2000).

**L'influence des liens familiaux dans la dispersion natale** est évoquée depuis les années 1980 (Greenwood, Harvey, et Perrins 1979; Van Noordwijk 1984). La ressemblance de comportement de dispersion au sein d'une famille (parents-enfant ou au sein d'une même fratrie) n'est pas toujours observée (Negro, Hiraldo, et Donazar 1997; Wesolowski 2015) et ne supporte alors pas l'hypothèse d'évitement de la consanguinité. Néanmoins plusieurs études sur les oiseaux montrent que deux individus d'une même famille ont des distances de dispersion plus similaires que deux individus non apparentés (chez la rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus*: Hansson, Bensch, et Hasselquist 2003; la mésange bleue et la mésange charbonnière : E. Matthysen, Van de Castele, et Adriaensen 2005; chez le gobemouche à collier : B. Doligez et al. 2011). C'est aussi le cas dans notre étude, où nous observons un lien fort entre la dispersion d'une mère et de ses filles, puisque les femelles qui dispersent loin produisent des femelles qui dispersent loin. Cet effet familial s'observe aussi entre les individus d'une même nichée, que ce soit entre fratrie, sororité ou frères-sœurs. Cependant, notre étude ne montre pas de similitudes dans les dispersions des paires mères-fils et pères-progéniture. Cela pourrait être en lien avec le fait que dans ces populations, les événements de copulation hors couple concernent entre 50 et 68 % des nichées (Anne Charmantier et al. 2004), le père d'élevage n'est alors pas le père génétique de certains poussins. Quant au lien mère-fils, la différence de comportement de dispersion entre sexes pourrait expliquer la faible corrélation.

**La date d'éclosion** est un paramètre important pour la survie juvénile (Maness et Anderson 2013) et elle impacte aussi la dispersion natale. Les individus ayant dispersé en premier trouvent les zones favorables les plus proches et s'y installent. Dans une population de mésanges bleues en Suède, les individus éclos relativement tôt durant la saison de reproduction ont alors une distance de dispersion moindre que les individus éclos tardivement (Barczyk 2019). Cette relation entre date d'éclosion et dispersion est très forte pour les mâles de notre population. En revanche, elle n'est pas démontrée chez toutes les espèces. Par exemple dans une population de mésanges nonettes (Wesolowski 2015), les mâles nés tardivement ont une distance de dispersion plus importante. Cependant, le lien entre le poids et la date d'éclosion est aussi très fort chez les mâles et il est difficile de savoir si c'est la date d'éclosion ou la masse du poussin qui influence le plus la distance de dispersion natale. Cette relation ne s'observe pas chez les femelles.

**Le sexe** est, sans conteste, un paramètre clef dans la compréhension des mécanismes déterminants la dispersion natale. La distance de dispersion natale chez les oiseaux est en effet, le plus souvent, plus importante pour les femelles que pour les mâles (Greenwood

1980; Clarke, Sæther, et Røskaft 1997; Trochet et al. 2016), même si des exceptions existent avec des mâles plus dispersants par exemple chez les anatidés (Greenwood 1980; Clarke, Sæther, et Røskaft 1997; Trochet et al. 2016) ou des distances de dispersion natale similaires entre les sexes chez la mésange à longue queue (Sharp et al. 2008). Dans notre étude, comme dans celle réalisée sur le Miro de Chatham *Petroica traversi* (Paris et al. 2016) dans le Pacifique, la distance de dispersion natale est biaisée en faveur des femelles de mésanges. En Corse, les femelles de mésanges bleues dispersent plus loin (694m) que les mâles (355m) et cela se vérifie sur les deux protocoles discutés précédemment ainsi que dans d'autres études (Winkel et Frantzen 1991; E. Matthysen, Van de Castele, et Adriaensen 2005; Ortego et al. 2011; Barczyk 2019). Cette différence entre sexe pourrait s'expliquer par le fait que, lorsque que l'espèce est territoriale, le sexe qui défend le territoire a plus avantage à rester à proximité du lieu de naissance afin de limiter les interactions agressives avec de nouveaux voisins (Trochet et al. 2016).

L'importance de l'**état corporel** de l'individu dans le déterminisme et la réussite de la dispersion est mise en avant dans plusieurs études (Dufty et Belthoff 2001; Barbraud, Johnson, et Bertault 2003; Bowler et Benton 2005a; Clobert et al. 2012). Ainsi, souvent les individus petits, de moins bonne condition et les moins agressifs seraient évincés et rejetés hors des sites de bonne qualité. Toutefois, cela est inversé chez la Bernache du Canada *Branta canadensis* (Jeugd 2001) où ce sont les mâles les plus lourds, les plus grands et les plus agressifs qui dispersent dans d'autres colonies, obtenant ainsi un meilleur succès de reproduction. Dans notre étude **la condition corporelle** des reproducteurs n'est pas reliée statistiquement à leur distance de dispersion natale. Cela est contradictoire avec le fait que la masse des poussins mâles est corrélée à leur dispersion natale : les poussins les plus lourds dispersent à des distances plus courtes. Etudier l'ontologie de la condition corporelle entre stade poussin et reproducteur permettrait peut-être de comprendre ce paradoxe d'une relation dispersion/condition corporelle inversée entre les deux stades. A noter qu'au stade poussin, une condition corporelle élevée permet de bénéficier de réserves temporaires pour avoir le temps nécessaire à l'apprentissage de la recherche de nourriture. A l'inverse, au stade reproducteur, une condition corporelle plus faible peut permettre de mieux éviter les prédateurs (Gosler et al 2000).

La relation entre **le poids des poussins** et leur distance de dispersion natale existe dans notre étude pour les mâles (Tableau 22 et Figure 22). Cette relation a aussi été trouvée dans d'autres études comme par exemple sur les pics, chez lesquels les mâles qui dispersent sont plus légers que les mâles et les femelles philopatrics (Pasinelli et Walters 2002). Pour les mésanges bleues, le fait que les mâles qui dispersent sont les plus légers (au stade poussin) pourrait résulter d'une compétition tôt dans la vie ou juste après l'envol. Une masse importante assure en effet d'avoir le dessus en cas de compétition pour un territoire proche du lieu de naissance. En revanche pour les poussins femelles, aucun lien entre masse et la distance parcourue n'a été trouvé. Cela pourrait s'expliquer par le fait que les femelles ne sont pas soumises à la compétition avec leurs conspécifiques pour sécuriser un territoire proche de leur lieu d'éclosion.



La littérature prédit un lien entre **personnalité** des oiseaux et dispersion natale. En particulier la dispersion pourrait être associée à l'agressivité, ainsi les individus les moins agressifs se retrouveraient évincés en périphérie de la colonie voir dans d'autres colonies, ce qui expliquerait les distances de dispersion plus élevées pour ce type d'individus (Negro, Hiraldo, et Donazar 1997). Dans notre étude la personnalité adulte ne semble pas reliée à la distance parcourue et donc nos résultats ne valident pas l'hypothèse émise ci-dessus.

**Le nombre de frère et sœurs** est considéré par certains auteurs comme un proxy de la future compétition entre individus et pourrait ainsi influencer les distances de dispersion natale comme chez les mâles de pic à face blanche (Pasinelli et Walters 2002) où plus un individu a de frères et plus il est susceptible de disperser. Une étude chez les mésanges bleues manipulant la taille de la nichée ne montre en revanche aucun impact de cette taille de nichée sur la distance de dispersion (Barczyk 2019). En accord avec cette dernière étude sur la mésange bleue, nous n'avons pas trouvé d'incidence du nombre de frères et sœurs sur la distance de dispersion natale des individus éclos sur nos stations d'étude.

Dans notre étude, nous avons pu constater une influence de **l'habitat** sur la dispersion des mésanges, puisque les chênes (verts ou blancs) constituent un habitat où les mésanges se trouvent plus souvent pour effectuer leur première reproduction, et cela malgré la présence d'autres essences proches offrant des sites de nidification (Olivier, Châtaignier, Filaire et Arbousier). Notre analyse n'a pas pris en compte la distance des différents habitats par rapport au site de naissance, mais pour les deux sites de Muro, l'olivier est très présent autour des stations d'étude et n'est cependant pas utilisé par les mésanges.

**La densité d'une population** affecte la dynamique de celle-ci : sous certaines conditions, une densité élevée sera attractive pour des individus en dispersion, mais par ailleurs de nombreux processus écologiques sont densité-dépendants du fait d'une compétition accrue entre conspécifiques à forte densité (Erik Matthysen 2005). Par exemple, les oiseaux coloniaux trouvent une meilleure protection contre les prédateurs dans des colonies de forte densité (Péron et al. 2010). A l'inverse, une colonie de faucons crécerellettes voit les événements de dispersion augmenter quand la colonie augmente en taille, suggérant que l'environnement ne peut être favorable pour un nombre trop conséquent d'individus (Negro, Hiraldo, et Donazar 1997). Pour certaines espèces, la densité semble ne pas avoir d'effet sur la dispersion, comme dans cette population de mésanges nonettes en Pologne dans laquelle la densité n'impacte pas les événements de dispersion (Wesołowski 2015). Dans notre étude, la densité de population de l'année d'installation pour la première reproduction semble impacter les événements de dispersion pour les individus de deux stations. En effet, à D-Muro et E-Pirio plus la densité de reproducteurs est importante, moins la distance de dispersion natale est élevée pour les poussins éclos cette année-là. Ce résultat contre-intuitif pourrait être la résultante d'une forte abondance de nourriture réduisant les conflits entre individus et permettant ainsi une plus grande promiscuité.

Ainsi, dans cette étude, la dispersion des poussins est positivement corrélée à leur date de naissance, à leur docilité et à leur masse. L'ensemble des individus d'une même famille partage des comportements de dispersion similaire. De plus, La distance de dispersion natale est négativement corrélée à la densité de l'année de naissance des poussins des

stations de D-Muro et d'E-Pirio. Enfin, Les mésanges bleues issues des populations en chêne vert et en chêne blanc semblent se disperser sur les habitats similaires plutôt que sur d'autres essences.

### 5.3 Les limites de l'étude

La comparaison de deux protocoles (suivi des stations uniquement versus inclusion de captures hors station) permet d'appréhender les limites des sites équipés de nichoirs pour l'étude de la dispersion natale chez la mésange bleue. Néanmoins, même si le protocole hors station mis en place dans cette étude permet de s'affranchir de certains biais et d'améliorer nos connaissances sur la dispersion natale des mésanges bleues, certaines contraintes et limites persistent.

**Le statut de reproduction** des mésanges capturées hors des stations peut être sujet à discussion. En effet, le statut de reproduction des individus capturés n'était pas vérifiable pour chacun d'entre eux, et il est certain que, comme dans nos stations d'étude, il y a de la variabilité dans la date de reproduction. Il reste donc une part d'incertitude sur l'échantillonnage des distances de dispersion natale obtenues en dehors de la station d'étude. Différents paramètres sont évalués dans la partie 3.3 pour palier à cela. Lors de ces captures, 65% des mésanges baguées n'ont pu être capturées et il ne fut donc pas possible de vérifier si elles s'étaient déplacées. Les mésanges semblent éviter le système de capture lors d'un deuxième passage à trois semaines d'intervalle. En effet, la recapture des individus bagués fut laborieuse et demanda beaucoup de temps. Cette méthode de contrôle par recapture n'est pas à préconiser tant les mésanges semblent mémoriser le piège. Cette méthode ne peut, à elle seule, suffire à évaluer le statut de reproducteurs des individus dispersants, c'est pour cela que le marquage coloré fut effectué en 2016

Si le protocole hors station permet de mesurer des distances de dispersion en s'affranchissant des limites des stations équipées de nichoirs, la prospection s'est limitée à 1500m des limites des stations. On ne peut exclure dans cette étude de la dispersion en Corse des événements de dispersion de plus longue distance. Pourtant, ces **événements de dispersion longue distance** sont très intéressants à traiter, puisqu'au vue de ces données extrêmes, une étude montre qu'il n'existe plus de biais sexuel chez la Crécerelle d'Amérique (McCaslin, Caughlin, et Heath 2019). Ici, avec le protocole spécifique la proportion des individus recrutés dans la dernière section (la plus loin de la station) est de 6%. A cette distance il s'agit du début de la queue de distribution qu'on observe dans les courbes de distribution de dispersion (figure 1). Ainsi, il faut garder en tête que les distributions de dispersion natale présentées dans ce rapport sont encore possiblement sous-estimées. Cependant, considérant le faible pourcentage d'évènements de dispersion observés par l'échantillonnage dans la tranche 1 000m à 1 500m, il est probable que la sous-estimation soit minime. De plus, l'effort, en temps et en énergie, serait considérable pour chercher quelques individus supplémentaires. Par ailleurs ces quelques individus seront trop peu nombreux pour modifier les conclusions sur les facteurs affectant la dispersion.

Enfin, notre étude nous a permis de mettre en évidence les contraintes imposées par la taille, forme et disposition des stations de nichoirs pour l'étude de la dispersion. Je propose ci-dessous les paramètres idéaux de structure de stations qui permettraient d'étudier la dispersion sans avoir à fournir l'effort conséquent du protocole spécifique hors station et de ses limites. Voici, donc, **une proposition de modification de protocoles pour les stations étudiées en Corse**. Pour cela, j'ai évalué quelles stations avaient une évaluation de distance de dispersion natale la plus proche de celle fournie par le protocole spécifique.

**Pour les mâles**, la station de E-Pirio répond à cette exigence, avec une distance de dispersion natale de 303m avec le protocole standard et 339m avec le protocole spécifique, cette station est la plus importante spatialement et offre donc suffisamment de possibilités pour « exprimer » une distance de dispersion proche de celle obtenue avec des biais limités. Pour l'étude de la dispersion des mésanges bleue mâles en Corse l'idéal serait donc une station d'une surface d'une cinquantaine d'hectare.

**Pour les femelles**, il s'agit de la station d'E-Muro, avec une distance de dispersion natale de 650m avec le protocole standard et 740m avec le protocole spécifique. Dans cette station de E-Muro les trois sous-stations sont distantes de 700 à 1000m. L'avantage des multi sous-stations pour l'étude de la dispersion est souligné par Wesolowski (2015). A E-Muro les sous-stations échangent régulièrement des individus étant donné la configuration de la station (Figure 5). Pour l'étude de la dispersion des mésanges bleues femelles en Corse l'idéal serait donc un ensemble de sous-stations distantes de 500 à 1 500 m.

Ainsi, l'idéal pour l'étude de la dispersion des mésanges en Corse serait de bénéficier de plusieurs sous-stations d'un 50aine d'hectares et que ces sous-stations soient distantes les unes des autres de 500 à 1 500m.

#### 5.4 Les perspectives

Cette étude de la dispersion natale a fait émerger d'autres questions de recherche prometteuses. Cette section permet de synthétiser ces réflexions utiles tant dans le cadre de la poursuite de ce projet que pour d'autres personnes désirant étudier la dispersion natale.

**Des données disponibles**, encore non utilisées, peuvent permettre de compléter ce travail et pourraient ainsi caractériser le comportement de dispersion en fonction i) des isotopes (Anne Charmantier et al. 2014) , ii) de l'année (Greenwood, Harvey, et Perrins 1979) en y intégrant la quantité de ressources alimentaires disponibles (Pasinelli et Walters 2002) iii) du nombre de jeunes produits (Overveld, Adriaensen, et Matthysen 2015) et de jeunes recrutés (Julliard, Perret, et Blondel 1996), iv) d'un habitat plus finement décrit par la hauteur des arbres, la présence d'arbustes et d'herbacées (Jacob et al. 2015).

**La caractérisation d'autres facteurs reliés à deux catégories de comportement de dispersion (immigrants/ résidents)** pourrait être étudiée. Par exemple la réponse immunitaire des

immigrants et des individus recrutés localement pourrait être comparée (Snoeijs et al. 2004) pour vérifier si l'absence d'impact des parasites, démontré ici avec les *Protocalliphora* sur la dispersion des mésanges de nos populations, est maintenue. De plus, la « qualité » de nourriture varie en fonction du statut (immigrants/émigrants) des mésanges charbonnières (Slagsvold et Wiebe 2018) .

**Selon l'hypothèse d'un 'habitat matching'**, l'habitat est sélectionné par les individus en fonction de leur phénotype (Edelaar, Siepielski, et Clobert 2008; Jacob et al. 2015) c'est-à-dire qu'un individu dispersant pourrait explorer plusieurs environnements et se sédentariser dans celui qui est le mieux 'associé' à son phénotype. A l'avenir, il sera intéressant de tester cette hypothèse en reliant dispersion, habitat et phénotype des individus (en particulier morphologie et score d'exploration).

Au regard des résultats de cette étude, notamment sur l'importance de la date de ponte, de la condition des poussins et des liens familiaux sur les événements de dispersion, il me semble important que la continuité de l'étude puisse se faire par **l'acquisition d'information sur un moment clef dans la vie d'une mésange : l'après envol du nid**. C'est effectivement au début de la dispersion natale, soit juste après l'envol, que la mortalité est estimée la plus importante pour les mésanges bleues (Dhondt 1979), puisque jusqu'à 87% des poussins meurent dans les trois semaines après l'envol (Cox et al. 2014). Des techniques de télémétrie permettraient de mieux comprendre ce qu'il se passe juste après l'envol. Par exemple, chez la mésange charbonnière, une récente étude a montré que l'implantation des juvéniles sur leur lieu de première reproduction dépend des zones prospectées avec leur parents (Erik Matthysen et al. 2010). Une étude de télémétrie comparant l'espace occupé par les mésanges bleues et charbonnières indique par ailleurs que les mésanges bleues restent plus dans les zones boisées que les mésanges charbonnières, pointant ainsi que les espaces fragmentés pourraient être un frein à la dispersion pour les mésanges bleues (Overveld et al. 2017). Une étude de télémétrie pourrait aussi permettre d'avoir accès à des données de comportement car il est possible que la personnalité au moment de la dispersion ne reflète pas la personnalité une fois l'oiseau installé sur son territoire (Skaraas 2016).

Ainsi, la télémétrie, permettrait de comprendre les causes de mortalité juvénile, d'analyser l'impact de la structure paysagère sur les déplacements pré-reproduction, tout en mesurant l'évolution comportementale des mésanges pour chaque étape de la dispersion. Grâce à l'avancée technologique de ces dernières années, l'utilisation de la télémétrie pour caractériser la période post envol me paraît à ce jour indispensable à mener pour poursuivre ces travaux sur la dispersion natale.

## Réflexions personnelles

J'ai eu l'occasion de croiser de nombreux Corses, je leur ai raconté les mésanges, leur indiquant ce qu'elles font et pourquoi elles le font mais, ce qui motive la plupart des échanges c'est de savoir si « elles vont bien ? » et si « elles diminuent ? ». Après avoir répondu « oui » elles vont bien, si tant est qu'observer des individus en reproduction d'une année à l'autre est une métrique pour indiquer que les mésanges vont bien et « non » il n'y en a pas de moins en moins, enfin d'après les taux d'occupation sur les sites d'études corse et les indices nationaux d'évaluation des dynamiques de populations, il est possible d'engager la conversation sur les informations glanées depuis 45 ans sur les mésanges en Corse. A toute fin utile voici les sujets porteurs d'attention : l'utilisation des herbes aromatiques dans les nids, les copulations hors couple, les « helpers », les modifications des dates de pontes liées au changement climatiques globaux, l'héritabilité des caractères, les personnalités, et parfois un peu de génétique quantitative.

J'espère que les quelques informations glanées pendant ce projet et présentées dans ce mémoire auront l'occasion de disperser en dehors de ces quelques pages, les connaissances « enfermées » n'ayant aucun intérêt. Je place ici, derrière le concept d'intérêt, la notion que le savoir a pour effet, outre une meilleure compréhension du monde, de produire du bien-être et permet une meilleure cohésion sociale en favorisant les contacts bienveillants (Immordino-Yang et Damasio 2007).

Ainsi j'espère que, telle la semeuse des connaissances du Larousse (Figure 35), les quelques courageux qui auront été jusqu'à la fin de ce mémoire auront à cœur de partager leurs savoirs.



Figure 35 : La semeuse des connaissances du Larousse

---

## Bibliographie

- Anders, Angela D., John Faaborg, et Frank R. Thompson. 1998. « Postfledging Dispersal, Habitat Use, and Home-Range Size of Juvenile Wood Thrushes ». *The Auk* 115 (2): 349-58. <https://doi.org/10.2307/4089193>.
- Barbraud, Christophe, Alan R. Johnson, et Guillaume Bertault. 2003. « Phenotypic Correlates of Post-Fledging Dispersal in a Population of Greater Flamingos: The Importance of Body Condition ». *Journal of Animal Ecology* 72 (2): 246-57. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00695.x>.
- Barczyk, Julia. 2019. « Effect of Experimentally Manipulated Rearing Conditions and Weather on Natal Dispersal in Blue Tit (*Cyanistes Caeruleus*) », septembre. <https://ruj.uj.edu.pl/xmlui/handle/item/233885>.
- Bell, Alison M., Shala J. Hankison, et Kate L. Laskowski. 2009. « The Repeatability of Behaviour: A Meta-Analysis ». *Animal Behaviour* 77 (4): 771-83. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>.
- Belthoff, James R., et Gary Ritchison. 1989. « Natal Dispersal of Eastern Screech-Owls ». *The Condor* 91 (2): 254-65. <https://doi.org/10.2307/1368302>.
- Blondel, Jacques, Philippe Perret, Paula C. Dias, et Marcel M. Lambrechts. 2001. « Is Phenotypic Variation of Blue Tits (*Parus Caeruleus* L.) in Mediterranean Mainland and Insular Landscapes Adaptive? ». *Genetics Selection Evolution* 33 (1): S121. <https://doi.org/10.1186/BF03500877>.
- Blondel, Jacques, Donald W. Thomas, Anne Charmantier, Philippe Perret, Patrice Bourgault, et Marcel M. Lambrechts. 2006. « A Thirty-Year Study of Phenotypic and Genetic Variation of Blue Tits in Mediterranean Habitat Mosaics ». *BioScience* 56 (8): 661-73. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[661:ATSOPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[661:ATSOPA]2.0.CO;2).
- Blums, Peter, James D. Nichols, James E. Hines, Mark S. Lindberg, et Aivars Mednis. 2003. « Estimating Natal Dispersal Movement Rates of Female European Ducks with Multistate Modelling ». *Journal of Animal Ecology* 72 (6): 1027-42. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00774.x>.
- Boulinier, Thierry, Karen D McCoy, et Gabriele Sorci. 2001. « Dispersal and parasitism ». In *Dispersal*, 12:169-79. Oxford University Press.
- Bowler, Diana E., et Tim G. Benton. 2005. « Causes and Consequences of Animal Dispersal Strategies: Relating Individual Behaviour to Spatial Dynamics ». *Biological Reviews* 80 (2): 205-25. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>.
- Broquet, Thomas, et Eric J. Petit. 2009. « Molecular Estimation of Dispersal for Ecology and Population Genetics ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40 (1): 193-216. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120324>.
- Brown, Charles R., et Mary Bomberger Brown. 1992. « Ectoparasitism as a Cause of Natal Dispersal in Cliff Swallows ». *Ecology* 73 (5): 1718-23. <https://doi.org/10.2307/1940023>.
- Brown, Charles R., Mary Bomberger Brown, et Kathleen R. Brazeal. 2008. « Familiarity with Breeding Habitat Improves Daily Survival in Colonial Cliff Swallows ». *Animal Behaviour* 76 (4): 1201-10. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.028>.
- Buckland, Stephen T., David R. Anderson, Kenneth P. Burnham, et Jeffrey L. Laake. 2005. « Distance Sampling ». In *Encyclopedia of Biostatistics*. American Cancer Society. <https://doi.org/10.1002/0470011815.b2a16019>.

- Byrom, Andrea E, et Charles J Krebs. 1999. « Natal Dispersal of Juvenile Arctic Ground Squirrels in the Boreal Forest ». *Canadian Journal of Zoology* 77 (7): 1048-59. <https://doi.org/10.1139/z99-072>.
- Cayuela, Hugo, Quentin Rougemont, Jérôme G. Prunier, Jean-Sébastien Moore, Jean Clobert, Aurélien Besnard, et Louis Bernatchez. 2018. « Demographic and Genetic Approaches to Study Dispersal in Wild Animal Populations: A Methodological Review ». *Molecular Ecology* 27 (20): 3976-4010. <https://doi.org/10.1111/mec.14848>.
- Charmantier, A., M. Buoro, O. Gimenez, et H. Weimerskirch. 2011. « Heritability of Short-Scale Natal Dispersal in a Large-Scale Foraging Bird, the Wandering Albatross ». *Journal of Evolutionary Biology* 24 (7): 1487-96. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02281.x>.
- Charmantier, Anne, Jacques Blondel, Philippe Perret, et Mireille Harmelin-Vivien. 2014. « Tracing Site-Specific Isotopic Signatures along a Blue Tit *Cyanistes Caeruleus* Food Chain ». *Ibis* 156 (1): 165-75. <https://doi.org/10.1111/ibi.12094>.
- Charmantier, Anne, Jacques Blondel, Philippe Perret, et Marcel M. Lambrechts. 2004. « Do Extra-Pair Paternities Provide Genetic Benefits for Female Blue Tits *Parus Caeruleus*? » *Journal of Avian Biology* 35 (6): 524-32. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03296.x>.
- Charmantier, Anne, Claire Doutrelant, Gabrielle Dubuc-Messier, Amélie Fargevieille, et Marta Szulkin. 2016. « Mediterranean Blue Tits as a Case Study of Local Adaptation ». *Evolutionary Applications* 9 (1): 135-52. <https://doi.org/10.1111/eva.12282>.
- Charmantier, Anne, Dany Garant, et Loeske E. B. Kruuk. 2014. *Quantitative Genetics in the Wild*. OUP Oxford.
- Clark, Colin W., et Marc Mangel. 1986. « The Evolutionary Advantages of Group Foraging ». *Theoretical Population Biology* 30 (1): 45-75. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(86\)90024-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(86)90024-9).
- Clarke, Alice L., Bernt-Erik Sæther, et Eivin Røskaft. 1997. « Sex Biases in Avian Dispersal: A Reappraisal ». *Oikos* 79 (3): 429-38. <https://doi.org/10.2307/3546885>.
- Clobert, J., E. Danchin, A.A. Dhondt, et J.D. Nichols. 2012. *Dispersal*.
- Clobert, Jean, Jean-François Le Galliard, Julien Cote, Sandrine Meylan, et Manuel Massot. 2009. « Informed Dispersal, Heterogeneity in Animal Dispersal Syndromes and the Dynamics of Spatially Structured Populations ». *Ecology Letters* 12 (3): 197-209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x>.
- Cordonnier, T., M. Tran-Ha, J. Piat, et D. François. 2007. « La surface terrière: méthodes de mesure et intérêts ». *Rendez-vous (RDV) techniques de l'Office National des Forêts (ONF)*, n° 18: 84.
- Cote, J, et J Clobert. 2007. « Social personalities influence natal dispersal in a lizard ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1608): 383-90. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734>.
- Cotto, Olivier, Alexander Kubisch, et Ophélie Ronce. 2014. « Optimal Life-History Strategy Differs between Philopatric and Dispersing Individuals in a Metapopulation. » *The American Naturalist* 183 (3): 384-93. <https://doi.org/10.1086/675064>.
- Coulton, Daniel W., Robert G. Clark, David W. Howerter, Michael G. Anderson, et Leonard I. Wassenaar. 2011. « Costs and Benefits of Natal Dispersal in Yearling Mallards *Anas Platyrhynchos* ». *Journal of Avian Biology* 42 (2): 123-33. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05224.x>.

- Cox, W. Andrew, Frank R. Thompson, Allison S. Cox, et John Faaborg. 2014. « Post-Fledging Survival in Passerine Birds and the Value of Post-Fledging Studies to Conservation ». *The Journal of Wildlife Management* 78 (2): 183-93. <https://doi.org/10.1002/jwmg.670>.
- Dale, Svein, Anne Lunde, et Øyvind Steifetten. 2005. « Longer Breeding Dispersal than Natal Dispersal in the Ortolan Bunting ». *Behavioral Ecology* 16 (1): 20-24. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh129>.
- Danchin, Etienne, et Richard H. Wagner. 1997. « The Evolution of Coloniality: The Emergence of New Perspectives ». *Trends in Ecology & Evolution* 12 (9): 342-47. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01124-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01124-5).
- Daniels, Susan J., et Jeffrey R. Walters. 2000. « Inbreeding Depression and Its Effects on Natal Dispersal in Red-Cockaded Woodpeckers ». *The Condor* 102 (3): 482-91. <https://doi.org/10.1093/condor/102.3.482>.
- Dawideit, Britta A., Albert B. Phillimore, Irina Laube, Bernd Leisler, et Katrin Böhning-Gaese. 2009. « Ecomorphological Predictors of Natal Dispersal Distances in Birds ». *Journal of Animal Ecology* 78 (2): 388-95.
- Demongin, Laurent. 2016. *Identification guide to birds in the hand: the @301 species most frequently caught in Western Europe: identification, measurements, geographical variation, moult, sex and age*. Beaugard-Vernon: Eigenverlag d. Verfassers.
- Dhondt, André A. 1979. « Summer Dispersal and Survival of Juvenile Great Tits in Southern Sweden ». *Oecologia* 42 (2): 139-57. <https://doi.org/10.1007/BF00344854>.
- Dingemanse, Niels J., Christiaan Both, Arie J. van Noordwijk, Anne L. Rutten, et Piet J. Drent. 2003. « Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*) ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270 (1516): 741-47. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>.
- Dobson, F. Stephen. 2013. « The Enduring Question of Sex-Biased Dispersal: Paul J. Greenwood's (1980) Seminal Contribution ». *Animal Behaviour* 85 (2): 299-304. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.11.014>.
- Doligez, B., Grégory Daniel, P. Warin, T. Pärt, L. Gustafsson, et D. Réale. 2011. « Estimation and Comparison of Heritability and Parent-Offspring Resemblance in Dispersal Probability from Capture-Recapture Data Using Different Methods: The Collared Flycatcher as a Case Study ». *Journal of Ornithology* 152: S539-54. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0643-4>.
- Doligez, Blandine, Claire Cadet, Etienne Danchin, et Thierry Boulinier. 2003. « When to Use Public Information for Breeding Habitat Selection? The Role of Environmental Predictability and Density Dependence ». *Animal Behaviour* 66 (5): 973-88. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2270>.
- Doligez, Blandine, Lars Gustafsson, et Tomas Pärt. 2009. « 'Heritability' of dispersal propensity in a patchy population ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1668): 2829-36. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0454>.
- Doligez, Blandine, et Tomas Pärt. 2008. « Estimating Fitness Consequences of Dispersal: A Road to 'Know-Where'? Non-Random Dispersal and the Underestimation of Dispersers' Fitness ». *Journal of Animal Ecology* 77 (6): 1199-1211. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01446.x>.



- Duarte, Leila. 2013. « Impacts of Capture and Handling on Wild Birds ». Phd, Cardiff University. <http://orca.cf.ac.uk/58986/>.
- Dubuc-Messier, Gabrielle, Denis Réale, Philippe Perret, et Anne Charmantier. 2017. « Environmental Heterogeneity and Population Differences in Blue Tits Personality Traits ». *Behavioral Ecology* 28 (2): 448-59. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw148>.
- Duckworth, Renée A., et Alexander V. Badyaev. 2007. « Coupling of Dispersal and Aggression Facilitates the Rapid Range Expansion of a Passerine Bird ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (38): 15017-22. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706174104>.
- Dufty, Alfred, et James Belthoff. 2001. « Proximate Mechanisms of Natal Dispersal: The Role of Body Condition and Hormones ». *Dispersal*, janvier. [https://scholarworks.boisestate.edu/bio\\_facpubs/170](https://scholarworks.boisestate.edu/bio_facpubs/170).
- Edelaar, Pim, Adam M. Siepielski, et Jean Clobert. 2008. « Matching Habitat Choice Causes Directed Gene Flow: A Neglected Dimension in Evolution and Ecology ». *Evolution* 62 (10): 2462-72. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00459.x>.
- Fahrig, Lenore, et Gray Merriam. 1994. « Conservation of Fragmented Populations ». *Conservation Biology* 8 (1): 50-59. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010050.x>.
- Foerster, Katharina, Kaspar Delhey, Arild Johnsen, Jan T. Lifjeld, et Bart Kempenaers. 2003. « Females Increase Offspring Heterozygosity and Fitness through Extra-Pair Matings ». *Nature* 425 (6959): 714-17. <https://doi.org/10.1038/nature01969>.
- Frankham, Richard. 2003. « Genetics and Conservation Biology ». *Comptes Rendus Biologies* 326 (août): 22-29. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00023-4](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00023-4).
- Franzén, Markus, et Sven G. Nilsson. 2007. « What Is the Required Minimum Landscape Size for Dispersal Studies? » *Journal of Animal Ecology* 76 (6): 1224-30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01285.x>.
- Fraser, Douglas F., James F. Gilliam, Michael J. Daley, An N. Le, et Garrick T. Skalski. 2001. « Explaining Leptokurtic Movement Distributions: Intrapopulation Variation in Boldness and Exploration. » *The American Naturalist* 158 (2): 124-35. <https://doi.org/10.1086/321307>.
- Gagnaire, Pierre-Alexandre, Thomas Broquet, Didier Aurelle, Frédérique Viard, Ahmed Souissi, François Bonhomme, Sophie Arnaud-Haond, et Nicolas Bierne. 2015. « Using Neutral, Selected, and Hitchhiker Loci to Assess Connectivity of Marine Populations in the Genomic Era ». *Evolutionary Applications* 8 (8): 769-86. <https://doi.org/10.1111/eva.12288>.
- Gandon, SYLVAIN. 1999. « Kin Competition, the Cost of Inbreeding and the Evolution of Dispersal ». *Journal of Theoretical Biology* 200 (4): 345-64. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1999.0994>.
- García-Navas, Vicente, et Juan José Sanz. 2011. « Females Call the Shots: Breeding Dispersal and Divorce in Blue Tits ». *Behavioral Ecology* 22 (5): 932-39. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr067>.
- Glor, Richard E., Jonathan B. Losos, et Allan Larson. 2005. « Out of Cuba: Overwater Dispersal and Speciation among Lizards in the Anolis Carolinensis Subgroup ». *Molecular Ecology* 14 (8): 2419-32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02550.x>.
- Gosler, A. G., & Harper, D. G. C. (2000). Assessing the heritability of body condition in birds: a challenge exemplified by the great tit *Parus major* L.(Aves). *Biological Journal of the Linnean Society*, 71(1), 103-117.

- Gowaty, Patricia Adair. 1993. « Differential Dispersal, Local Resource Competition, and Sex Ratio Variation in Birds ». *The American Naturalist* 141 (2): 263-80. <https://doi.org/10.1086/285472>.
- Green, Andy J. 2001. « MASS/LENGTH RESIDUALS: MEASURES OF BODY CONDITION OR GENERATORS OF SPURIOUS RESULTS? » *Ecology* 82 (5): 1473-83. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1473:MLRMOB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1473:MLRMOB]2.0.CO;2).
- Green, David M. 2003. « The Ecology of Extinction: Population Fluctuation and Decline in Amphibians ». *Biological Conservation* 111 (3): 331-43. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00302-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00302-6).
- Greenwood, Paul J. 1980. « Mating Systems, Philopatry and Dispersal in Birds and Mammals ». *Animal Behaviour* 28 (4): 1140-62. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5).
- Greenwood, Paul J., et Paul H. Harvey. 1982. « The Natal and Breeding Dispersal of Birds ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1-21.
- Greenwood, Paul J., Paul H. Harvey, et Christopher M. Perrins. 1979. « The Role of Dispersal in the Great Tit (*Parus major*): The Causes, Consequences and Heritability of Natal Dispersal ». *Journal of Animal Ecology* 48 (1): 123-42. <https://doi.org/10.2307/4105>.
- Haas. 1998. « Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: An experimental approach ».
- Haas, Carola A. 1995. « Dispersal and Use of Corridors by Birds in Wooded Patches on an Agricultural Landscape ». *Conservation Biology* 9 (4): 845-54. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040845.x>.
- Hakkarainen, Harri, Petteri Ilmonen, Vesa Koivunen, et Erkki Korpimäki. 2001. « Experimental Increase of Predation Risk Induces Breeding Dispersal of Tengmalm's Owl ». *Oecologia* 126 (3): 355-59. <https://doi.org/10.1007/s004420000525>.
- Hamilton, W. D., et Robert M. May. 1977. « Dispersal in Stable Habitats ». *Nature* 269 (5629): 578-81. <https://doi.org/10.1038/269578a0>.
- Hanski, Ilkka, Anu Peltonen, et Leena Kaski. 1991. « Natal Dispersal and Social Dominance in the Common Shrew *Sorex araneus* ». *Oikos* 62 (1): 48-58. <https://doi.org/10.2307/3545445>.
- Hansson, B., S. Bensch, et D. Hasselquist. 2003. « Heritability of Dispersal in the Great Reed Warbler ». *Ecology Letters* 6 (4): 290-94. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00436.x>.
- Hardouin, Loïc A., Pierre Legagneux, Yves Hingrat, et Alexandre Robert. 2015. « Sex-Specific Dispersal Responses to Inbreeding and Kinship ». *Animal Behaviour* 105 (juillet): 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.002>.
- Heldberg, HENNING, et LENNART Karlsson. 1997. « Autumn migration of Blue Tit *Parus caeruleus* at Falsterbo, Sweden 1980- 94: population changes, migration patterns and recovery analysis ». *ORNIS SVECICA*, n° 7: 149-67.
- Holyoak, Marcel, Renato Casagrandi, Ran Nathan, Eloy Revilla, et Orr Spiegel. 2008. « Trends and Missing Parts in the Study of Movement Ecology ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (49): 19060-65. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800483105>.
- Hutchings, Jeffrey A., et Leah Gerber. 2002. « Sex-Biased Dispersal in a Salmonid Fish ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269 (1508): 2487-93. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2176>.

- Immordino-Yang, M. H., & Damasio, A. (2007). We feel, therefore we learn: The relevance of affective and social neuroscience to education. *Mind, brain, and education*, 1(1), 3-10.
- Ims, Rolf Anker. 1989. « Kinship and Origin Effects on Dispersal and Space Sharing in *Clethrionomys rufocanus* ». *Ecology* 70 (3): 607-16. <https://doi.org/10.2307/1940212>.
- Jacob, Staffan, Elvire Bestion, Delphine Legrand, Jean Clobert, et Julien Cote. 2015. « Habitat Matching and Spatial Heterogeneity of Phenotypes: Implications for Metapopulation and Metacommunity Functioning ». *Evolutionary Ecology* 29 (6): 851-71. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9776-5>.
- Jeugd, Henk P. van der. 2001. « Large Barnacle Goose Males Can Overcome the Social Costs of Natal Dispersal ». *Behavioral Ecology* 12 (3): 275-82. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.3.275>.
- Julliard, R., P. Perret, et J. Blondel. 1996. « Reproductive strategies of philopatric and immigrant blue tits ». In *Acta oecologica (Montrouge)*, 17:487-501. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=2703208>.
- Keppie, Daniel M., et Julie Towers. 1992. « A Test on Social Behavior as a Cause of Dispersal of Spruce Grouse ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30 (5): 343-46. <https://doi.org/10.1007/BF00170601>.
- Kim, Sin-Yeon, Roxana Torres, et Hugh Drummond. 2009. « Simultaneous Positive and Negative Density-Dependent Dispersal in a Colonial Bird Species ». *Ecology* 90 (1): 230-39. <https://doi.org/10.1890/08-0133.1>.
- Koenig, Walter D. 1998. « Spatial Autocorrelation in California Land Birds ». *Conservation Biology* 12 (3): 612-20. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.97034.x>.
- Korpimäki, Erkki, et Martti Lagerström. 1988. « Survival and Natal Dispersal of Fledglings of Tengmalm's Owl in Relation to Fluctuating Food Conditions and Hatching Date ». *The Journal of Animal Ecology* 57 (2): 433. <https://doi.org/10.2307/4915>.
- Labocha, Marta K., Heidi Schutz, et Jack P. Hayes. 2014. « Which Body Condition Index Is Best? » *Oikos* 123 (1): 111-19. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00755.x>.
- Lambin, Xavier, J. Aars, et Stuart B. Piertney. 2001. « Dispersal, Intraspecific Competition, Kin Competition, and Kin Facilitation: A Review of the Empirical Evidence ». *Dispersal*. <https://abdn.pure.elsevier.com/en/publications/dispersal-intraspecific-competition-kin-competition-and-kin-facil>.
- Léna, J.-P., J. Clobert, M. de Fraipont, J. Lecomte, et G. Guyot. 1998. « The Relative Influence of Density and Kinship on Dispersal in the Common Lizard ». *Behavioral Ecology* 9 (5): 500-507. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.5.500>.
- Lens, Luc, et Andre A. Dhondt. 1994. « Effects of Habitat Fragmentation on the Timing of Crested Tit *Parus cristatus* Natal Dispersal ». *Ibis* 136 (2): 147-52. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb01078.x>.
- Levey, Douglas J., et F. Gary Stiles. 1992. « Evolutionary Precursors of Long-Distance Migration: Resource Availability and Movement Patterns in Neotropical Landbirds ». *The American Naturalist* 140 (3): 447-76. <https://doi.org/10.1086/285421>.
- Limiñana, Ruben, Jesús T. García, Juan Miguel González, Álvaro Guerrero, Jesús Lavedán, José Damián Moreno, Antonio Román-Muñoz, et al. 2012. « Philopatry and Natal Dispersal of Montagu's

- Harriers ( *Circus Pygargus* ) Breeding in Spain: A Review of Existing Data ». *European Journal of Wildlife Research* 58 (3): 549-55. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0602-2>.
- Lopez, Sébastien, François Rousset, Frank H. Shaw, Ruth G. Shaw, et Ophélie Ronce. 2009. « Joint Effects of Inbreeding and Local Adaptation on the Evolution of Genetic Load after Fragmentation ». *Conservation Biology* 23 (6): 1618-27. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01326.x>.
- Maness, Terri J., et David J. Anderson. 2013. « Predictors of Juvenile Survival in Birds - Predictores de la Supervivencia de Aves Juveniles ». *Ornithological Monographs* 78 (1): 1-55. <https://doi.org/10.1525/om.2013.78.1.1>.
- Matthysen, E., T. Van de Castele, et F. Adriaensen. 2005. « Do Sibling Tits (*Parus Major*, *P. Caeruleus*) Disperse over Similar Distances and in Similar Directions? » *Oecologia* 143 (2): 301-7. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1760-7>.
- Matthysen, Erik. 2005. « Density-Dependent Dispersal in Birds and Mammals ». *Ecography* 28 (3): 403-16. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04073.x>.
- Matthysen, Erik, Thijs Van Overveld, Tom Van de Castele, et Frank Adriaensen. 2010. « Family Movements before Independence Influence Natal Dispersal in a Territorial Songbird ». *Oecologia* 162 (3): 591-97.
- McCaslin, Hanna, T. Caughlin, et Julie Heath. 2019. « Data for Long-Distance Natal Dispersal Is Relatively Frequent and Correlated with Environmental Factors in a Widespread Raptor ». *Biological Sciences Data*, juin. [https://doi.org/10.18122/bio\\_data/3/boisestate](https://doi.org/10.18122/bio_data/3/boisestate).
- McPeck, Mark A., et Robert D. Holt. 1992. « The Evolution of Dispersal in Spatially and Temporally Varying Environments ». *The American Naturalist* 140 (6): 1010-27. <https://doi.org/10.1086/285453>.
- Michelland, Dominique. 1982. « Survie en milieu insulaire : Quelle stratégie ? Le cas des mésanges en Corse ». *La terre et la vie* 36 (N°2): 187.
- Monaghan, Pat, et Ruedi G. Nager. 1997. « Why Don't Birds Lay More Eggs? » *Trends in Ecology & Evolution* 12 (7): 270-74. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01094-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01094-X).
- Morton, Elise R., Michael J. McGrady, Ian Newton, Chris J. Rollie, George D. Smith, Richard Mearns, et Madan K. Oli. 2018. « Dispersal: A Matter of Scale ». *Ecology* 99 (4): 938-46. <https://doi.org/10.1002/ecy.2172>.
- Mueller, Jakob C., Peter Korsten, Christine Hermannstaedter, Thomas Feulner, Niels J. Dingemanse, Erik Matthysen, Kees van Oers, et al. 2013. « Haplotype Structure, Adaptive History and Associations with Exploratory Behaviour of the *DRD4* Gene Region in Four Great Tit (*Parus Major*) Populations ». *Molecular Ecology* 22 (10): 2797-2809. <https://doi.org/10.1111/mec.12282>.
- Nathan, Ran. 2001. « The Challenges of Studying Dispersal ». *Trends in Ecology & Evolution* 16 (9): 481-83. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02272-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02272-8).
- Negro, Juan J., Fernando Hiraldo, et J. A. Donazar. 1997. « Causes of Natal Dispersal in the Lesser Kestrel: Inbreeding Avoidance or Resource Competition? » *Journal of Animal Ecology* 66 (5): 640-48. <https://doi.org/10.2307/5917>.
- Nelder, J. A., et R. W. M. Wedderburn. 1972. « Generalized Linear Models ». *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (General)* 135 (3): 370-84. <https://doi.org/10.2307/2344614>.

- Nevoux, Marie, Debora Arlt, Malcolm Nicoll, Carl Jones, et Ken Norris. 2013. « The Short- and Long-Term Fitness Consequences of Natal Dispersal in a Wild Bird Population ». *Ecology Letters* 16 (4): 438-45. <https://doi.org/10.1111/ele.12060>.
- Newton, I., M. Marquiss, et A. Village. 1983. « Weights, Breeding, and Survival in European Sparrowhawks ». *The Auk* 100 (2): 344-54. <https://doi.org/10.1093/auk/100.2.344>.
- Nicolaus, Marion, Joost M. Tinbergen, Karen M. Bouwman, Stephanie P. M. Michler, Richard Ubels, Christiaan Both, Bart Kempnaers, et Niels J. Dingemanse. 2012. « Experimental evidence for adaptive personalities in a wild passerine bird ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1749): 4885-92. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1936>.
- Niels, Preuss. 2001. « Hans Christian Cornelius Mortensen: aspects of his life and of the history of bird ringing ». *Ardea* 89 (1): 1-6.
- Nilsson, Anna. 2007. « The Problem of Partial Migration - the Case of the Blue Tit ». Department of Ecology, Lund University. [https://portal.research.lu.se/portal/en/publications/the-problem-of-partial-migration--the-case-of-the-blue-tit\(62925a55-2516-4376-98cd-1831298b839a\)/export.html](https://portal.research.lu.se/portal/en/publications/the-problem-of-partial-migration--the-case-of-the-blue-tit(62925a55-2516-4376-98cd-1831298b839a)/export.html).
- Nilsson, Anna L. K., Thomas Alerstam, et Jan-Åke Nilsson. 2008. « Diffuse, Short and Slow Migration among Blue Tits ». *Journal of Ornithology* 149 (3): 365-73. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0280-3>.
- Nilsson, Jan-Åke, et Henrik G. Smith. 1985. « Early Fledgling Mortality and the Timing of Juvenile Dispersal in the Marsh Tit *Parus palustris* ». *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)* 16 (4): 293-98. <https://doi.org/10.2307/3676693>.
- Nowakowski, Jarosław, et Jacek Chruściel. 2004. « Speed of Autumn Migration of the Blue Tit (*Parus Caeruleus*) along the Eastern and Southern Baltic Coast ». *The Ring* 26 (1): 3-12. <https://doi.org/10.2478/v10050-008-0059-1>.
- Oers, Kees van, et David L. Sinn. 2011. « Toward a Basis for the Phenotypic Gambit: Advances in the Evolutionary Genetics of Animal Personality ». In *From Genes to Animal Behavior: Social Structures, Personalities, Communication by Color*, édité par Miho Inoue-Murayama, Shoji Kawamura, et Alexander Weiss, 165-83. Primatology Monographs. Tokyo: Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-53892-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-4-431-53892-9_7).
- Ortego, Joaquín, Vicente García-Navas, Esperanza S. Ferrer, et Juan José Sanz. 2011. « Genetic Structure Reflects Natal Dispersal Movements at Different Spatial Scales in the Blue Tit, *Cyanistes Caeruleus* ». *Animal Behaviour* 82 (1): 131-37. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.04.007>.
- Overveld, Thijs van, Frank Adriaensen, et Erik Matthysen. 2015. « No Evidence for Correlational Selection on Exploratory Behaviour and Natal Dispersal in the Great Tit ». *Evolutionary Ecology* 29 (1): 137-56. <https://doi.org/10.1007/s10682-014-9737-4>.
- Overveld, Thijs van, Vincent Careau, Frank Adriaensen, et Erik Matthysen. 2014. « Seasonal- and Sex-Specific Correlations between Dispersal and Exploratory Behaviour in the Great Tit ». *Oecologia* 174 (1): 109-20. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2762-0>.
- Overveld, Thijs van, Michalis Vardakis, Lisa Arvidsson, Kristine Stolk, Frank Adriaensen, et Erik Matthysen. 2017. « Post-Fledging Family Space Use in Blue and Great Tit: Similarities and Species-Specific Behaviours ». *Journal of Avian Biology* 48 (2): 333-38. <https://doi.org/10.1111/jav.00999>.

- Paradis, Emmanuel, Stephen R. Baillie, William J. Sutherland, et Richard D. Gregory. 1998. « Patterns of Natal and Breeding Dispersal in Birds ». *Journal of Animal Ecology* 67 (4): 518-36. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00215.x>.
- Paris, Dena, Anthony O. Nicholls, Andrew Hall, Annette Harvey, et Melanie Massaro. 2016. « Female-Biased Dispersal in a Spatially Restricted Endemic Island Bird ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70 (12): 2061-69. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2210-3>.
- Pasinelli, Gilberto, Karin Schiegg, et Jeffrey R. Walters. 2004. « Genetic and Environmental Influences on Natal Dispersal Distance in a Resident Bird Species. » *The American Naturalist* 164 (5): 660-69. <https://doi.org/10.1086/424765>.
- Pasinelli, Gilberto, et Jeffrey R. Walters. 2002. « Social and Environmental Factors Affect Natal Dispersal and Philopatry of Male Red-Cockaded Woodpeckers ». *Ecology* 83 (8): 2229-39. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2229:SAEFAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2229:SAEFAN]2.0.CO;2).
- Payne, Robert B., et Laura L. Payne. 1993. « Breeding Dispersal in Indigo Buntings: Circumstances and Consequences for Breeding Success and Population Structure ». *The Condor* 95 (1): 1-24. <https://doi.org/10.2307/1369382>.
- Perdeck, A. C. 1958. « Two Types of Orientation in Migrating Starlings, *Sturnus vulgaris* L., and Chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as Revealed by Displacement Experiments ». *Ardea* 55 (1-2): 1-2. <https://doi.org/10.5253/arde.v1i2.p1>.
- Péron, Guillaume, Pierre-André Crochet, Paul F. Doherty, et Jean-Dominique Lebreton. 2010. « Studying Dispersal at the Landscape Scale: Efficient Combination of Population Surveys and Capture–Recapture Data ». *Ecology* 91 (11): 3365-75. <https://doi.org/10.1890/09-1525.1>.
- Perrier, Charles, Quentin Rougemont, et Anne Charmantier. 2020. « Demographic history and genomics of local adaptation in blue tit populations ». *Evolutionary Applications* 13 (6): 1145-65. <https://doi.org/10.1111/eva.13035>.
- Powers, Kimberly S., et Leticia Aviles. 2003. « Natal Dispersal Patterns of a Subsocial Spider *Anelosimus* Cf. *Jucundus* (Theridiidae) ». *Ethology* 109 (9): 725-37. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00918.x>.
- Pyle, Peter, William J. Sydeman, et Michelle Hester. 2001. « Effects of Age, Breeding Experience, Mate Fidelity and Site Fidelity on Breeding Performance in a Declining Population of Cassin's Auklets ». *Journal of Animal Ecology* 70 (6): 1088-97. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00567.x>.
- Quinn, John L., Ella F. Cole, Samantha C. Patrick, et Ben C. Sheldon. 2011. « Scale and State Dependence of the Relationship between Personality and Dispersal in a Great Tit Population ». *Journal of Animal Ecology* 80 (5): 918-28. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01835.x>.
- Réale, Denis, Simon M. Reader, Daniel Sol, Peter T. McDougall, et Niels J. Dingemanse. 2007. « Integrating Animal Temperament within Ecology and Evolution ». *Biological Reviews* 82 (2): 291-318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>.
- Reynolds, John D., et Fred Cooke. 1988. « The Influence of Mating Systems on Philopatry: A Test with Polyandrous Red-Necked Phalaropes ». *Animal Behaviour* 36 (6): 1788-95. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80118-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80118-0).
- Roche, Erin A., Cheri L. Gratto-Trevor, J. Paul Goossen, et Corie L. White. 2012. « Flooding Affects Dispersal Decisions in Piping Plovers (*Charadrius Melodus*) in Prairie CanadaLas Inundaciones

- Afectan Las Decisiones de Dispersión En *Charadrius Melodus* En Las Praderas de Canadá ». *The Auk* 129 (2): 296-306. <https://doi.org/10.1525/auk.2012.11196>.
- Ronce. 2007a. « How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1): 231-53. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>.
- Ronce, Ophélie. 2007b. « How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1): 231-53. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>.
- Ronce, Ophélie, Florence Perret, et Isabelle Olivieri. 2000. « Landscape Dynamics and Evolution of Colonizer Syndromes: Interactions between Reproductive Effort and Dispersal in a Metapopulation ». *Evolutionary Ecology* 14 (3): 233-60. <https://doi.org/10.1023/A:1011068005057>.
- Saino, Nicola, Maria Romano, Chiara Scandolara, Diego Rubolini, Roberto Ambrosini, Manuela Caprioli, Alessandra Costanzo, et Andrea Romano. 2014. « Brownish, Small and Lousy Barn Swallows Have Greater Natal Dispersal Propensity ». *Animal Behaviour* 87 (janvier): 137-46. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.022>.
- Schtickzelle, Nicolas, et Michel Baguette. 2003. « Behavioural Responses to Habitat Patch Boundaries Restrict Dispersal and Generate Emigration–Patch Area Relationships in Fragmented Landscapes ». *Journal of Animal Ecology* 72 (4): 533-45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00723.x>.
- Schwartz, Michael K., Jeffrey P. Copeland, Neil J. Anderson, John R. Squires, Robert M. Inman, Kevin S. McKelvey, Kristy L. Pilgrim, Lisette P. Waits, et Samuel A. Cushman. 2009. « Wolverine Gene Flow across a Narrow Climatic Niche ». *Ecology* 90 (11): 3222-32. <https://doi.org/10.1890/08-1287.1>.
- Sharp, Stuart P., Mitchell B. Baker, Jarrod D. Hadfield, Michelle Simeoni, et Ben J. Hatchwell. 2008. « Natal Dispersal and Recruitment in a Cooperatively Breeding Bird ». *Oikos* 117 (9): 1371-79. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16392.x>.
- Sharp, Stuart P., Michelle Simeoni, et Ben 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 (1647): 2125-30. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0398>.
- Sheskin, D.J. 2003. *Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures: Third Edition*. CRC Press. <https://books.google.fr/books?id=ZvDLBQAAQBAJ>.
- Shirihai, Hadoram, et Lars Svensson. 2018. *Handbook of Western Palearctic Birds, Volume 1: Passerines: Larks to Warblers*. Bloomsbury Publishing.
- Skaraas, Christine. 2016. « Personality and natal dispersal in great tits (*Parus major*) ». <https://www.duo.uio.no/handle/10852/52369>.
- Slagsvold, Tore, et Karen L. Wiebe. 2018. « Immigrants and Locally Recruited Birds Differ in Prey Delivered to Their Offspring in Blue Tits and Great Tits ». *Animal Behaviour* 139 (mai): 127-35. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.01.007>.
- Smith, Brian R., et Daniel T. Blumstein. 2008. « Fitness Consequences of Personality: A Meta-Analysis ». *Behavioral Ecology* 19 (2): 448-55. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>.
- Snoeijs, T., T. Van de Castele, F. Adriaensen, E. Matthysen, et M. Eens. 2004. « A strong association between immune responsiveness and natal dispersal in a songbird ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (1523): 2533-40. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2827>.

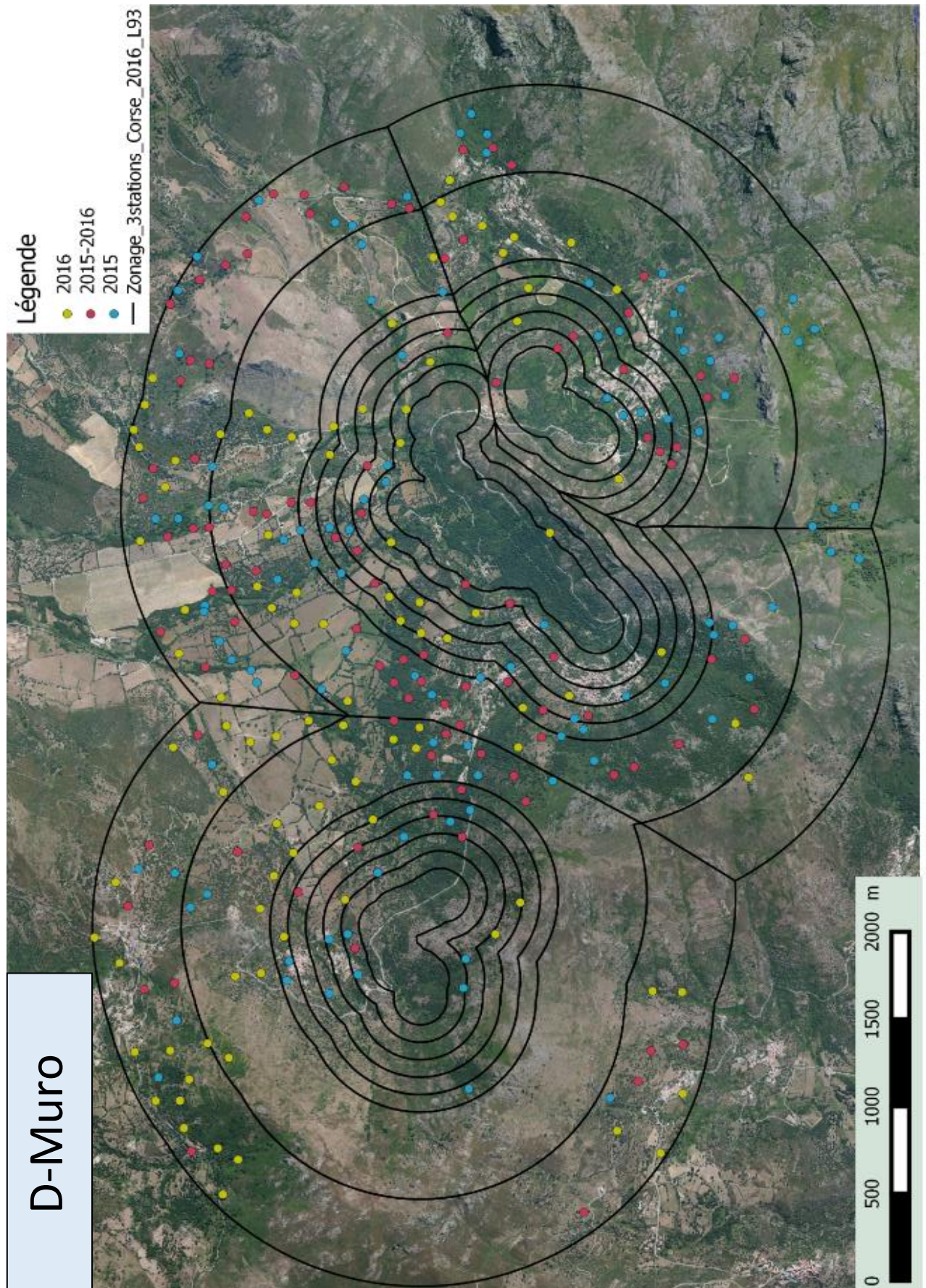
- Society of London. Series B: Biological Sciences* 271 (suppl\_4): S199-201. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0148>.
- Stamps, Judy. 2001. « 16. Habitat Selection by Dispersers: Integrating Proximate and Ultimate Approaches », 16.
- Stenning, Martyn. 2018. *The Blue Tit*. Bloomsbury Publishing.
- Stenzel, Lynne E., Gary W. Page, Jane C. Warriner, John S. Warriner, Douglas E. George, Carleton R. Eyster, Bernadette A. Ramer, et Kristina K. Neuman. 2007. « Survival and Natal Dispersal of Juvenile Snowy Plovers (*Charadrius Alexandrinus*) in Central Coastal California ». Édité par B. K. Sandercock. *The Auk* 124 (3): 1023-36. <https://doi.org/10.1093/auk/124.3.1023>.
- Studds, Colin E., Kent P. McFarland, Yves Aubry, Christopher C. Rimmer, Keith A. Hobson, Peter P. Marra, et Leonard I. Wassenaar. 2012. « Stable-Hydrogen Isotope Measures of Natal Dispersal Reflect Observed Population Declines in a Threatened Migratory Songbird ». *Diversity and Distributions* 18 (9): 919-30. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00931.x>.
- Sutherland, Glenn D., Alton S. Harestad, Karen Price, et Kenneth P. Lertzman. 2000. « Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals ». *Conservation Ecology* 4 (1). <https://www.jstor.org/stable/26271738>.
- Szulkin, M., D. Garant, R. H. McCleery, et B. C. Sheldon. 2007. « Inbreeding Depression along a Life-History Continuum in the Great Tit ». *Journal of Evolutionary Biology* 20 (4): 1531-43. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01325.x>.
- Szulkin, Marta, et Ben C Sheldon. 2008. « Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1635): 703-11. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0989>.
- Taylor, Peter D. 1988. « An Inclusive Fitness Model for Dispersal of Offspring ». *Journal of Theoretical Biology* 130 (3): 363-78. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(88\)80035-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80035-3).
- Travis, Justin M. J., Maria Delgado, Greta Bocedi, Michel Baguette, Kamil Bartoń, Dries Bonte, Isabelle Boulangeat, et al. 2013. « Dispersal and Species' Responses to Climate Change ». *Oikos* 122 (11): 1532-40. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00399.x>.
- Tremblay, Isabelle, Donald Thomas, Jacques Blondel, Philippe Perret, et Marcel M. Lambrechts. 2004. « The Effect of Habitat Quality on Foraging Patterns, Provisioning Rate and Nestling Growth in Corsican Blue Tits *Parus Caeruleus*: Habitat Quality and Corsican Blue Tits ». *Ibis* 147 (1): 17-24. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2004.00312.x>.
- Trochet, Audrey, Elodie A. Courtois, Virginie M. Stevens, Michel Baguette, Alexis Chaine, Dirk S. Schmeller, Jean Clobert, et John J. Wiens. 2016. « Evolution of Sex-Biased Dispersal ». *The Quarterly Review of Biology* 91 (3): 297-320. <https://doi.org/10.1086/688097>.
- Tufto, Jarle, Thor-Harald Ringsby, André A. Dhondt, Frank Adriaensen, et Erik Matthysen. 2005. « A Parametric Model for Estimation of Dispersal Patterns Applied to Five Passerine Spatially Structured Populations. » *The American Naturalist* 165 (1): E13-26. <https://doi.org/10.1086/426698>.
- Valcu, Mihai, et Bart Kempenaers. 2008. « Causes and Consequences of Breeding Dispersal and Divorce in a Blue Tit, *Cyanistes Caeruleus*, Population ». *Animal Behaviour* 75 (6): 1949-63. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.12.005>.

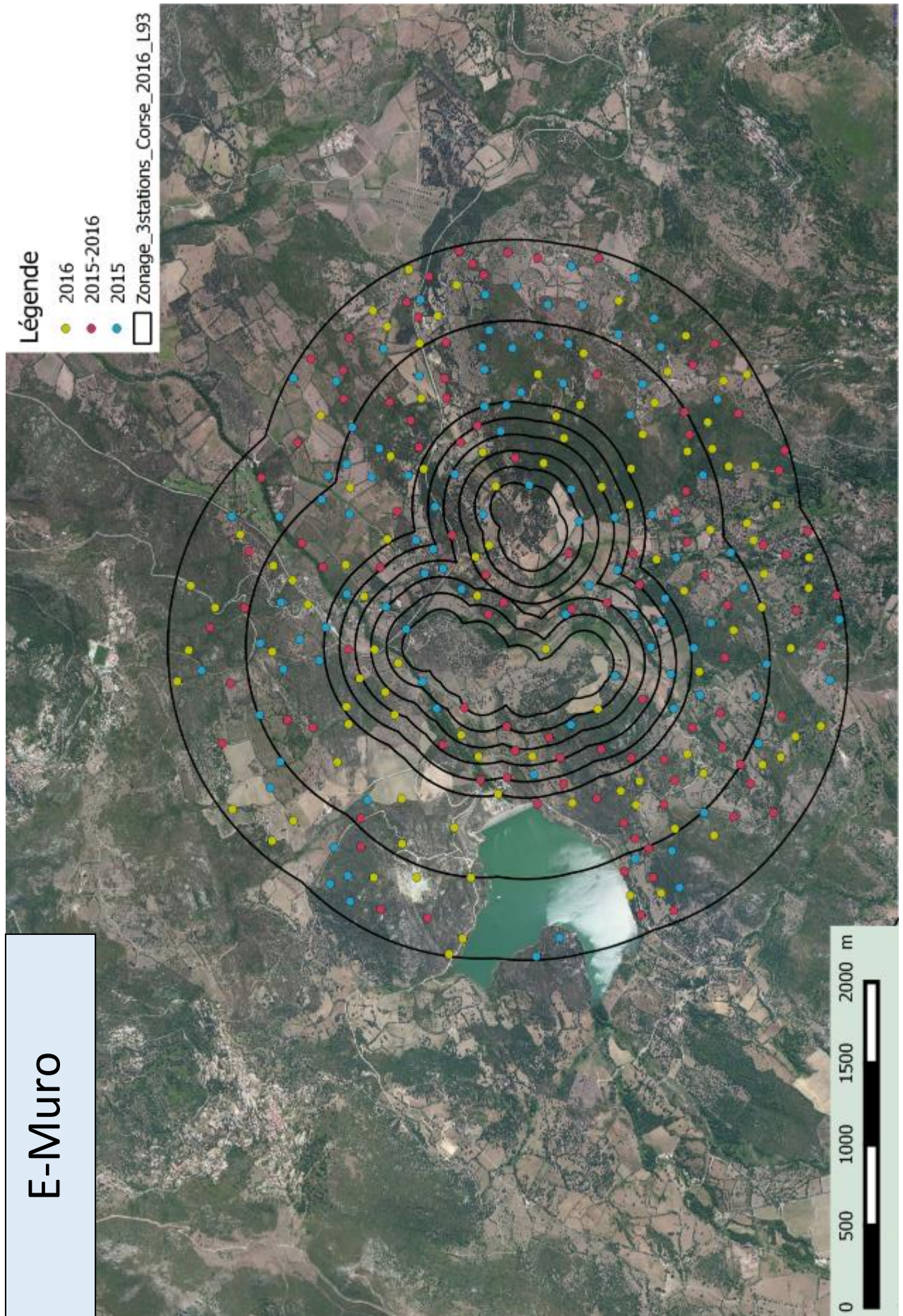


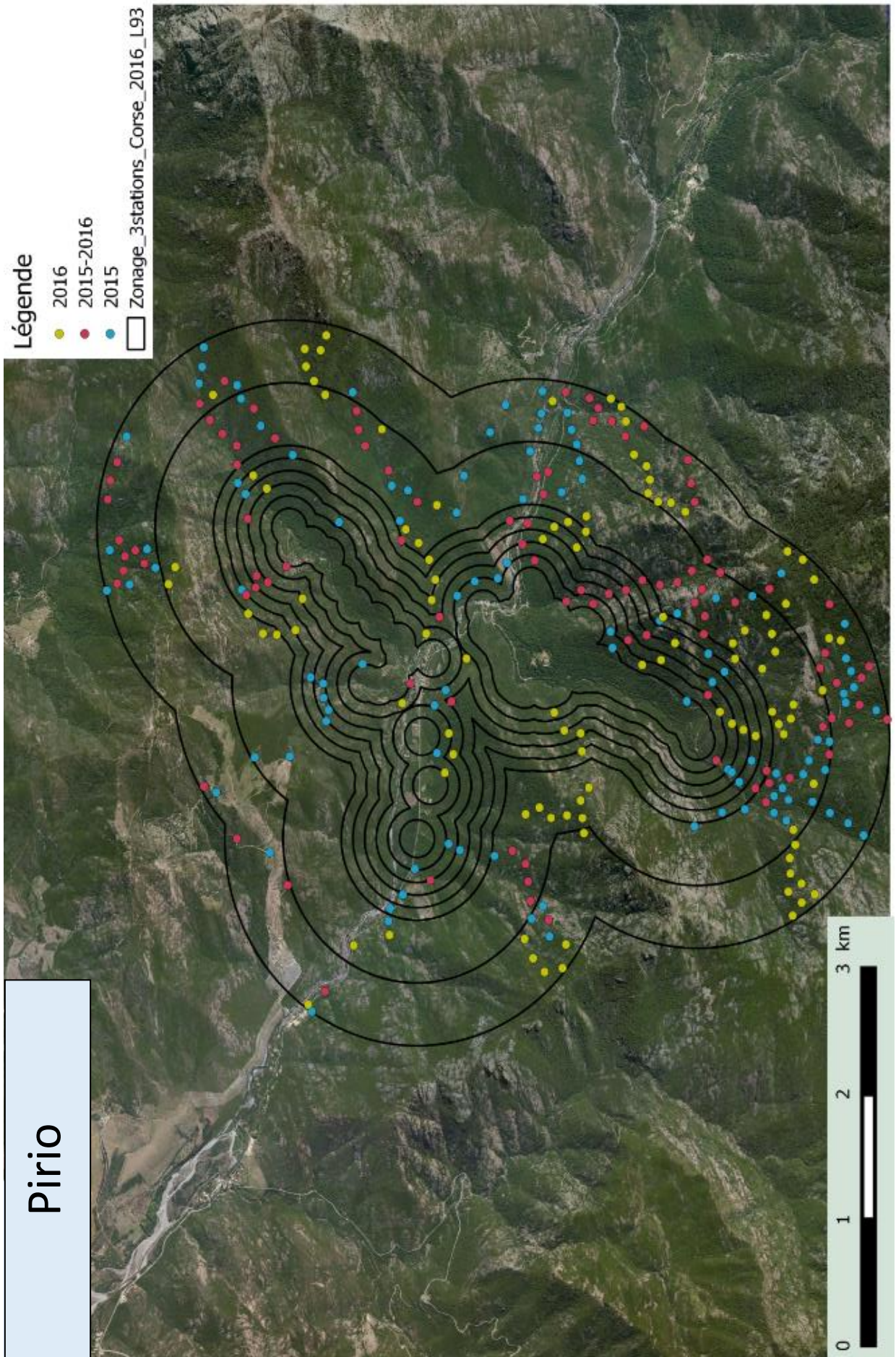
- Van Noordwijk, Arie J. 1984. « Problems in the Analysis of Dispersal and a Critique on its 'Heritability' in the Great Tit ». *Journal of Animal Ecology* 53 (2): 533-44. <https://doi.org/10.2307/4532>.
- Van Vuren, Dirk, et Kenneth B. Armitage. 1994. « Survival of Dispersing and Philopatric Yellow-Bellied Marmots: What Is the Cost of Dispersal? » *Oikos* 69 (2): 179-81. <https://doi.org/10.2307/3546135>.
- Verhulst, S., C. M. Perrins, et R. Riddington. 1997. « Natal Dispersal of Great Tits in a Patchy Environment ». *Ecology* 78 (3): 864-72. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0864:NDOGTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0864:NDOGTI]2.0.CO;2).
- Vuren, Dirk Van, et Lynne A. Isbell. 1996. « Differential Costs of Locational and Social Dispersal and Their Consequences for Female Group-Living Primates ». *Behaviour* 133 (1-2): 1-36. <https://doi.org/10.1163/156853996X00017>.
- Warren, Philip K., et David Baines. 2002. « Dispersal, survival and causes of mortality in black grouse *Tetrao tetrix* in northern England ». *Wildlife Biology* 8 (1): 91-97. <https://doi.org/10.2981/wlb.2002.013>.
- Weisser, Wolfgang W. 2001. « The effects of predation on dispersal ». In , Dispersal. Oxford University Press, Oxford, UK, 180-88.
- Wesołowski, Tomasz. 2015. « Dispersal in an Extensive Continuous Forest Habitat: Marsh Tit *Poecile palustris* in the Białowieża National Park ». <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/1236166>.
- Wheelwright, Nathaniel T., et Robert A. Mauck. 1998. « Philopatry, Natal Dispersal, and Inbreeding Avoidance in an Island Population of Savannah Sparrows ». *Ecology* 79 (3): 755-67. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0755:PNDAIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0755:PNDAIA]2.0.CO;2).
- Wiens, John J., et Michael J. Donoghue. 2004. « Historical Biogeography, Ecology and Species Richness ». *Trends in Ecology & Evolution* 19 (12): 639-44. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>.
- Williams, Hannah J., Lucy A. Taylor, Simon Benhamou, Allert I. Bijleveld, Thomas A. Clay, Sophie de Grissac, Urška Demšar, et al. 2020. « Optimizing the Use of Biologgers for Movement Ecology Research ». *Journal of Animal Ecology* 89 (1): 186-206. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13094>.
- Wilson, Rob J., et Chris D. Thomas. 2002. « Dispersal and the spatial dynamics of butterfly populations ». *Dispersal ecology*, 257-78.
- Wingfield, J. C., et M. Ramenofsky. 1985. « Testosterone and Aggressive Behaviour during the Reproductive Cycle of Male Birds ». In *Neurobiology*, édité par Raymond Gilles et Jacques Balthazart, 92-104. Proceedings in Life Sciences. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-87599-1\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-87599-1_7).
- Winkel, Wolfgang, et Margrit Frantzen. 1991. « Zur Populationsdynamik der Blaumeise (*Parus caeruleus*): Langfristige Studien bei Braunschweig ». *Journal of Ornithology* 132 (1): 81-96. <https://doi.org/10.1007/BF01640527>.

## Annexes

Annexe 1 : Répartition des points de capture en 2015 et 2016







Annexe 2 : Valeurs du modèle de l'équation 14. Lien entre présence d'individus issus d'une station et les essences d'arbres où elles ont été capturées.

	Coefficient	Erreur standard	Valeur de z	p
<b>D-Muro (N=430)</b>				
Chêne blanc	-0,053	0,025	2,091	P<0,05
Chêne vert	0,131	0,053	2,454	P<0,05
Olivier	-0,191	0,081	-2,375	P<0,05
Châtaignier	-0,030	0,052	-0,571	0,568
<b>E-Muro (N=416)</b>				
Chêne blanc	-0,775	0,264	-2,937	P<0,01
Chêne vert	0,044	0,025	1,767	0,077
Olivier	-0,345	0,080	-4,024	P<0,001
<b>E-Pirio (N=503)</b>				
Chêne vert	0,057	0,150	4,067	P<0,001
Filaire	-0,173	0,122	-1,409	0,159
Arbousier	-0,160	0,154	-1,037	0,300

# ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

## SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

### Caractérisation de la dispersion à fine échelle chez la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus ogliastrae*) en Corse

Christophe de Franceschi

11 décembre 2020

La dispersion est l'un des principaux mécanismes façonnant l'évolution de la biodiversité et l'un des moteurs fondamentaux de la dynamique des populations. Il s'agit donc un thème majeur d'étude en écologie, en évolution et en biologie de la conservation. La dispersion peut concerner deux moments différents de la vie d'un organisme : la dispersion natale lorsque les juvéniles quittent leur lieu de naissance pour trouver leur lieu de première reproduction, et la dispersion de reproduction entre deux événements de reproduction successifs. Malgré leur importance, les phénomènes de dispersion sont difficiles à étudier sur de longues distances. Nous avons étudié la dispersion natale et de reproduction chez un passereau européen commun, la mésange bleue, grâce à un suivi à long terme existant sur trois stations équipées de nichoirs, en Corse. Les 2491 données d'événements de dispersion de reproduction montrent que les mâles et femelles de mésange bleue s'installent respectivement à 32 mètres ( $\pm 103$ m) et 47 mètres ( $\pm 115$ ) de leur lieu de dernière reproduction. Un protocole inédit de captures en dehors des stations d'études habituelles a été mis en œuvre deux printemps consécutifs. Ce nouveau protocole spécifique à l'étude de la dispersion a permis de réduire les biais d'estimation des distances de dispersion natale et du sex-ratio des individus recrutés, biais inhérents à la forme et à la taille des stations d'étude habituelles. Ce protocole incluant des captures hors-station a révélé que les distances de dispersion natale des mésanges bleues en Corse sont en réalité plus élevées que celles calculées précédemment uniquement au sein des stations. Ce protocole spécifique à l'étude de la dispersion confirme et augmente les différences de distances de dispersion entre mâles et femelles. Enfin, nous avons exploré les déterminants de la dispersion natale de 1236 individus. Ainsi, la distance de dispersion des poussins mâles est corrélée à leur date d'éclosion (les mâles des nichées tardives dispersent plus loin), à leur docilité (les mâles plus agités dispersent plus loin) et à leur masse (les mâles plus légers dispersent plus loin). Dans deux stations d'étude, une forte densité de reproducteurs est associée à des distances de dispersion plus faibles pour les poussins. De plus, les individus d'une même famille partagent des comportements de dispersion similaires. Enfin, les mésanges bleues issues des populations en chêne vert et en chêne blanc semblent disperser sur les habitats similaires plutôt que sur d'autres essences. Ces résultats montrent l'importance de s'affranchir des limites du site d'étude ou du moins d'élargir les périmètres d'étude au-delà des zones de nichoirs pour caractériser la dispersion natale. Les résultats obtenus sur les poussins mâles mettent en lumière l'importance des facteurs impliqués dans la première phase de la dispersion : l'émigration et invite à étudier cette étape clef dans la vie d'une mésange.

**MOTS-CLÉS** : Dispersion natale, dispersion de reproduction, *Cyanistes caeruleus*, CMR, protocole