

UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
CENTRE D'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE ET
ÉVOLUTIVE

THÈSE

présentée pour l'obtention du grade de Docteur, spécialité
« Évolution, Écologie, Ressources Génétiques, Paléontologie »

par

Coline Arnaud

EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SOCIAL ET PHYSIQUE SUR L'ÉVOLUTION DES COMPORTEMENTS DE REPRODUCTION

ÉTUDE CHEZ UN MAMMIFÈRE HIBERNANT ET UN
OISEAU MIGRATEUR

Thèse soutenue le 13 septembre 2012 devant le jury composé de :

M.	Thierry BOULINIER	CEFE	Président du jury
Mme	Anne CHARMANTIER	CEFE	Codirectrice
M.	F. Stephen DOBSON	CEFE	Codirecteur
M.	Nicolas PERRIN	Université de Lausanne	Rapporteur
M.	Denis RÉALE	UQAM	Rapporteur
Mme	Céline TÉPLITSKY	CERSP (MNHN)	Examinatrice

À mon tendre Julien pour sa «coopération» au quotidien.

*Si les animaux n'existaient pas, ne serions-nous pas encore
plus incompréhensibles à nous-mêmes ?*
(Georges-Louis Leclerc de Buffon, scientifique, 1707–1788)

Be kind whenever possible. It is always possible.
(Dalai-Lama, 1935–...)

REMERCIEMENTS

JE voudrais tout d'abord remercier la Fondation AXA pour la Recherche pour avoir financé mon projet de thèse.

Je souhaite remercier sincèrement les membres de mon jury de thèse et en particulier, mes rapporteurs, Nicolas Perrin et Denis Réale pour avoir accepté de lire et d'évaluer mon manuscrit. Vos commentaires très détaillés m'ont permis de clarifier certains points du texte. Denis, je te remercie également pour les passionnantes discussions et tes conseils lors de ton séjour à Montpellier. Un très grand merci également à Thierry Boulinier pour avoir porté la casquette de président du jury et pour son aide dans les démarches administratives d'urgence, ainsi qu'à Céline Téplitsky pour avoir accepté de participer à mon jury et à mon comité de thèse.

Je remercie au passage les autres membres de mon comité de thèse : Ophélie Ronce, Thomas Lenormand et Jacob Gonzalez-Solis pour leurs conseils avisés.

Un énorme merci à Anne, ma directrice de thèse. Je te remercie pour ton soutien, ta compréhension, ta disponibilité (du mieux que tu pouvais), ta gentillesse et ta bonne humeur. Je regrette de ne pas avoir travaillé sur le jeu de données « mésanges » et donc de ne pas avoir eu le plaisir de partir sur le terrain en Corse avec toi. Je sais que je t'en ai fait voir avec mes nouvelles idées dans tous les sens, mes rêves de terrain et mon travail à distance alors merci pour ton indulgence durant ces trois années. J'ai été honorée d'être encadrée par quelqu'un d'aussi extraordinaire que toi.

I would like to sincerely thank my PhD advisor, Steve. Thank you for your infectious passion, your life philosophy and your teaching in the field. Thank you for motivating me three years ago to do this PhD project. I was grateful for all the discussions about science and anything else in the field and anywhere else (and for the scottish dance!). It was a huge honor for me to be in charge of the squirrels monitoring and I thank you for having a so great confidence on me for that and for letting me starting new things in the field.

Merci à mes collaborateurs et co-auteurs, Vincent Viblanc et Jan Murie pour vos idées et les discussions mails avec vous.

I would like to thank my german collaborator, Peter Becker from the Institut für Vogelforschung « Vogelwarte Helgoland ». Thank you for your help, your support, your confidence in my work and your warm welcome in Wilhelmshaven. Also many thanks to Leslie, German, Julianne and the

other students from the institute and the Banter See Station for teaching me the terns and the really nice time I had at the station.

Je remercie chaleureusement mes assistants de terrain au Canada : Chris pour avoir tenu jusqu'au bout malgré les difficultés, Ron pour son énergie et sa motivation et Blanche pour sa bonne humeur et son profond investissement. Merci aussi à toutes les personnes que j'ai croisées à la station expérimentale R.B. Miller pendant les mois de terrain dans les Montagnes Rocheuses : Peter et Kathreen pour leur aide, Paula, Mary-Ann et Matt pour les soirées danse, Josée pour sa complicité dans l'accueil d'animaux, Jessie pour sa bonne humeur, Maura, Amy, Debby, Jeff et tous les autres pour ces mémorables soirées au beau milieu de la montagne ! Un remerciement tout particulier aux personnes avec qui j'ai partagé les 20 m² de la cabane : Midori pour sa profonde amitié, Amy pour les bons moments (et la « mashed potatoes ») et Nandini pour les échanges culturels.

Merci aux membres du GDR « Génétique Quantitative en Populations Naturelles », en particulier, Benoit Pujol et aux membres du « Wild Evolution Group » de l'université d'Edimbourg, notamment, Jarrod Hadfield, Loeske Kruuk, Dan Nussey, Josephine Pemberton et Alastair Wilson pour leurs conseils et les discussions scientifiques si enrichissantes.

Je remercie les membres de mes deux équipes « Ecologie Comportementale » et « Génétique et Ecologie Evolutive » : Gaia, Silvia, Aurélie, Marianne, Francesco, Ismaël et Thomas, PAC, Patrice, Philippe, Luis, Patricia, Violette, Roula et Romain pour leurs conseils et leur soutien. Merci à l'équipe « Biostatistiques et Biologie des Populations », en particulier, Laetitia, Pamela, Guillaume, Olivier et Rémi pour les bons moments passés en leur compagnie.

Merci à mes collègues représentant des « autres chercheurs », Caro et Nico, Jonathan, Aurore et Frédéric pour les moments sympas à organiser la Journée des Doctorants (et les conseils de Labo). Et merci à toutes les personnes qui ont partagé mon bureau durant ces trois ans pour les discussions scientifiques et les délires (et aussi la salsa !) : Mathieu, Sarah, Lucille, Sophie, Jeff, Federico, Adeline, Odrade et Fabien.

Merci à tous ceux que j'aurais oubliés à cet instant précis d'écrire les remerciements mais qui m'ont aidé dans mon projet de thèse.

Je remercie sincèrement toute ma famille et mes amis pour m'avoir profondément soutenue tout au long de ces années et pour vous être intéressés à mon travail de thèse (si incompréhensible soit-il pour les non-initiés). Un merci particulier à mes parents pour m'avoir encouragée à suivre ma voie depuis bien des années.

Je ne remercierai jamais assez mon tout frais petit époux pour son indispensable aide technique dans la mise en page de ce manuscrit. Et surtout merci de m'avoir soutenue (et parfois poussée et tirée) tant pour démarrer que pour faire aboutir ce projet de thèse. Merci aussi pour ta patience lors

des longues périodes où j'étais sur le terrain à l'autre bout du monde et pour m'avoir aidée à vivre cette passion.

Un gentil remerciement à mes collaborateurs à plumes et à poils : pour ne jamais m'avoir emporté un bout d'oreille (merci les sternes) ou un bout de doigt (merci les spermophiles). Merci à vous de m'avoir tant fait vibrer sur le terrain.

TABLE DES MATIÈRES

1	INTRODUCTION	1
1.1	ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE ET COMPORTEMENTS DE REPRODUCTION	1
1.1.1	Mécanismes de réponses à des changements environnementaux	2
1.1.2	Environnement social et coopération	12
1.1.3	Environnement physique et phénologie	16
1.2	MODÈLES BIOLOGIQUES, SITES D'ÉTUDE ET SUIVIS DES POPULATIONS	18
1.2.1	Le spermophile du Columbia	18
1.2.2	La sterne pierregarin	22
1.2.3	Similitudes et intérêts de ces deux espèces comme modèles biologiques	26
1.3	OBJECTIFS DE LA THÈSE	27
2	ÉVOLUTION DE LA COOPÉRATION CHEZ LE SPERMOPHILE DU COLUMBIA	29
2.1	ARTICLE : KIN SELECTION IN COLUMBIAN GROUND SQUIRRELS : DIRECT AND INDIRECT FITNESS BENEFITS	33
2.1.1	Abstract	33
2.1.2	Introduction	33
2.1.3	Methods	35
2.1.4	Results	37
2.1.5	Discussion	41
2.1.6	Acknowledgements	43
2.2	ARTICLE : PHILOPATRY AND WITHIN-COLONY MOVEMENTS IN COLUMBIAN GROUND SQUIRRELS	43
2.2.1	Abstract	43
2.2.2	Introduction	44
2.2.3	Methods	46
2.2.4	Results	49
2.2.5	Discussion	56
2.2.6	Acknowledgments	60
3	ÉVOLUTION DE LA PHÉNOLOGIE FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES CHEZ LA STERNE PIERREGARIN	61

3.1	ARTICLE : CANALIZATION OF A LIFE-HISTORY TRAIT : NARROWING OF GENETIC AND PHENOTYPIC VARIATION IN SPRING ARRIVAL OF COMMON TERNS	64
3.1.1	Abstract	64
3.1.2	Introduction	65
3.1.3	Methods	67
3.1.4	Results	71
3.1.5	Discussion	73
3.1.6	Acknowledgments	77
3.1.7	Appendices	77
3.2	ARTICLE : EVOLUTIONARY POTENTIAL OF BREEDING TI- MING IN A DECLINING POPULATION OF A LONG-DISTANCE MIGRANT SEABIRD	79
3.2.1	Abstract	79
3.2.2	Introduction	79
3.2.3	Methods	82
3.2.4	Results	87
3.2.5	Discussion	89
3.2.6	Appendices	93
4	PERSPECTIVES	95
	LISTE DES FIGURES	101
	LISTE DES TABLEAUX	104
	BIBLIOGRAPHIE	107

INTRODUCTION



1.1 Écologie évolutive et comportements de reproduction

L'étude du comportement touche à de nombreux domaines de recherche tels que par exemple, la physiologie, l'écologie comportementale ou la génétique. La recherche et le choix du partenaire, les comportements nuptiaux et les soins parentaux sont quelques exemples de thématiques spécifiques dans l'étude du comportement de reproduction (Danchin *et al.* 2005). Ma thèse s'inscrit dans le cadre général de l'écologie évolutive et comportementale et explore l'évolution du comportement de reproduction dans des populations animales évoluant dans un milieu naturel. Je me suis essentiellement intéressée à deux aspects du comportement de reproduction et à leur évolution : la phénologie de la migration et de la reproduction et la coopération pour la reproduction.

La phénologie correspond à l'apparition dans la vie d'un être vivant d'évènements périodiques liés aux variations saisonnières. Le cycle annuel de beaucoup d'espèces est basé sur l'alternance des saisons : par exemple, la floraison chez les plantes, la métamorphose chez les insectes, la migration chez les oiseaux et la mise-bas chez les mammifères (Lieth 1974). L'ajustement de la période de chacun de ces évènements permet d'augmenter leurs chances de réussite. En effet, on comprend intuitivement que par exemple, un jeune mammifère né au printemps a de plus grandes chances de survie qu'un autre né au beau milieu de l'hiver.

La coopération pour la reproduction est un comportement présent chez certaines espèces sociales, à des degrés variables. La coopération entre individus apparentés en est un cas particulier. La coopération entre deux individus con-spécifiques apporte des bénéfices au moins à l'un d'entre eux. Quelques exemples de comportements coopératifs sont le toilettage social, la chasse en groupe et l'aide à la mise-bas (Dugatkin 2004).

L'introduction de cette thèse est donc plus spécifiquement axée sur ces deux thèmes de recherche.

1.1.1 Mécanismes de réponses à des changements environnementaux

1.1.1.1 Biologie évolutive et microévolution

On peut considérer les réels débuts de la biologie évolutive en 1859 avec la parution du livre de Darwin «L'Origine des Espèces». C'est donc une science relativement récente, qui explore les mécanismes conduisant à l'évolution des êtres vivants. La biologie évolutive est aujourd'hui une discipline florissante et variée dont je ne vais présenter que les concepts nécessaires à la compréhension de cette thèse.

L'évolution selon Darwin s'appuie sur quatre points :

- les ressources limitées d'un milieu entraînant de la compétition entre les individus
- l'existence de différences entre individus d'une même espèce, transmissibles entre générations
- l'existence d'un avantage lié à certaines de ces différences, rendant certains individus plus efficaces dans la compétition (meilleure reproduction, meilleure survie), c'est-à-dire favorisés par la sélection naturelle
- l'augmentation dans la population au cours des générations du nombre d'individus ayant une différence avantageuse.

La variation

Ainsi un des pré-requis à l'évolution est la présence de **variation** entre individus : variation au niveau du phénotype, variation au niveau génétique et variation de la valeur sélective.

La variation au niveau génétique est essentiellement issue de la mutation. Elle est ensuite exprimée au niveau phénotypique. Cependant, la variation phénotypique n'est pas seulement liée à la variation génétique mais aussi à différents effets de l'environnement (par exemple, la qualité de l'environnement, la qualité des soins parentaux en début de vie, l'apprentissage et l'expérience individuelle). Par rapport à des travaux en laboratoire où une partie des effets environnementaux peuvent être maîtrisés, l'étude des populations naturelles doit s'accommoder d'intégrer les effets environnementaux sur le phénotype et a donc nécessité le développement d'outils statistiques puissants (Kruuk 2004, Postma & Charmantier 2007, Encadré 1).

La variation de la valeur sélective ramène au concept que seules certaines différences phénotypiques sont avantageuses. La **valeur sélective** (ou *fitness* en anglais) représente le fait que certains individus contribuent (génétiquement) plus à la génération suivante, en laissant plus de descendants (voir la revue : Orr 2009). Les deux principales composantes de la fitness sont le succès reproducteur et la survie. Les comportements de reproduction peuvent avoir un impact sur le succès reproducteur de l'individu et donc sur sa valeur sélective.

Encadré 1. Outils de génétique quantitative. Décomposition de la variance phénotypique et hérabilité.

De nombreux traits importants en écologie ont une base génétique polygénique. La génétique quantitative est une science qui étudie les caractères quantitatifs (continus) à base polygénique (les gènes impliqués ne sont pas spécifiquement connus). Le phénotype (P) d'un individu est déterminé par les effets de son génotype (G), de son environnement (E) et des interactions entre le génotype et l'environnement ($G \times E$) :

$$P = G + E + G \times E$$

Puisque la variation est une notion clé en évolution, la génétique quantitative s'appuie sur le concept de variance. La variance (σ^2) est une mesure statistique de la variation (moyenne du carré des écarts entre les valeurs individuelles et la valeur moyenne de la population). La variance phénotypique peut être décomposée en variance attribuable aux gènes (variance génétique, σ_G^2), en variance résultant des facteurs environnementaux (variance environnementale, σ_E^2) et en covariance due à l'interaction entre les gènes et l'environnement (cov_{GE}) :

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \text{cov}_{GE}$$

La variance génétique peut à son tour être décomposée en variances respectivement associées aux effets additifs des gènes (σ_A^2), aux effets de dominance entre les allèles au sein des gènes (σ_D^2) et aux effets d'interaction entre gènes (σ_I^2) :

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2 + \text{cov}_{GE}$$

L'hérabilité (au sens strict) est la proportion de variance phénotypique attribuable à la composante génétique additive :

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

L'estimation d'hérabilité est basée sur les ressemblances phénotypiques entre individus apparentés. La méthode classique pour estimer l'hérabilité est la régression entre apparentés, par exemple, la régression parents-enfants ou la régression entre frères/sœurs (Falconer & Mackay 1996, Lynch & Walsh 1998). Cependant, l'impossibilité de dissocier certains effets environnementaux avec ces approches peut entraîner une surestimation de l'hérabilité. Grâce aux avancées des deux dernières décennies, une approche traditionnellement exploitée par les agronomes dans les programmes de sélection des animaux domestiques, a trouvé une utilisation en génétique quantitative des populations naturelles (Knott *et al.* 1995, Kruuk 2004). C'est le «modèle animal». C'est un modèle mixte qui permet la décomposition de la variance phénotypique d'un trait polygénique en différentes composantes environnementales ou génétiques, en particulier la variance génétique additive.

Encadré 1 (suite).

La principale différence avec l'approche des régressions est que le modèle animal s'appuie sur un pedigree donc l'ensemble des relations de parenté connues dans une population. De plus, en utilisant des versions multi-variées du modèle animal, il est possible d'estimer les corrélations et covariances génétiques (additives) entre plusieurs traits. On obtient ainsi les matrices P et G, respectivement la matrice de variance-covariance phénotypique et la matrice de variance-covariance génétique (additive). Pour n traits z_1, z_2, \dots, z_n , la matrice de variance-covariance génétique G s'écrit :

$$G = \begin{pmatrix} \sigma^2(z_1) & \text{cov}_A(z_1, z_2) & \cdots & \text{cov}_A(z_1, z_n) \\ \text{cov}_A(z_1, z_2) & \sigma^2(z_2) & \cdots & \text{cov}_A(z_2, z_n) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \text{cov}_A(z_1, z_n) & \text{cov}_A(z_2, z_n) & \cdots & \sigma^2(z_n) \end{pmatrix}$$

La sélection naturelle

Un autre concept fondamental que je souhaite développer ici est celui de la **sélection naturelle**. Elle se traduit par une augmentation des individus portant une différence génétique favorable et une diminution de ceux en portant une défavorable. En effet, si les variations de valeur sélective sont liées à la présence ou l'absence d'un (ou plusieurs) gène(s) particulier(s), la sélection agira sur ce(s) gène(s). La sélection naturelle peut affecter la moyenne ou la variance du trait sélectionné dans la population (Brodie *et al.* 1995, Encadré 2) :

- la **sélection directionnelle** augmente ou diminue la moyenne du trait (les phénotypes d'un extrême ou l'autre de la distribution sont favorisés) (Figure 1.1.a)
- la **sélection stabilisante** diminue la variance du trait dans la population (les phénotypes moyens sont favorisés) (Figure 1.1.b)
- la **sélection disruptive** augmente la variance du trait dans la population (les phénotypes extrêmes sont favorisés) (Figure 1.1.c)

Mes travaux s'appuient sur des populations animales naturelles. Dans le milieu naturel, les pressions de sélection naturelle ne sont pas maîtrisées par le chercheur, contrairement à la sélection artificielle en laboratoire. Ainsi, pour des raisons méthodologiques, souvent seule la sélection agissant sur le phénotype et donc indistinctement sur la part génétique ou environnementale de celui-ci est déterminée. Pourtant seule la sélection naturelle agissant sur la part de variation qui est due à des effets génétiques et non environnementaux peut amener à une évolution du trait dans la population (Kruuk *et al.* 2003). Par exemple, l'absence d'action de la sélection au niveau génétique explique la différence entre les changements évolutifs prédits et observés pour la taille des bois d'une population de cerf élaphe (*Cervus elaphus*) (Merila *et al.* 2001b). Ce trait est héritable et une taille importante est fortement favorisée

par la sélection naturelle. Cependant, sur 29 années d'études (4 générations), la taille des bois a diminué, en contradiction avec les changements évolutifs attendus. Seule la part de variation du trait due aux effets environnementaux est soumise à la sélection. En effet, ce trait dépend de l'état nutritionnel ainsi les auteurs ont suggéré que la diminution de taille pouvait être expliquée par une baisse de la disponibilité alimentaire due à une hausse de la densité de population sur la zone d'étude.

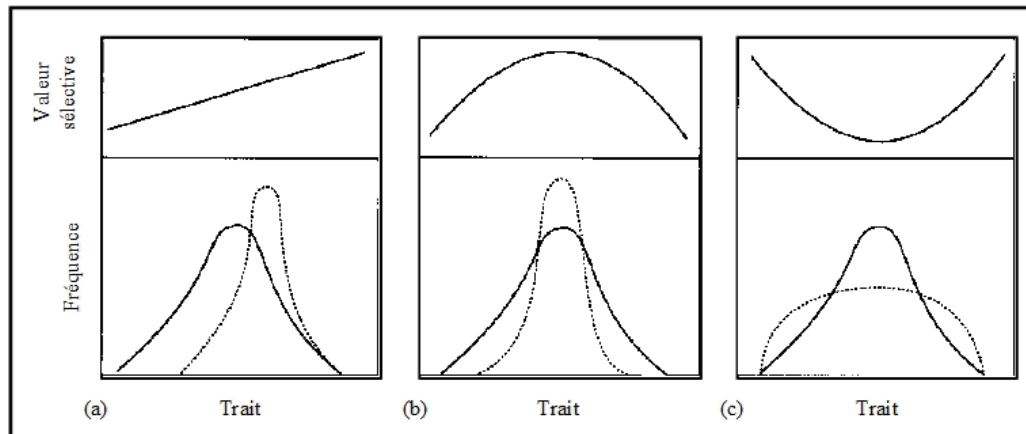


FIGURE 1.1 – Différents types de sélection naturelle : (a) sélection directionnelle (sélection linéaire), (b) sélection stabilisante (sélection non linéaire concave) et (c) sélection disruptive (sélection non linéaire convexe). Le panneau situé en haut montre la forme de la relation entre la valeur sélective et le trait et le panneau situé en bas, la distribution du trait dans la population avant sélection (courbes pleines) et après sélection (courbes en pointillé). Modifié d'après Brodie *et al.* (1995).

Encadré 2. Analyses de sélection.

Afin d'évaluer le potentiel évolutif d'un trait dans une population donnée, il est nécessaire d'estimer l'intensité et la direction de la sélection agissant sur ce trait après avoir déterminé sa variabilité génétique et son héritabilité. Le principe des analyses de sélection repose sur les différences de phénotypes et les différences de valeur sélective entre les individus (Arnold & Wade 1984a;b). S'il existe une relation entre la valeur du trait et la valeur sélective, on dit que ce trait est soumis à la sélection. Les pressions de sélection sont donc déterminées par l'estimation du **différentiel de sélection** (S). Ce différentiel correspond à la covariance entre le trait phénotypique et la valeur sélective. Il peut cependant être estimé en pratique par la valeur de la pente d'une droite de régression linéaire de la valeur sélective (w) sur le trait phénotypique (t) :

$$w = \alpha + S_t x_t + \epsilon$$

avec α , l'ordonnée à l'origine et ϵ , le terme d'erreur.

Encadré 2 (suite).

Si le différentiel de sélection est significatif (positif ou négatif), cela signifie que le trait étudié est soumis à une sélection directionnelle. En utilisant des régressions non-linéaires, polynômes du second degré, les **différentiels de sélection non-linéaires** ou quadratiques (c^2) peuvent être estimés (Lande & Arnold 1983) :

$$w = \alpha + S'_t x_t + c_t^2 x_t^2 + \epsilon$$

Ils révèlent la présence de sélection stabilisante si le différentiel est négatif ou de sélection disruptive s'il est positif. Les **gradients de sélection** (β) quant à eux quantifient la sélection sur un trait donné grâce à une version multi-variée de l'analyse de sélection précédente. Ils donnent ainsi une estimation de la sélection directionnelle agissant directement sur le trait focal en contrôlant pour la sélection sur des traits corrélés avec lui (Lande & Arnold 1983). De la même façon, il est possible de déterminer les **gradients de sélection non-linéaires** quadratiques (γ) et corrélacionnels ($\gamma_{1/2}$) :

$$\begin{aligned} w &= \alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \epsilon \\ &= \alpha + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \gamma_1 x_1^2 + \gamma_2 x_2^2 + \gamma_{1/2} x_1 x_2 + \epsilon \end{aligned}$$

La microévolution

La **microévolution** concerne des changements évolutifs à l'échelle de générations (pouvant arriver sur quelques générations donc à court-terme selon le temps de génération spécifique à l'espèce) alors que la macroévolution agit à l'échelle des temps géologiques (très long terme, sur de très nombreuses générations, par exemple, sur plusieurs milliers d'années). Ainsi, la microévolution est un des mécanismes permettant aux populations de répondre à des changements environnementaux. Elle s'appuie donc sur les bases de l'évolution : la variation individuelle du trait au sein de la population, l'hérédité qui assure la transmission des caractères de génération en génération (Encadré 1) et la sélection naturelle agissant sur ce trait (Endler 1986). Les outils de génétique quantitative peuvent permettre de prédire les changements futurs dus à la microévolution (Encadré 3).

Encadré 3. Outils de génétique quantitative. Aspects prédictifs.

L'«équation du sélectionneur» (*Breeders' equation* en anglais) permet de prédire la réponse (R) d'un trait à la sélection en s'appuyant sur l'estimation de l'héritabilité (h^2) pour ce trait et sur le différentiel de sélection (S) (Falconer & Mackay 1996) :

$$R = h^2 S$$

Encadré 3 (suite).

La prise en compte de la corrélation entre les traits phénotypiques permet une meilleure prédiction des changements évolutifs. La version multivariée de l'équation du sélectionneur prend la forme suivante (Lynch & Walsh 1998) :

$$\mathbf{R} = \mathbf{G}\mathbf{P}^{-1}\mathbf{S} = \mathbf{G}\boldsymbol{\beta}$$

avec \mathbf{R} , le vecteur de réponse à la sélection \mathbf{G} , la matrice de variance-covariance génétique, \mathbf{P}^{-1} , l'inverse de la matrice de variance-covariance phénotypique, \mathbf{S} , le vecteur des différentiels de sélection et $\boldsymbol{\beta}$, le vecteur des gradients de sélection (voir la revue, Morrissey *et al.* 2010). Ainsi, la génétique quantitative offre des outils puissants pour prédire les changements évolutifs des populations naturelles. Il est toutefois nécessaire de rester précautionneux vis-à-vis des prédictions faites sur l'évolution future des populations naturelles. Elles peuvent en effet être basées sur des estimations inexactes de la sélection ou de l'héritabilité, ne pas tenir compte de tous les traits sous sélection et de l'hétérogénéité de l'environnement (Merila *et al.* 2001a, Wilson *et al.* 2006, Kruuk & Hill 2008). La sélection agissant sur un trait héritable n'entraînera pas de changements évolutifs si elle agit seulement sur la part non héritable du phénotype, déterminée par l'environnement (Rausher 1992, Merila *et al.* 2001a, Blows & Hoffmann 2005). Ainsi, face au constat de l'absence d'évolution de traits hérithables considérés sous sélection, certains auteurs ont commencé à estimer la **sélection agissant au niveau génétique** (par exemple, Kruuk *et al.* 2001). La méthode alors utilisée consistait à appliquer les méthodes d'analyses de sélection précédente non pas sur le phénotype mais sur la **valeur génétique additive** ou valeur propre de l'individu (*breeding values* en anglais). La valeur génétique additive d'un individu correspond à la somme des effets additifs des gènes déterminant la valeur du trait phénotypique. Elle représente également la contribution de l'individu aux générations futures. Cependant, cette méthode a été fortement critiquée pour son utilisation dans ce contexte, notamment parce qu'elle ne prend pas en compte l'erreur d'estimation des valeurs génétiques additives (Hadfield 2008, Kruuk & Hill 2008). Aujourd'hui, une autre approche, basée sur l'équation de Robertson-Price, est possible. Elle s'appuie sur un modèle animal bivarié permettant d'estimer la **covariance génétique additive** (cov_A) entre le trait phénotypique (z) et une composante de la valeur sélective relative (ω) (Blows & Hoffmann 2005) :

$$\Delta z = \text{cov}_A(z, \omega) \quad (\text{équation de Robertson-Price})$$

avec Δz , le changement attendu de la moyenne du phénotype z entre les générations.

Les contraintes aux changements évolutifs

L'espace des phénotypes possibles est en fait limité, seule une partie existe ou peut exister. En effet, les contraintes évolutives peuvent limiter la variabilité phénotypique ou induire des proportions non aléatoires des différents phénotypes. Il existe quatre grands types de contraintes qui peuvent ainsi limiter les changements évolutifs (Arnold 1992, Schwenk 1995, Alibert *et al.* 2010) :

- les contraintes universelles (comprenant les contraintes structurelles, liées à la structure de l'organisme) sont issues des lois physiques et chimiques auxquelles sont soumis les organismes (par exemple, la gravité).
- les contraintes phylogénétiques sont issues de l'histoire évolutive de l'espèce.
- les **contraintes développementales** sont issues de la dynamique du développement de l'organisme, indépendamment de la sélection naturelle.
- les **contraintes génétiques** sont issues de causes génétiques (corrélations génétiques, mutation, superdominance, ...). Un cas particulier est le cas des contraintes fonctionnelles. Un trait a souvent plusieurs fonctions dans l'organisme et la sélection naturelle agit alors souvent sur un ensemble de caractères corrélés et non sur un trait isolé. Elles sont notamment à l'origine de compromis évolutifs (compensation entre deux traits que l'on ne peut maximiser simultanément).

Seules les deux dernières catégories, les contraintes développementales et génétiques, sont explorées dans cette thèse. Je vais donc brièvement développer ici quels aspects particuliers de ces contraintes évolutives.

La **canalisation** du développement est une contrainte développementale, décrite pour la première fois par Waddington (1942). Selon Waddington, la canalisation est un mécanisme qui régule le développement, empêche la morphologie adulte de s'écarter du résultat «idéal». Ce phénotype est maintenu constant face aux différentes sources de variation (notamment grâce à une sélection stabilisante passée) : résistance aux effets des mutations (canalisation génétique) ou aux effets environnementaux (canalisation environnementale) (voir les revues : Stearns 1989, Scharloo 1991, Debat & David 2001, Hansen 2006). À différents stades de développement, un trait peut apparaître plus ou moins canalisé.

Les **corrélations génétiques** sont des contraintes génétiques, qui restreignent la gamme de phénotypes possibles. Elles peuvent être issues d'un déséquilibre de liaison ou de la pléiotropie. Dans le premier cas, les caractères sont codés chacun par un locus unique et certaines associations entre allèles de ces locus produisent des corrélations négatives ou positives. Dans le second cas, le même locus agit simultanément sur les caractères et les effets relatifs de ses différents allèles déterminent la corrélation. Les corrélations génétiques peuvent conduire à des évolutions corrélées de plusieurs traits. Un trait soumis à sélection peut évoluer et entraîner aussi l'évolution d'un autre trait, génétiquement corrélé, ce dernier répondant ainsi indirectement

à la sélection. Les corrélations génétiques peuvent entraîner une accélération ou un ralentissement des changements évolutifs selon le sens de la corrélation et la direction des pressions de sélection s'exerçant sur chacun des traits (tableau 1.1 ; Falconer & Mackay 1996 ; voir les revues : Merila *et al.* 2001a, Blows & Hoffmann 2005).

TABLE 1.1 – Changements évolutifs accélérés ou ralentis selon le signe de la corrélation génétique entre les traits et la direction des pressions de sélection s'exerçant sur chacun des traits.

Changements évolutifs	Corrélation positive	Corrélation négative
Sélection dans la direction opposée	ralentis	accélérés
Sélection dans la même direction	accélérés	ralentis

Dans le cas de la phénologie, il est fréquent que les traits soient corrélés au moins phénotypiquement. En effet, le cycle annuel impose au moins la contrainte de l'ordre du déroulement successif des événements. Chez les oiseaux migrateurs, la date d'arrivée de la migration et la date de ponte sont au moins en partie phénotypiquement corrélées car un oiseau ne peut pas pondre avant d'arriver sur son lieu de reproduction (voir la revue : Coppack & Both 2002). Bien que ne découlant pas de la contrainte de la succession des événements, une corrélation génétique peut exister entre les traits phénologiques. Par exemple, chez un rongeur hibernant, le spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*), la date de sortie d'hibernation a une forte corrélation génétique avec la date de reproduction (Lane *et al.* 2011). Les traits phénologiques peuvent également être génétiquement corrélés à des traits d'histoire de vie. La date de ponte et la taille de la couvée présentent une corrélation génétique négative chez le gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*) et la sélection agit de manière directe seulement sur la date de ponte (Sheldon *et al.* 2003).

En l'absence de fortes contraintes évolutives, la microévolution, grâce aux changements évolutifs, peut donc permettre aux populations naturelles de s'adapter à des changements environnementaux. En dehors de la microévolution, l'autre mécanisme permettant aux populations naturelles de répondre à des changements environnementaux est la plasticité phénotypique.

1.1.1.2 Plasticité phénotypique et son évolution

La **plasticité phénotypique** correspond à la capacité d'un génotype à exprimer des phénotypes différents selon l'environnement. Elle peut être réversible ou irréversible selon si des changements multiples du phénotype

exprimé peuvent avoir lieu ou non au cours de la vie d'un organisme. De nombreux traits d'histoire de vie ont une plasticité irréversible (voir la revue, Stearns 1989) alors que dans le cas du comportement et de la phénologie, on s'attend plutôt à de la plasticité réversible. La plasticité des traits phénologiques est avérée chez de nombreux taxa. Par exemple, la présence de plasticité phénotypique a été démontrée pour la date de floraison chez une plante montagnarde (Brunet & Larson-Rabin 2012), pour la date de la mise bas chez un ongulé (Nussey *et al.* 2005a), pour la date d'émergence de plusieurs espèces de papillons (Hodgson *et al.*, 2011) et pour la date de ponte chez les oiseaux (Charmantier *et al.* 2008). Une réponse plastique à un changement environnemental peut être adaptative ou maladaptative (Via *et al.* 1995, Grether 2005, Ghalambor *et al.* 2007, Charmantier *et al.* 2008). Le nouveau phénotype induit par l'environnement dans le cas de plasticité maladaptative entraîne une réduction de la valeur sélective moyenne par rapport au phénotype ancestral (Ghalambor *et al.* 2007).

Afin de conceptualiser et mesurer la plasticité phénotypique, on utilise une approche de «**norme de réaction**». La norme de réaction correspond à la gamme continue de phénotypes produits par un génotype en réponse à différents environnements. Un trait plastique présente une pente non nulle sur sa norme de réaction (Figure 1.2).

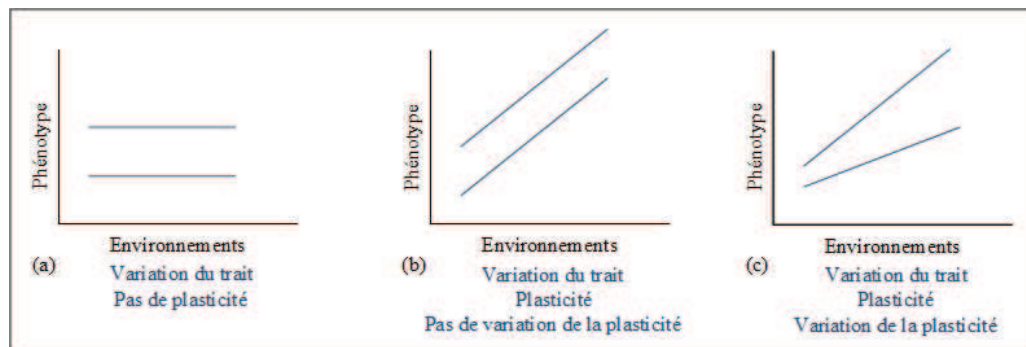


FIGURE 1.2 – Normes de réaction de deux individus dans les cas de : (a) traits non plastiques (mais variation pour le trait), (b) traits plastiques mais sans variation pour la plasticité (pentes identiques) et (c) traits plastiques présentant une variation de la plasticité (pentes différentes).

La plasticité phénotypique et la norme de réaction sont des concepts anciens, dont les premières mentions remontent à la fin du XIX^e siècle et début du XX^e (voir la revue : Stearns 1989). Depuis plusieurs décennies, l'évolution de la plasticité phénotypique suscite un fort intérêt chez les évolutionnistes (Scheiner 1993, Via *et al.* 1995, Nussey *et al.* 2007, Kruuk & Hill 2008). Pour obtenir un changement évolutif de la plasticité phénotypique, il faut qu'elle présente de la variation génétique, qu'elle soit héritable et sélectionnée. Au sujet de la base génétique de la plasticité, deux mécanismes différents, non exclusifs sont présentés dans la littérature (voir la revue, Via *et al.* 1995). Ainsi la plasticité phénotypique serait déterminée par :

- des «gènes sensitifs» dont l'expression dépendrait des différentes conditions environnementales (Via 1993).
- des «gènes de la plasticité», tels que les gènes régulateurs qui modifient l'expression de gènes structurels en fonction de l'environnement alors que d'autres gènes détermineraient la valeur moyenne du phénotype (Scheiner 1993, Schlichting & Pigliucci 1995, Pigliucci 1996).

Même si le mécanisme exact de la plasticité au niveau moléculaire reste aujourd'hui mal connu, l'existence d'un déterminisme génétique et de sa variation peut permettre à la plasticité phénotypique de répondre à la sélection naturelle. Par exemple, la plasticité phénotypique de la date de ponte chez une population de mésanges charbonnières (*Parus major*) présente une variation génétique et une héritabilité significatives (Nussey *et al.* 2005b).

La plasticité phénotypique peut donc présenter des variations individuelles dans la réponse plastique, c'est-à-dire que tous les individus ne répondent pas de la même façon à un changement environnemental. En effet, la variation du trait entre des individus est représentée par une différence d'ordonnées à l'origine entre les normes de réaction des individus mais c'est la différence entre les pentes qui montre la variation de la plasticité (Figure 1.2). Ces variations peuvent avoir une base génétique (Encadré 4).

Encadré 4. Outils de génétique quantitative. Régressions aléatoires.

L'approche classique pour estimer la base génétique de la plasticité phénotypique est appelée «approche des états de caractères» (Falconer & Mackay 1996). Cette méthode consiste à traiter le même trait comme des traits différents dans chaque environnement et à estimer les corrélations génétiques entre ces traits. La génétique quantitative a récemment apporté de nouveaux outils, appelés **régressions aléatoires**, pour étudier la plasticité phénotypique et son potentiel évolutif. La plasticité phénotypique peut être formalisée comme l'interaction entre le génotype et l'environnement ($G \times E$). Les régressions aléatoires sont une forme particulière de modèle mixte dans lequel les variances sont modélisées comme une fonction continue d'une covariable. Dans le cas de la plasticité phénotypique, le phénotype d'un individu est décrit comme une fonction d'une covariable environnementale, qui influence l'expression phénotypique (par exemple, la température) (Nussey *et al.* 2007, van de Pol & Wright 2009, Dingemans *et al.* 2010, Martin *et al.* 2011).

Selon la structure de la base génétique de la plasticité, la sélection peut agir sur les gènes qui déterminent la réponse plastique et pas sur ceux qui produisent seulement le phénotype moyen. Ainsi, la réponse d'une population à la sélection modifie la pente moyenne des normes de réaction de la population dans le cas de la plasticité continue et modifie la valeur seuil de la variable environnementale à laquelle le phénotype change dans le cas de la plasticité discrète.

1.1.2 Environnement social et coopération

L'environnement social d'un individu est une composante de l'environnement biotique qui concerne les relations intra-spécifiques. L'individu peut être en compétition avec des individus con-spécifiques et/ou bénéficier de leur coopération. La compétition intra-spécifique peut concerner les ressources alimentaires, les sites de reproduction ou les partenaires sexuels. La compétition pour les partenaires sexuels a été formalisée par la théorie de la «sélection sexuelle» (Darwin 1871). Elle permet notamment d'interpréter les traits extravagants portés par les mâles de certaines espèces que la sélection naturelle seule ne peut pas expliquer (par exemple, des couleurs vives, de longues plumes ou des bois imposants). La sélection est dite intrasexuelle ou intersexuelle selon qu'elle repose respectivement sur la compétition avec des individus du même sexe ou sur le choix du sexe opposé (Andersson 1994, Berglund *et al.* 1996, Jones & Ratterman 2009).

Que la compétition soit pour des partenaires sexuels, des sites de reproduction ou des ressources alimentaires, elle peut de toute façon amener l'individu à défendre un territoire, temporaire ou permanent, espace contenant les ressources et permettant leur exploitation (Maher & Lott 2000). La défense du territoire est coûteuse en énergie. Elle comprend l'émission de signaux (par exemple, les chants ou cris, les marquages olfactifs) mais peut également amener à des interactions agonistiques entre les individus (van Staaden *et al.*, 2011). Ces interactions sont particulièrement coûteuses entre individus apparentés puisqu'en plus du coût direct de la compétition, il y a un coût lié à la compétition entre gènes identiques que les individus apparentés portent. Ainsi, on peut observer selon les espèces une tolérance envers les individus apparentés. Ces formes de coopération entre les apparentés peuvent aller d'un chevauchement très partiel des territoires à des territoires défendus par les familles entières (Aron & Passera 2009).

Dans un cas plus général, la **coopération** et l'existence d'individus altruistes ont longtemps suscité l'intérêt dans le contexte de l'évolution de la sociabilité (Alexander 1974) et intéressent toujours les écologistes et évolutionnistes (Legalliard & Ferrière 2005). La coopération est coûteuse mais apporte des bénéfices directs aux individus qui coopèrent. Par contre, l'altruisme qui implique un coût en termes de valeur sélective pour que l'autre individu seulement reçoive des bénéfices, semble en contradiction avec le principe de sélection naturelle; les gènes déterminant ces comportements altruistes devraient être éliminés de la population. La théorie des jeux, initialement développée pour l'étude des systèmes économiques puis appliqués à la biologie évolutive, et plus particulièrement la métaphore appelée «dilemme du prisonnier» a offert un cadre conceptuel à l'étude de la coopération (par exemple, Axelrod & Hamilton 1981, McNamara *et al.* 2004). Face à une littérature très abondante sur ce sujet depuis quelques décennies et à un problème récurrent de différences terminologiques, plusieurs auteurs ont tenté de structurer les théories d'évolution de la coopération et de l'altruisme (Clutton-Brock 2002; 2009a, Nowak 2006, West *et al.* 2007, Aron & Passera 2009). Sur cette base, je résumerai donc les principales théories expliquant

d'une part l'évolution de la coopération (●) et d'autre part, l'évolution de l'altruisme (▼) :

- le bénéfice mutuel suggère que les bénéfices retirés de la coopération entre les individus sont supérieurs aux coûts individuels de la coopération (par exemple, la chasse collective).
- la réciprocité (Trivers 1971) peut maintenir la coopération réciproque dans une population malgré la présence d'individus égoïstes notamment grâce à la stratégie «donnant-donnant» (*tit-for-tat* en anglais) (Axelrod & Hamilton 1981). Un individu coopère lors de la première rencontre avec un autre individu mais selon que ce dernier fera preuve ou non de réciprocité, il continuera à coopérer ou non les fois suivantes.
- la manipulation permet à certains individus d'en forcer d'autres à coopérer (Clutton-Brock & Parker 1995, Cant & Johnstone 2006).
- ▼ la sélection de groupe prédit que l'altruisme peut évoluer si le gain de productivité des groupes ayant de nombreux altruistes est supérieur au bénéfice de l'égoïsme au sein des groupes. La sélection agit donc au niveau des groupes et non des individus (Dugatkin 2004) mais cette théorie a été fortement critiquée.
- ▼ la sélection de parentèle permet notamment d'expliquer l'altruisme et la coopération entre individus apparentés ; par exemple la reproduction coopérative chez les oiseaux (Hatchwell 2009) et les mammifères (Silk 2009, Clutton-Brock 2009b). L'altruisme nécessite en effet que les individus partagent une certaine proportion de gènes afin que l'individu altruiste puisse recevoir des bénéfices indirects.

Aujourd'hui, chacun de ces concepts a été longuement discuté et amélioré, engendrant de nombreuses et complexes subtilités que je ne décrirai pas. Je ne développerai ici que la **sélection de parentèle**, qui est plus spécifiquement abordée dans cette thèse. C'est Hamilton en 1964 qui a formalisé pour la première fois le concept de sélection de parentèle permettant d'expliquer l'altruisme entre apparentés (Hamilton 1964b;a). Ce concept est résumé par la «règle d'Hamilton», qui stipule qu'un comportement peut être favorisé par la sélection naturelle si le coût (c) pour l'acteur est inférieur au bénéfice (b) du receveur pondéré par leur degré d'apparentement (r) :

$$r \times b > c$$

Plus généralement, Hamilton apporte l'idée que les individus peuvent propager leurs gènes non seulement grâce à leur propre reproduction mais également en favorisant la reproduction d'individus portant en partie des gènes identiques, les apparentés. Le concept de **valeur sélective inclusive** ou globale (*inclusive fitness* en anglais) permet de rendre compte de la sélection de parentèle. La valeur sélective inclusive est composée d'une partie directe et d'une partie indirecte (Figure 1.3). La composante directe correspond à la valeur sélective (succès reproducteur, survie) de l'individu (A), dû à son propre impact. On supprime donc la part de sa valeur sélective due aux bénéfices de l'aide apportée par un autre individu (par exemple, B). La composante indirecte correspond à la valeur sélective du partenaire

receveur (B) de l'aide de l'individu (A) due seulement à ce bénéfice, pondérée par le degré de parenté entre les deux individus. C'est donc le bénéfice net en termes de valeur sélective pour les apparentés recevant de l'aide, pondéré par le degré de parenté (Grafen 1982, Lucas *et al.* 1996, Queller 1996, Oli 2003). La théorie de la sélection de parentèle a été fortement critiquée et débattue depuis sa conception (voir la revue, Bourke 2011). Cependant, elle offre aujourd'hui une extension de la théorie de la sélection naturelle particulièrement pertinente pour l'étude de l'altruisme et de la coopération.

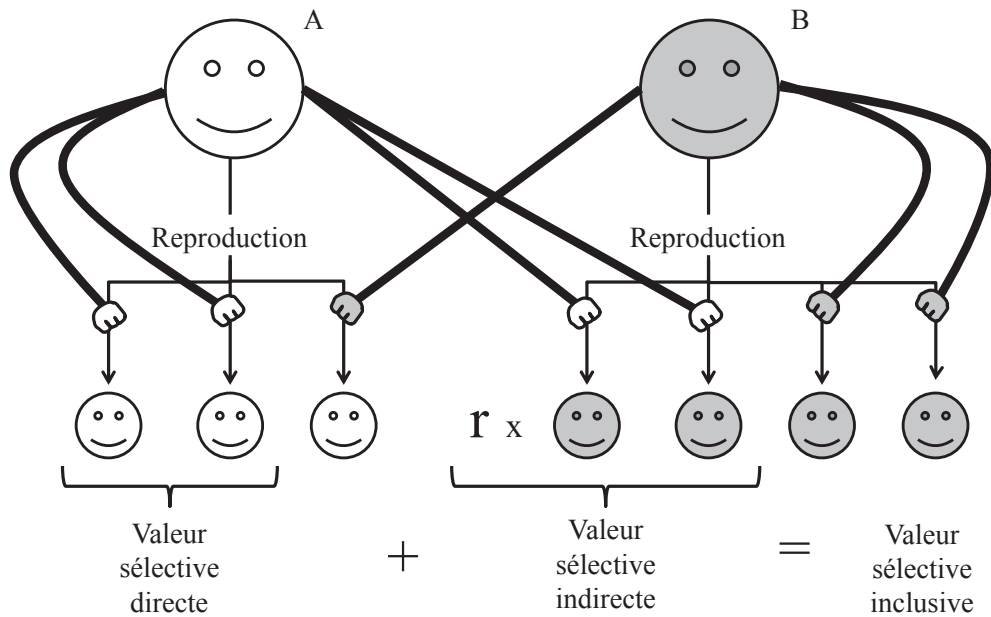


FIGURE 1.3 – Composantes directes et indirectes de la valeur sélective inclusive de l'individu A coopérant avec l'individu B. Les bras représentent l'impact respectif de chaque individu sur sa propre valeur sélective (schématisée ici par le succès reproducteur) ou sur celle de son apparenté. r est le degré de parenté entre les individus A et B. Les bras avec les mains blanches représentent l'impact de l'individu A sur sa propre valeur sélective (composante directe) et sur la valeur sélective de ses apparentés (composante indirecte, une fois pondérée par r). Les bras avec les mains grises représentent l'impact d'un individu apparenté B sur sa propre valeur sélective et sur la valeur sélective de A (part à supprimer pour obtenir la composante directe). Adapté de West *et al.* (2007).

Le **népotisme**, comportement biaisé en faveur des apparentés, peut prendre de très nombreuses formes chez les animaux. Par exemple, en présence d'individus apparentés, les femelles écureuils terrestres de Belding

(*Urocitellus beldingi*) poussent plus souvent des cris d'alarme lorsqu'elles détectent un prédateur (Sherman 1977). Chez cette même espèce, les femelles sont territorialement plus tolérantes envers leurs parentes proches et les soutiennent lors des interactions agonistiques avec d'autres individus (Sherman 1981). Chez les mammifères, la reproduction coopérative dans le sens où une femelle du groupe a le monopole de la reproduction, est liée au fait que les individus du groupe sont fortement apparentés (Lukas & Clutton-Brock 2012). L'aide à la reproduction est plus soutenue envers les poussins génétiquement proches chez certaines espèces d'oiseaux telles que par exemple, le Moqueur des Galapagos (*Nesomimus parvulus*, Curry 1988), le Guêpier à front blanc (*Merops bullockoides*, Emlen & Wrege 1988) et la Rousserolle des Seychelles (*Acrocephalus sechellensis*, Komdeur 1994). Un dernier exemple de népotisme est l'héritage du rang social de la mère chez les primates et chez la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*, Engh *et al.* 2000).

Pour coopérer spécifiquement avec ses apparentés, il est d'abord nécessaire de pouvoir les reconnaître parmi des autres individus. La **reconnaissance des apparentés** a été beaucoup moins étudiée chez les oiseaux que chez les mammifères, notamment les rongeurs (Komdeur & Hatchwell 1999, Mateo 2003, Nakagawa & Waas 2004). Plusieurs mécanismes de reconnaissance des apparentés ont été identifiés (Holmes & Sherman 1983, Legalliard & Ferrière 2005, Aron & Passera 2009) :

- la reconnaissance génétique, où les individus identifient leurs apparentés grâce à leur ressemblance génétique. Elle fait appel à des allèles de reconnaissance et elle peut notamment être liée à la détection du complexe majeur d'histocompatibilité (MHC) (par exemple, chez la souris des greniers (*Mus musculus domesticus*), Manning *et al.* 1992). Ce mécanisme semble en réalité rare (Gardner & West 2007).
- la reconnaissance phénotypique par comparaison des phénotypes (*phenotype matching* en anglais), où le degré d'apparentement est estimé en comparant son propre phénotype (ou celui d'un individu connu apparenté) avec celui d'un autre individu.
- la reconnaissance phénotypique par apprentissage associatif tel que la familiarité. Les individus apprennent progressivement à reconnaître le phénotype d'individus familiers, notamment au cours de leur développement. C'est en particulier le cas chez le spermophile du Columbia, espèce modèle dans cette thèse.
- la reconnaissance spatiale, où l'individu considère comme apparentés les individus présents sur une zone définie. La proximité spatiale peut alors servir d'indice du degré de parenté.

Si la reconnaissance des apparentés chez une espèce n'implique pas forcément de la coopération entre apparentés, elle est néanmoins une condition nécessaire.

Lors d'interactions sociales, dont celles liées à la coopération, le phénotype d'un individu peut être influencé par le génotype de son partenaire social. On parle alors d'effets génétiques indirects. En effet, les modèles de génétique quantitative permettent normalement de décomposer le phénotype

d'un individu en composantes génétiques (additive) et environnementales (Encadré 1). Ainsi, la réponse à la sélection est déterminée par la variance génétique additive du trait. Cependant, dans le cas d'un comportement social, le génotype du partenaire impliqué peut impacter le phénotype d'un individu, cet effet appelé effet génétique indirect, étant alors inclus dans la composante environnementale dans les modèles classiques. Cet environnement dû au partenaire social est lui-même composé de gènes et peut évoluer dans certaines circonstances (Moore *et al.* 1997, Wolf *et al.* 1998). Il est particulièrement pertinent de prendre en compte les effets génétiques indirects dans l'étude de certains comportements, comme notamment les agressions, la territorialité et l'altruisme. L'estimation des effets génétiques indirects a apporté un nouvel aspect à l'étude des soins parentaux et de la sélection de parentèle (revue, Wolf *et al.* 1998). Il est à noter que l'estimation des effets génétiques indirects a également trouvé une application importante dans l'exploration de l'influence du partenaire sexuel sur le phénotype d'un individu. Par exemple, dans le cas de la date de ponte, trait phénologique considéré comme un caractère femelle, des études sur plusieurs espèces d'oiseaux ont montré la présence d'effets génétiques indirects donc l'influence du génotype du mâle sur le phénotype de la femelle (Brommer & Rattiste 2008, Téplitsky *et al.* 2010).

1.1.3 Environnement physique et phénologie

L'environnement physique comprend une multitude de facteurs en interaction (par exemple, les paramètres physico-chimiques de l'habitat, le climat) qui déterminent les forces de sélection agissant sur les organismes. Dans cette thèse, je me suis intéressée plus particulièrement aux facteurs climatiques et à leur modification sous l'action du réchauffement récent de la planète, comme force de sélection façonnant l'évolution de la phénologie.

Aujourd'hui, les preuves du changement climatique à l'échelle de la planète sont incontestables. Le dernier rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) en 2007 décrit une augmentation de 0,74°C [0,56-0,92] au cours du siècle passé, accompagnée d'une fonte des glaciers et des glaces polaires et d'une augmentation du niveau de la mer. Les prédictions s'accordent sur le fait que ces phénomènes devraient se poursuivre et même s'accélérer dans les prochaines décennies (Intergovernmental Panel On Climate Change 2007). Les conséquences écologiques pour les êtres vivants de la majorité des groupes taxonomiques sont déjà grandement visibles et documentées (revue, Parmesan 2006). Ainsi, les changements climatiques entraînent des modifications des aires de distribution de nombreuses espèces, des effectifs des populations naturelles, des structures des peuplements, des interactions entre espèces, du comportement migratoire et des traits d'histoire de vie (Burton 1995, Stenseth *et al.* 2002, Walther *et al.* 2002, Parmesan & Yohe 2003).

Les traits phénologiques et la migration sont donc affectés par les changements actuels du climat. On observe aujourd'hui un avancement de la

phénologie chez de nombreux taxa de plantes et d'animaux (Menzel *et al.* 2006, Thackeray *et al.* 2010). Par exemple, les dates de première apparition au printemps sont de plus en plus précoces chez les papillons (Stefanescu *et al.* 2003) et chez les pucerons (Harrington *et al.* 2007). Chez les vertébrés, la phénologie des oiseaux a été bien plus étudiée que celle des mammifères dans le cadre des changements climatiques (Berteaux & Stenseth 2006, Thackeray *et al.* 2010). Cependant, l'avancement de la mise-bas a aussi été mis en évidence chez le cerf élaphe (Moyes *et al.* 2011) et chez l'écureuil roux d'Amérique (*Tamiasciurus hudsonicus*, Réale *et al.* 2003) et l'avancement de la sortie d'hibernation, chez la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*, Inouye *et al.* 2000). Chez les oiseaux, l'avancement de la date de ponte a été observé chez de nombreuses espèces (Crick & Sparks 1999, Coppack & Both 2002) comme par exemple, chez l'hirondelle bicolor (*Tachycineta bicolor*, Winkler *et al.* 2002) et chez le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*, Both & Visser 2001). De même, l'arrivée de la migration sur l'aire de reproduction au printemps est de plus en plus précoce chez de nombreuses espèces alors que d'autres n'exhibent aucun changement significatif ou plutôt un retard (Lehikoinen *et al.* 2004, Gienapp *et al.* 2007, Gordo 2007).

Deux mécanismes principaux, la microévolution et la plasticité phénotypique (partie 1.1.1), permettent aux populations naturelles de répondre aux changements climatiques par ces modifications de phénologie (Coppack & Both 2002, Pulido 2007b, Nussey *et al.* 2007, Visser 2008). La plasticité phénotypique permet une réponse plus rapide que la microévolution et non linéaire. Etant donné que les changements climatiques présentent non seulement une tendance de réchauffement global de la planète mais aussi une augmentation des phénomènes exceptionnels, la plasticité est également plus à même de permettre aux populations d'ajuster leurs comportements à ces fluctuations. Il est donc primordial de différencier la plasticité et les changements évolutifs. Ainsi, depuis quelques années, plusieurs études sur les oiseaux ont tenté d'estimer le rôle respectif de chacun de ces mécanismes dans l'avancement des dates de migration printanière (Gienapp *et al.* 2007, Balbontin *et al.* 2009) et des dates de ponte (Pulido & Berthold 2004, Gienapp *et al.* 2006, Charmantier *et al.* 2008). De plus, les changements climatiques semblent affecter les pressions de sélection agissant sur les traits phénologiques. La qualité de l'environnement peut avoir un effet sur la direction et la force de la sélection naturelle (par exemple, Merila *et al.* 2001a, Wilson *et al.* 2006). Par exemple, les pressions de sélection agissant pour une ponte précoce et sur la plasticité de la date de ponte, s'intensifient au cours du temps chez la mésange charbonnière (*Parus major*, Visser *et al.* 1998, Nussey *et al.* 2005b). Les changements climatiques tels que l'augmentation de la température peuvent placer les espèces en condition de maladaptation. On prédit alors une sélection directionnelle sur la phénologie allant dans le sens d'un avancement des cycles de vie pour que les espèces s'adaptent aux nouvelles conditions climatiques. Par ailleurs, les corrélations génétiques entre traits phénologiques pouvant varier avec des variations de l'environne-

ment (Sgro & Hoffmann 2004), elles peuvent également être modifiées dans le contexte des changements climatiques.

Pour finir, une des conséquences importantes des changements climatiques est la désynchronisation des éléments des chaînes trophiques. L'hypothèse de concordance/discordance (*match/mismatch hypothesis* en anglais), concept fondamental en biologie marine, stipule que la croissance et la survie d'une espèce prédatrice dépend de la production synchronisée de sa proie (par exemple, chez les cabillauds, genre *Gadus*, Cushing 1990). Ce concept est également applicable aux écosystèmes terrestres (Stenseth & Mysterud 2002). Dans le contexte des changements climatiques, cette désynchronisation concerne de nombreuses relations proies-prédateurs; par exemple, entre oiseaux-insectes ou oiseaux marins-poissons; et des relations plantes-herbivores et plantes-pollinisateurs (Harrington *et al.* 1999, Stenseth & Mysterud 2002, Visser & Both 2005, Thackeray *et al.* 2010). Les mécanismes sous-jacents déterminant de manière proximale la phénologie des organismes sont probablement différents chez les plantes, les invertébrés et les vertébrés. Ainsi, il est peu probable que les ajustements phénologiques en réponse aux changements climatiques se fassent au même rythme (Visser *et al.* 2004), par exemple, chez une espèce proie ectotherme et une espèce prédatrice endotherme. Cette désynchronisation provient donc des différences interspécifiques des réponses phénologiques aux changements climatiques et peut avoir des conséquences démographiques désastreuses sur les populations naturelles (Visser *et al.* 2004, Memmott *et al.* 2007).

1.2 Modèles biologiques, sites d'étude et suivis des populations

1.2.1 Le spermophile du Columbia

1.2.1.1 Généralités

Le spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*) est également nommé spermophile de Colombie ou écureuil fouisseur. C'est une espèce diurne de rongeurs de la famille des Sciuridés. En comparaison avec les autres espèces de spermophiles, le spermophile du Columbia est l'un des plus gros (Elliott & Flinders 1991). Le poids d'un adulte peut varier de 400 à 680g en fonction de l'âge et du sexe. La principale caractéristique permettant l'identification de l'espèce est la présence de fourrure rousse très marquée sur le dessus du museau et en bas des membres postérieurs (Figure 1.4).

Les spermophiles du Columbia vivent dans les prairies alpines et subalpines du Nord-Ouest de l'Amérique. Ils sont présents dans les états du Montana, Idaho, Oregon et Washington aux Etats-Unis et en Colombie-Britannique et en Alberta pour la partie Canada (Elliott & Flinders 1991). L'aire de répartition est centrée sur les Montagnes Rocheuses à des altitudes variant de 200 à 2500 m.



FIGURE 1.4 – Spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*). Émergence de l’hibernation d’un mâle adulte dans la neige; deux sœurs adultes et leur mère avant la saison de reproduction; femelle emportant ses petits (1 jour) dans son terrier lors du lâcher après la naissance en laboratoire; juvénile marqué, quelques jours après sa première sortie du terrier de naissance; jeux entre frères et sœurs d’un an. Photos Coline Arnaud (Vallée de la «Sheep River», Alberta, Canada, printemps 2010 et 2011).

Le spermophile du Columbia est un petit herbivore, qui a un régime alimentaire relativement large. Les spermophiles consomment majoritairement des graminées et des carex au début du printemps puis des baies et des graines en été (Manville 1959). Ils peuvent ponctuellement consommer des insectes, voire des petits mammifères et des oiseaux.

1.2.1.2 Cycle de vie et comportement

Les spermophiles du Columbia hibernent la majorité de l’année. En moyenne, ils sont actifs un peu plus de trois mois par an, pour une période d’hibernation de 8 à 9 mois (Dobson *et al.* 1992). La date d’émergence de leur terrier d’hibernation varie en fonction de l’altitude mais se situe en général, entre le milieu et la fin du mois d’avril pour les adultes.

Le spermophile du Columbia peut vivre jusqu’à 10 ans (exceptionnellement 11 ans). Les femelles sont matures à l’âge de 2 ans et les mâles, vers 3 ans (Figure 1.5). Ces derniers sortent en premier de l’hibernation, suivis des femelles (en moyenne, 1 semaine plus tard) puis des jeunes mâles (2 ans) et des juvéniles (1 an) (2-3 semaines plus tard). Trois à sept jours après l’émergence printanière, les femelles s’accouplent avec plusieurs mâles, jusqu’à 9, et ce au cours d’une seule journée (Manno *et al.* 2007, Manno & Dobson 2008). Les spermophiles du Columbia présentent donc un système de reproduction polygandrie (Dobson *et al.* 2010).

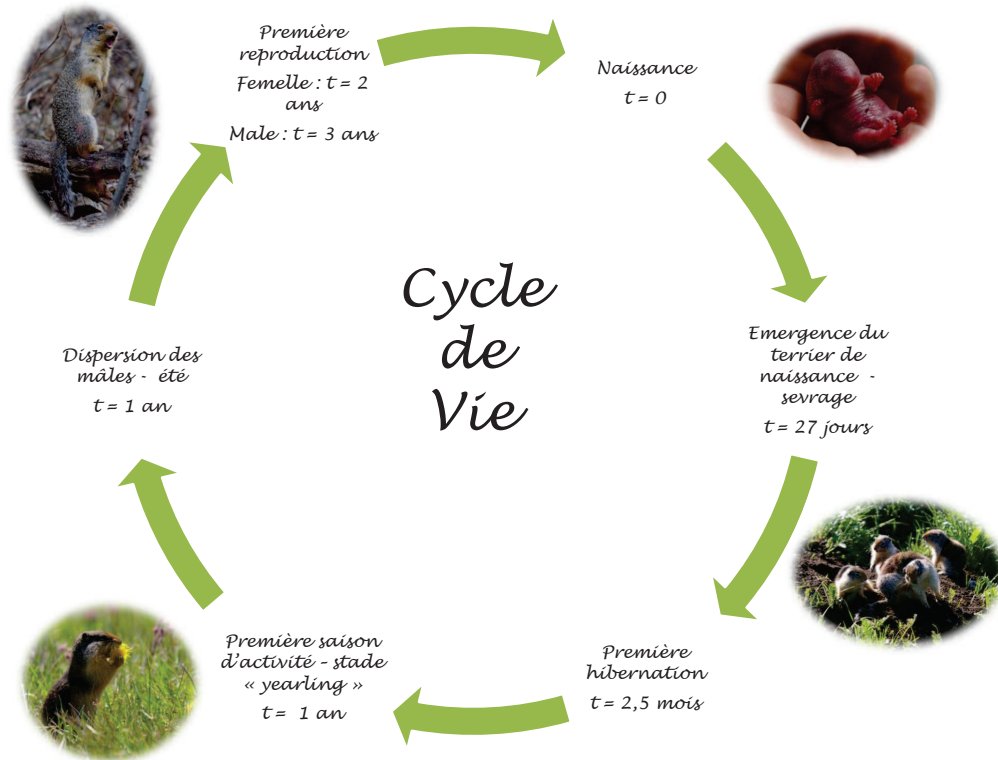


FIGURE 1.5 – Cycle de vie du spermophile du Columbia.

Après une gestation de 24 jours environ (Murie & Harris 1982), les femelles donnent naissance à une portée d'en moyenne trois petits (un à six) avec une paternité multiple. Les petits naissent nus, aveugles et complètement dépendants de leur mère. Ils restent dans le terrier de naissance préparé par la mère jusqu'à l'âge de 27 jours, entre mi-juin et début juillet (Figures 1.4 et 1.5). Les jeunes sont alors progressivement sevrés du lait de la mère et commencent à brouter des végétaux. Les femelles et leurs petits commencent à stocker les graisses en vue de l'hibernation qu'ils commenceront durant la première quinzaine d'août. Les mâles qui ont donc commencé le stockage de graisse pour l'hibernation après la saison d'accouplement rentrent en hibernation plus tôt, à partir de mi-juillet.

Les spermophiles du Columbia sont des animaux sociaux (Armitage 1981), qui vivent en colonie. Ils présentent un comportement de vigilance face aux prédateurs et utilisent un cri d'alarme en cas de danger (Fairbanks & Dobson 2007). Les mâles adultes sont cependant territoriaux envers les autres mâles pendant la période des accouplements (Manno & Dobson 2008). Au cours de la gestation, les femelles commencent progressivement à défendre un territoire contre tous les individus jusqu'au sevrage des jeunes (Festa-Bianchet & Boag 1982, Murie & Harris 1988). Ce comportement temporaire de **territorialité chez les femelles** permet la possession d'un terrier de naissance, ainsi que l'exploitation des terriers et des ressources alimentaires alentours (Boag & Wiggett 1994), et fournit un endroit sûr pour élever les

jeunes. En effet, l'infanticide par les mâles adultes et surtout par les femelles en lactation a été rapportée chez cette espèce (Stevens 1998).

La familiarisation au sein du terrier de naissance (entre mère-petits et sœurs d'une même portée) semble être majoritairement à l'origine de la **re-connaissance entre apparentés** (Holmes & Sherman 1982, Hare & Murie 1996). Les femelles semblent pouvoir discriminer leurs apparentées grâce aux odeurs (Raynaud & Dobson 2011). Les parentes proches (mères, filles) vivent à proximité, leurs territoires pouvant se chevaucher partiellement (Harris & Murie 1984, King 1989b). Les femelles sont en effet typiquement **philopatriques** puisque la dispersion de naissance est biaisée en faveur des mâles qui dispersent en général à l'âge d'un an (Festa-Bianchet & King 1984, Waterman 1986, Neuhaus 2006).

1.2.1.3 Site d'étude et suivi de la population

Depuis 1992, une colonie de spermophiles du Columbia est suivie dans le parc provincial d'Alberta «Sheep River» au Canada. La population étudiée est installée sur une prairie subalpine d'environ 1,8 hectares à 1500 m d'altitude au sein des Montagnes Rocheuses. Cette prairie est au cœur d'un sanctuaire pour la faune sauvage, le «Sheep River Wildlife Sanctuary». Elle est bordée sur un côté par les gorges de la rivière «Sheep River» et sur les autres côtés, par une forêt de pins tordus (*Pinus contorta*), d'épinettes blanches (*Picea glauca*) et de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloide*), habitat peu favorable aux spermophiles. Le suivi de la population court de la sortie d'hibernation du premier individu de la population en avril (généralement un mâle adulte) à la capture de la dernière portée sevrée en juillet.

Au moment du sevrage, les petits sont capturés et marqués aux deux oreilles avec des boucles métalliques numérotées (Monel #1 National Band & Tag Co.). Ils reçoivent ensuite une marque unique dessinée sur la fourrure du dos à l'aide d'un pinceau et de teinture noire pour les cheveux (Lady Clairol). Cette marque est redessinée chaque année après la sortie de l'hibernation car le renouvellement des poils entraîne sa disparition complète au bout de quelques mois. En effet, chaque année, tous les spermophiles sont capturés vivants dans les 3 jours consécutifs à leur sortie d'hibernation, à l'aide de pièges métalliques (dimensions : 13 × 13 × 40 cm), qui sont appâtés avec du beurre de cacahuète. Ils sont alors pesés (à 5 g près) et examinés pour déterminer leur condition sexuelle et la présence de parasites.

La date d'accouplement est déterminée par l'observation du comportement spécifique que la femelle exhibe cet unique jour dans l'année. La date de mise bas peut être approximativement déterminée à partir de la date d'accouplement. Deux jours avant la date théorique de mise bas, les femelles sont capturées. Elles donnent naissance à leurs petits au laboratoire dans des cages aménagées de copeaux de bois et de papier journal. Des granulés (aliment équin) *ab libitum*, de la salade et un morceau de pomme sont apportés deux fois par jour. Quelques heures après la naissance, les petits sont pesés, examinés et marqués. Un morceau de tissu est prélevé depuis 2005 pour les analyses de marqueurs microsatellites qui permettent d'identifier les liens de

paternité. Un jour après la naissance, la femelle et ses petits sont relâchés dans la colonie. La femelle installe alors ses petits dans le terrier de naissance qu'elle avait préparé avant sa capture (Figure 1.4). Une étude comparant des portées nées en laboratoire et celles nées dans le milieu naturel a montré que ce protocole n'a pas d'incidence sur la survie de la mère et de ses petits (Murie *et al.* 1998). L'émergence des petits du terrier de naissance a lieu environ 51 jours après l'accouplement, permettant le relevé de la répartition spatiale des terriers de naissance.

1.2.2 La sterne pierregarin

1.2.2.1 Généralités

La sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) est un oiseau migrateur marin de la famille des Sternidés. Lors de la période de reproduction, la sterne pierregarin présente une calotte noire sur la tête, des pattes rouges et un bec rouge avec la pointe noire (1.6). Cette dernière caractéristique permet notamment de la différencier de la sterne arctique (*Sterna paradisaea*), avec laquelle elle est aisément confondue.



FIGURE 1.6 – La sterne pierregarin (*Sterna hirundo*). Comportement agressif face à un humain proche du nid ; interaction entre deux adultes en vol ; femelle couvant ses œufs ; mâle revenant sur la colonie avec une proie. Photos Coline Arnaud (Colonie « Banter See », Wilhelmshaven, Allemagne, printemps 2011).

La sterne pierregarin a une aire de répartition très large. Elle est présente sur tous les continents. Elle se reproduit dans l'hémisphère Nord : Amérique du Nord, Europe et Asie et hiverne le long des côtes de l'hémisphère Sud : Amérique du Sud, Afrique, Asie et Océanie. En fonction des tailles de populations et des tendances actuelles, le statut de conservation de cette espèce

dans les différents pays européens va de «en danger critique» à «peu menacée» (Becker & Ludwigs 2004).

En mer du Nord, les sternes consomment essentiellement de jeunes proies d'espèces de poissons pélagiques tels que le hareng (*Clupea harengus*), le sprat (*Sprattus sprattus*) et l'éperlan d'Europe (*Osmerus eperlanus*) (Becker & Ludwigs 2004, Dänhardt & Becker 2011). L'abondance de ces espèces est liée à la compétition inter-spécifique et aux conditions climatiques. Dans la mer Baltique, la croissance des harengs est plus faible lorsque la densité de sprat, son principal compétiteur pour la nourriture, est forte (Casini *et al.* 2010). Cela semble en partie expliquer la chute de la population et du poids moyen de harengs depuis trois décennies dans cette zone. Les harengs de la mer du Nord fraient le long des côtes est britanniques et côtes nord françaises d'août à janvier puis les larves dérivent jusqu'à la zone «crèche» au nord de l'Allemagne (Groeger *et al.* 2010). Dans cette population, les fluctuations du nombre de jeunes poissons en âge de se reproduire et de biomasse de frai dépendent de la température de la surface de la mer en hiver (Margonski *et al.* 2010) et sont intimement liées aux fluctuations de l'Oscillation Atlantique Multidécennale en hiver ou à l'Oscillation Nord-Atlantique en hiver lorsqu'elle est très positive (Groeger *et al.* 2010). Le nombre de jeunes sprats en âge de se reproduire dépend lui de la température de la surface de la mer en été (Margonski *et al.* 2010). De plus, il a été montré dans la population de harengs de la mer norvégienne que des températures chaudes diminuent la survie des adultes et augmentent le risque que les poissons sautent une année de reproduction (Engelhard & Heino 2006).

1.2.2.2 Cycle de vie et comportement

Les sternes pierregarins arrivent de leur migration printanière en avril, pondent en mai, élèvent leurs jeunes et repartent vers le sud en septembre. Les mâles arrivent généralement quelques jours plus tôt que les femelles et les jeunes oiseaux arrivent bien après les oiseaux plus âgés (Becker *et al.* 2008a).

Les sternes pierregarins sont des oiseaux coloniaux longévifs. L'âge maximum connu est de 33 ans (Nisbet *et al.* 2002). L'âge moyen de première reproduction est de 3,2 ans pour les femelles et de 3,6 ans pour les mâles (Ludwigs & Becker 2002) (Figure 1.7). Ces oiseaux sont monogames et présentent une forte fidélité à leur partenaire, à leur colonie et à l'emplacement du nid (Becker & Ludwigs 2004). Les paternités hors couple sont également très rares (2,9%) (Gonzalez-Solis *et al.* 2001). La formation des couples est basée sur une cour dans les airs et au sol (Becker & Ludwigs 2004). Elle consiste en des vols des deux partenaires à haute et basse altitudes, avec de nombreuses figures et postures typiques du comportement de séduction. Au départ, la femelle poursuit le mâle qui peut ou non détenir une proie. Plus tard dans le processus de sélection du partenaire, la cour se poursuit au sol avec des parades du mâle et l'offrande de poissons (Figure 1.6). Pour les couples établis l'année précédente, il n'est pas rare que les partenaires se retrouvent quelques jours avant d'arriver ensemble sur le site de reproduction.

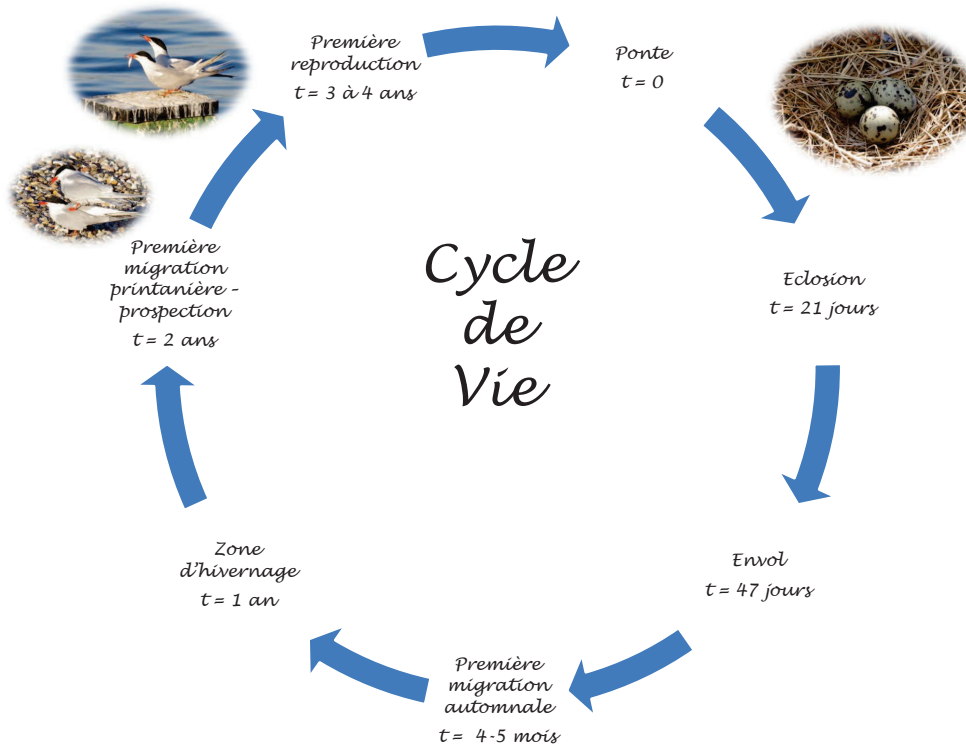


FIGURE 1.7 – Cycle de vie de la sterne pierregarin.

Après son arrivée de la migration, le mâle défend un emplacement dans la colonie pour le nid, qui est établi à même le sol (Figure 1.6). Sa partenaire y reste pendant que le mâle pêche et la nourrit jusqu'à la ponte des œufs. Pendant cette période de nourrissage nuptial, la femelle ne pêche que très rarement elle-même et est donc quasi-dépendante de son partenaire et de ses capacités de pêche (Nisbet 1973, Gonzalez-Solis *et al.* 2001). La femelle pond 3 œufs au maximum, à raison d'un œuf par jour ou tous les deux jours, pour sa première ponte (Becker & Ludwigs 2004). Mais elle peut en pondre d'autres dans une couvée de remplacement lorsque la première est perdue, ou très rarement dans le cadre d'une seconde couvée. Les parents commencent à couvrir après la ponte du deuxième œuf (Figure 1.6) ainsi le troisième œuf éclot un peu après les deux premiers. Les poussins éclosent au bout de trois semaines puis restent au nid jusqu'à l'âge de 26 jours environ. Les deux parents les nourrissent au nid puis continuent ce nourrissage après l'envol alors que les jeunes oiseaux apprennent progressivement à pêcher (Schauroth & Becker 2008). Les poissons donnés aux poussins font entre 3 et 9 cm de long, les petits poissons étant particulièrement préférés pour les petits de moins d'une semaine (revue, Becker & Ludwigs 2004). Les jeunes oiseaux migrent en même temps que leurs parents en septembre mais ne reviennent à la colonie qu'à l'âge de deux ans où ils sont alors appelés «prospecteurs» (Figure 1.7).

1.2.2.3 Site d'étude et suivi de la population

Depuis 1984, une population de 90 à 530 couples de sternes pierregarins est suivie par l'Institut de Recherche Aviaire «Vogelwarte Helgoland». Le site d'étude se situe à Wilhelmshaven en Allemagne au bord d'une étendue d'eau appelée «Banter See», directement connectée à la mer du Nord. Les sternes de cette colonie se reproduisent en Allemagne et migrent en septembre pour passer l'hiver sur les côtes ouest africaines au sud de l'Équateur (Becker & Ludwigs 2004), notamment sur les côtes sénégalaises (données non publiées). Depuis 2002, cette population baisse en raison d'une chute du succès reproducteur (Szostek & Becker 2012) et la sterne pierregarin est maintenant considérée comme «en danger» en Allemagne.

Six îlots artificiels rectangulaires ($10,4 \times 4,6$ m) sont utilisés par la colonie pour la saison de reproduction. Ils sont alignés et séparés d'une distance de 0,9m. Ces îlots sont protégés contre les inondations et les prédateurs (rats) par des petits murs sur le pourtour. Sur ces murs sont localisées des plateformes où les oiseaux se posent régulièrement et spontanément. Des antennes sont installées chaque année avant l'arrivée des oiseaux pour enregistrer la présence des individus marqués. En effet, depuis 1992, chaque poussin est bague à l'éclosion puis capturé et marqué avec un transpondeur passif sous-cutané 14 jours plus tard (Becker & Wendeln 1997). Entre 1992 et 1995, 101 oiseaux adultes ont également été capturés et marqués avec des transpondeurs. Les individus marqués représentent ensuite environ 50% des adultes de la population pendant la période d'étude.

Au printemps, le système d'antennes permet d'enregistrer automatiquement et de façon très précise le jour d'arrivée de la migration de tout individu marqué sur la colonie (Becker *et al.* 2008a). Au moment de la reproduction, une inspection complète de la colonie chaque deux ou trois jours permet d'enregistrer les nouvelles nichées et les œufs nouvellement pondus. Les nids et les œufs sont marqués pour le suivi, respectivement à l'aide d'un petit piquet numéroté enfoncé dans le sol à proximité du nid et d'un chiffre précautionneusement écrit au marqueur sur l'œuf. Les poussins sont ensuite surveillés lors des inspections régulières jusqu'à leur envol (environ 26 jours après l'éclosion ; Becker & Wink 2003) ou meurent. Environ 35% des poussins éclos meurent avant l'envol, mourant surtout de faim en raison d'une disponibilité alimentaire insuffisante et d'effets climatiques directs ou indirects (Becker & Ludwigs 2004, Dänhardt & Becker 2011). Contrairement à d'autres populations, les effets de la prédation et des inondations sont très restreints dans cette colonie grâce aux protections installées. Pour chaque nid, les parents sont identifiés avec l'aide d'antennes mobiles lectrices de transpondeurs placées un ou deux jours autour du nid pendant la période d'incubation. Le pédigrée social, c'est à dire les relations d'apparentées entre les individus observés dans un même nid, est donc connu pour l'ensemble des nichées. Comme le taux de paternités hors couple est très faible (2,9%) chez cette espèce monogame (Gonzalez-Solis *et al.* 2001), le pédigrée social (parenté observée) est très proche du pédigrée génétique (parenté réelle).

1.2.3 Similitudes et intérêts de ces deux espèces comme modèles biologiques

Même si cela peut paraître surprenant au premier abord, les mammifères hibernants tels que les spermophiles du Columbia et les oiseaux migrateurs, tels que les sternes pierregarins, ont un certain nombre de points communs, particulièrement concernant leurs stratégies d'histoire de vie et leur phénologie face à un environnement contraignant.

L'hibernation comme la migration sont des stratégies adaptatives très coûteuses en énergie (Alerstam *et al.* 2003). Les animaux qui hibernent ont en effet la capacité à ne pas s'alimenter pendant une longue période (Florant & Healy 2012). Les oiseaux migrateurs quant à eux parcourent plusieurs centaines ou milliers de kilomètres en s'arrêtant ponctuellement pour reconstituer leurs réserves énergétiques. C'est pourquoi les oiseaux migrant sur de très longues distances doivent passer plus de temps sur les aires de repos (par exemple, chez les spatules blanches (*Platalea l. leucorodia*), Navedo *et al.* 2010). Les animaux sont en plus ou moins mauvaise condition physique sur le lieu de reproduction à la sortie de l'hibernation (Humphries *et al.* 2003) ou après la dernière étape de migration selon les conditions climatiques et les conditions lors des étapes précédentes (par exemple, chez l'hirondelle rustique, Balbontin *et al.* 2012). Ils ont besoin de « reprendre des forces » avant de commencer la reproduction (par exemple, chez l'écureuil terrestre du Mexique (*Spermophilus mexicanus*), Schwanz 2006).

Ces deux espèces ont ainsi des points communs dans le déterminisme de leur phénologie, faisant face à une courte période de présence sur la zone de reproduction (4-5 mois), fortement contrainte par les périodes d'hibernation ou de migration. Ce calendrier annuel serré est lié à « l'horloge biologique », c'est-à-dire les facteurs endogènes du rythme circannuel (Gwinner 1996, Kondo *et al.* 2006 ; voir la revue : Visser *et al.* 2010). Par ailleurs, il a été démontré que les oiseaux migrateurs et les mammifères hibernants présentent une forte plasticité phénotypique saisonnière de l'hippocampe, partie du cerveau impliquée notamment dans la représentation spatiale (Jacobs 1996). Des études récentes ont également montré que les périodes de migration chez les oiseaux et d'hibernation chez les mammifères ont une base génétique (voir la revue sur les oiseaux migrateurs : Pulido 2007a ; héritabilité très rarement estimée pour l'hibernation mais voir chez le spermophile du Columbia, Lane *et al.* 2011).

Au-delà des aspects physiologiques et génétiques, les facteurs abiotiques de l'environnement, tels que les facteurs climatiques, peuvent grandement influencer la période favorable pour la reproduction en imposant des contraintes souvent stochastiques. Les variations annuelles des conditions environnementales peuvent impacter les dates de sortie d'hibernation (Murie & Harris 1982), d'arrivée de la migration (par exemple, chez les passereaux, Balbontin *et al.* 2009, Tottrup *et al.* 2010) et de reproduction (par exemple, chez le Guillemot de Troil (*Uria aalge*), Reed *et al.* 2009). Elles peuvent ainsi

avoir des conséquences sur le succès reproducteur des oiseaux migrateurs ou des mammifères hibernants (Murie & Harris 1982, Neuhaus 2000).

Enfin, l'environnement biotique peut jouer un rôle important chez ces deux espèces coloniales. Par exemple, les interactions sociales au sein de l'espèce peuvent influencer la date de sortie d'hibernation (chez la marmotte à ventre jaune, Blumstein 2009). Dans le contexte de la colonialité où la compétition pour la reproduction est forte (Blumstein & Armitage 1998), les mâles ont avantage à être sur le lieu de reproduction avant les femelles (voir la revue : Morbey & Ydenberg 2001). Ainsi, les mâles spermophiles du Columbia sortent de l'hibernation avant les femelles (Murie & Harris 1982). De même, les mâles sternes pierregarins arrivent de la migration printanière sur le site de reproduction en moyenne avant les femelles (Becker *et al.* 2008a).

Toutes ces similitudes entre ces deux espèces, et en particulier leurs stratégies énergétiquement coûteuses (migration, hibernation), la nécessité de faire face à un calendrier annuel contraignant, leur sensibilité à l'environnement physique et social, en font de bons modèles biologiques pour étude de l'évolution des stratégies et comportements de reproduction.

1.3 Objectifs de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans le cadre théorique de l'écologie évolutive. Elle explore l'évolution de deux aspects du comportement de reproduction, un en lien avec l'environnement social chez le spermophile du Columbia et l'autre, avec l'environnement physique chez la sterne pierregarin. Dans le contexte actuel de changements environnementaux rapides d'origine anthropique, tels que les changements climatiques, un des enjeux majeurs pour les biologistes est de mieux connaître l'ensemble des processus évolutifs qui permettront aux espèces de s'adapter. Cette connaissance peut amener à prédire les changements évolutifs des espèces et pouvoir anticiper les conséquences démographiques des changements environnementaux dans le cadre de projets de gestion du patrimoine naturel. Cette thèse explore donc quelques uns des mécanismes proximaux et ultimes de la coopération chez le spermophile du Columbia et les mécanismes ultimes de la phénologie chez la sterne pierregarin.

La dispersion joue un rôle central dans la dynamique et l'évolution des populations, en affectant les flux géniques entre les populations. La dispersion peut permettre de diminuer la compétition intra-spécifique et particulièrement, entre apparentés, limiter le risque de consanguinité et éviter les habitats défavorables alors que la philopatrie peut promouvoir la coopération entre apparentés (Ronce 2007, Bowler & Benton 2005, Clobert *et al.* 2001). La coopération peut en effet affecter l'évolution de la philopatrie et de la dispersion et inversement. Lorsque la dispersion est très coûteuse, la philopatrie peut être favorisée par la sélection naturelle et contribuer à l'évolution de la coopération. Le spermophile du Columbia étant un rongeur social et colonial, l'environnement social, à travers la compétition ou la coopération, peut

être pressenti comme un élément important du succès reproducteur et de l'évolution du système de reproduction. Alors que certaines espèces coopératives de rongeurs de la tribu *Marmotini*, dont fait partie le spermophile du Columbia, ont déjà été bien étudiées (Armitage 1999), l'exploration de ces questions chez une espèce ne présentant pas de comportements coopératifs clairement visibles apporte une nouvelle dimension à l'étude de l'évolution de la coopération. Le chapitre 2 a pour objectif de déterminer la présence de sélection de parentèle et de philopatrie, conditions nécessaires à l'évolution de la coopération entre femelles apparentées et d'explorer certains comportements népotiques chez le spermophile du Columbia.

Dans le contexte des changements climatiques et d'une population de sternes pierregarins déclinante (Szostek & Becker 2012), l'exploration du potentiel évolutif de la phénologie de la migration et de la reproduction représente un enjeu important. Une étude antérieure a suggéré que cette population n'a pas modifié sa date d'arrivée de la migration printanière mais pond de plus en plus tard au cours de la dernière décennie (Ezard *et al.* 2007). Ces résultats ne sont pas concordants avec de nombreuses études sur les oiseaux qui montrent un avancement de la phénologie de la migration ou de la reproduction, en réponse au réchauffement récent, bien que certaines espèces ne montrent pas de tendance temporelle ou une tendance inverse (voir par exemple, Both *et al.* 2004, Lehikoinen *et al.* 2004, Pulido 2007b). Il est nécessaire d'estimer les changements évolutifs attendus, en évaluant le potentiel évolutif et la direction des pressions de sélection agissant sur ces traits. Si les changements attendus sont différents de ceux observés, il est important d'explorer quels biais ou quelles contraintes évolutives peuvent être à l'origine de ces différences. Le chapitre 3 expose donc les résultats de ces questions sur la phénologie de la migration et de la reproduction chez la sterne pierregarin, en explorant comme contraintes, la présence de canalisation sur la date d'arrivée de la migration printanière, les corrélations génétiques entre ces deux traits phénologiques et entre sexes.

ÉVOLUTION DE LA COOPÉRATION CHEZ LE SPERMOPHILE DU COLUMBIA

2

Dans ce chapitre, j'aborde l'étude de l'influence de l'environnement social, en particulier les apparentés, sur le comportement des femelles spermophiles du Columbia. Je présente ici deux études concernant l'évolution de la coopération chez une espèce sociale, mais sans comportement coopératif visible tels que l'hibernation en groupe, l'aide directe à l'élevage des jeunes ou le partage du terrier, excepté une plus faible agressivité envers les apparentées reconnues (King 1989a). Ce chapitre expose donc la mise en évidence d'une part, d'une condition nécessaire à la sélection de parentèle, à savoir la présence de bénéfices directs et indirects liés à la présence d'individus apparentés et d'autre part, d'un des mécanismes proximaux de la coopération.

Une étude préliminaire (Viblanç *et al.* 2010), à laquelle j'ai participé en tant qu'étudiante en master, a permis de montrer que les femelles spermophiles du Columbia ayant dans la colonie plus d'apparentées proches reconnues comme telles (mères-filles, sœurs de la même portée; sœurs d'une portée différente ne se reconnaissant pas) ont une plus forte valeur sélective que celles ayant moins d'apparentées (composante directe augmentée du bénéfice issu des apparentées). Ainsi la présence de femelles proches apparentées agit positivement sur la taille moyenne de la portée au sevrage. Ce constat suggérait donc l'existence d'une sélection de parentèle (voir partie 1.1.2) chez cette espèce.

La première étude présentée dans cette thèse (Article 2.1, Dobson *et al.* 2012) poursuit l'objectif de mesurer l'importance de la sélection de parentèle en estimant les parts directes et indirectes de la valeur sélective (partie 1.1.2) pour déterminer finalement la valeur sélective inclusive (Hamilton 1964a). L'objectif était d'évaluer une condition nécessaire à l'évolution de la coopération qui est la différence de valeur sélective inclusive favorisant les apparentées proches coopératives.

Le concept de «voisines aimables», c'est-à-dire moins d'agressions, une plus grande tolérance entre les femelles proches apparentées voisines, permettant une plus forte proximité spatiale a été proposée dans l'Article 2.1

en se basant sur des travaux préliminaires chez cette espèce (King 1989a;b, Viblanc *et al.* 2010). Ce mécanisme comportemental pouvant expliquer la différence de valeur sélective inclusive, il a été l'objet d'analyses dans l'Article 2.1 et de recherches approfondies dans l'Article 2.2. La seconde étude de ce chapitre (Article 2.2, Arnaud *et al.* 2012) concerne donc la proximité spatiale des apparentées, comme un des mécanismes de la coopération. Elle explore notamment les relations entre la présence d'apparentés et le lieu du terrier où sont élevés les jeunes. En considérant les terriers de naissance de femelles primipares et multipares, les courts et longs mouvements au sein de la colonie ont été analysés de manière à tester s'ils étaient liés à du népotisme, en favorisant la proximité des apparentés, voire à un héritage du territoire ou à de la compétition pour les ressources avec des individus apparentés ou non.

L'Article 2.1 a montré que la valeur sélective inclusive des femelles spermophiles ayant des apparentées proches présentes dans la colonie est plus forte que celle des femelles sans apparentées proches vivantes. La valeur sélective inclusive comprend le succès reproducteur de la femelle, où l'influence de l'environnement social est supprimée, et le bénéfice net (le bénéfice moins le coût) en termes de valeur sélective pour les apparentées recevant de l'aide, pondéré par le degré de parenté. Les principaux résultats des estimations des composantes de valeur sélective inclusive sont résumés de manière simplifiée dans la figure 2.1 (issue de la partie 1.1.2 et inspirée de West *et al.* 2007). Ainsi, la valeur sélective inclusive pour la coopération des «voisines aimables» ($1,09 \pm 0,08$ d'erreur standard) est plus forte que celle pour la non-coopération ($0,66 \pm 0,20$ d'erreur standard). Il est à noter qu'une explication alternative à ces résultats peut exister. Si certaines familles ont un meilleur succès reproducteur (pour des raisons génétiques ou grâce à un meilleur territoire), alors elles ont plus de chances de se trouver en présence de femelles apparentées dans la colonie. Afin de confirmer la présence de sélection de parentèle, il serait nécessaire de considérer chaque année l'effet de la présence ou l'absence de femelles apparentées sur le succès reproducteur de la femelle focale, idéalement en tenant compte de la répartition spatiale des apparentées.

Le fait que les apparentées proches soient des «voisines aimables» a été d'abord suggéré par les résultats de Viblanc *et al.* (2010) qui montraient que les apparentées reconnues comme telles avaient leurs terriers de naissance plus proches de 25% que ceux des femelles non reconnues (apparentées ou non). Ainsi, les apparentées proches semblent spatialement regroupées dans la colonie, comme l'avaient suggéré des études plus anciennes (Harris & Murie 1984, King 1989b). L'Article 2.1 a ensuite montré la différence spatiale entre apparentées reconnues et non-reconnues en comparant les distances entre les terriers de sœurs de même portée ou de portée différente (médianes de respectivement 19,7 m et 30,1 m). L'Article 2.2 a enfin montré que les femelles spermophiles du Columbia sont très philopatriques au sein de la colonie (85% des femelles primipares et 87% des femelles multipares). Les femelles installent leur première portée dans un terrier proche de là où elles

sont nées (moyenne de 13 m) et ainsi bénéficient de la présence de leur mère à proximité. Cette philopatrie permet une forte proximité spatiale entre femelles apparentées alors que la dispersion au sein de la colonie semble être partiellement expliquée par la compétition pour les ressources. Les mouvements courts des jeunes femelles lors de leur première reproduction ainsi que des mères et sœurs qui s'étaient déjà reproduites auparavant semblent liés à des ajustements des terriers dans l'espace permettant à la fois aux jeunes femelles de s'installer et une plus grande proximité entre les apparentées. De ce partage de l'espace résulte en effet un plus grand nombre d'apparentées spatialement à proximité.

Toutes les filles s'installent près de leur mère mais les sœurs de portée différentes restent quand même plus éloignées les unes des autres que les sœurs d'une même portée (Article 2.1) et seules les femelles apparentées reconnues apportent un bénéfice en termes de valeur sélective (Viblanc *et al.* 2010). Tout cela tend à confirmer que les comportements népotiques sont uniquement dirigés vers des apparentées reconnues comme telles (mères, filles, sœurs de même portée). Il est à noter qu'en raison de la paternité multiple dans les portées, une sœur reconnue comme telle, donc de la même portée peut être génétiquement plus éloignée de sa sœur (par exemple, un père différent) qu'une sœur non reconnue, d'une portée différente (avec le même père). De même, une demi-sœur par le père donc dans une portée différente est génétiquement aussi proche qu'une demi-sœur par la mère, alors reconnue comme apparentée. La sélection de parentèle et l'existence de groupes d'apparentées dus à un partage de l'espace et à la philopatrie offrent une base pour l'évolution de la coopération et de la socialité chez le spermophile du Columbia. Cependant, le mécanisme de reconnaissance des apparentés, basé sur la familiarisation dans le terrier de naissance (Holmes & Sherman 1982, Hare & Murie 1996, Raynaud & Dobson 2011), limite fortement le degré de parenté pour lequel les femelles montrent un comportement népotique et contraint donc l'évolution de la coopération.

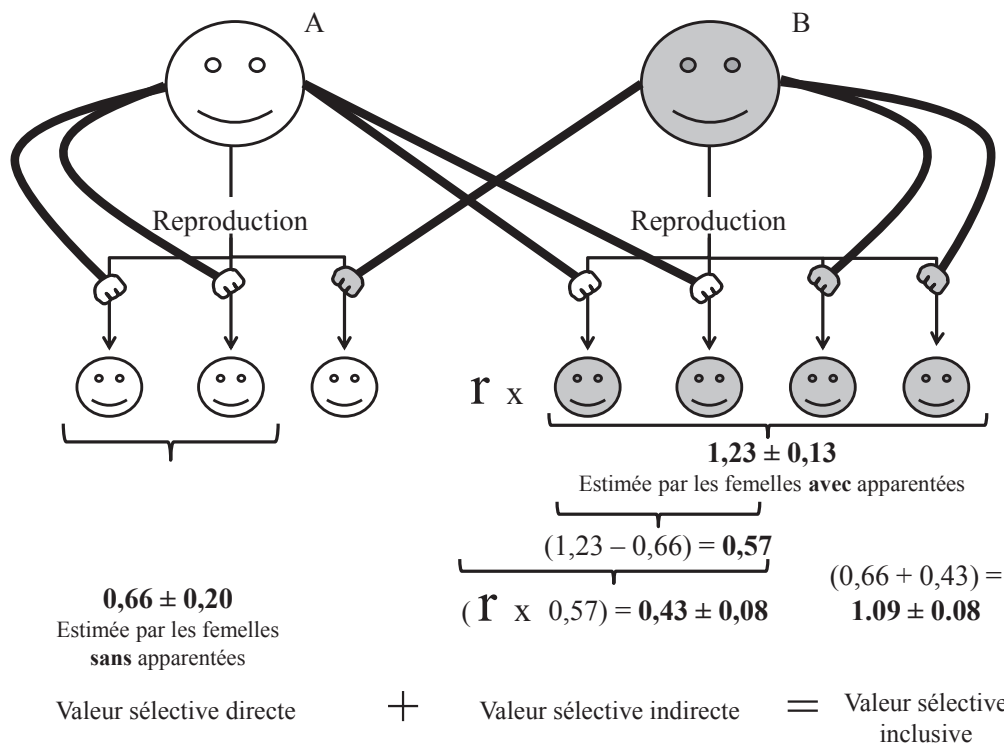


FIGURE 2.1 – Estimations (\pm erreurs standards) des composantes de valeur sélective inclusive chez les femelles spermophiles du Columbia. A représente une femelle focale, B, ses apparentées et r , le degré de parenté. Les bras avec les mains blanches représentent l'impact de la femelle A sur sa propre valeur sélective (composante directe) et sur la valeur sélective de ses apparentées (composante indirecte, une fois pondéré par r). Les bras avec les mains grises représentent l'impact des apparentées sur leurs propres valeurs sélectives et sur la valeur sélective de A (part à supprimer pour obtenir la composante directe). La composante directe a donc été estimée par le succès reproducteur des femelles n'ayant pas d'apparentées donc n'ayant pas de succès reproducteur augmenté par leur présence. La composante indirecte a été estimée en soustrayant la composante directe au succès reproducteur total des femelles ayant des apparentées proches (bénéfice net) et en pondérant par les degrés de parenté. La valeur sélective inclusive obtenue est ainsi déterminée pour les femelles ayant des apparentées.

2.1 Article : Kin selection in Columbian ground squirrels : direct and indirect fitness benefits

F. Stephen DOBSON, Vincent A. VIBLANC, Coline M. ARNAUD & Jan O. MURIE.

As published in Molecular Ecology (2012) 21, 524–531.

2.1.1 Abstract

Empirical and theoretical studies have supported kin selection by demonstrating nepotism or modelling its conditions and consequences. As an alternative, we previously found that female Columbian ground squirrels had greater direct fitness when more close kin were present. Extending those results, we used population matrix methods to calculate minimum estimates of individual fitness, estimated direct and indirect components of fitness, estimated inclusive fitness by adding the direct fitness (stripped of estimated influences of the social environment) and indirect fitness components together, and finally looked for inclusive fitness benefits of associations with close kin who seem to be ‘genial neighbours’. We examined the estimated fitness of a sample of 35 females for which complete lifetimes were known for themselves, their mothers and their littermate sisters. Six of these females had no cosurviving adult close kin, and their direct fitness was significantly lower than 29 females with such kin ($\lambda = 0.66$ vs. $\lambda = 1.23$). The net fitness benefit of the presence of close kin was thus 0.57. The estimated indirect component of fitness through benefits to the direct fitness of close kin was 0.43. Thus, estimated inclusive fitness for females with cosurviving close kin ($\lambda = 1.09$) was significantly greater than that for females without surviving close kin (viz., $\lambda = 0.66$). The presence of closely related and philopatric female kin appeared to result in considerable fitness benefits for female ground squirrels, perhaps through the behavioural mechanisms of lowered aggression and other forms of behavioural cooperation.

2.1.2 Introduction

Hamilton (1964a;b) developed the theory of kin selection to explain what appeared to be cases of altruistic helping behaviour, in which some individuals in a population forgo personal fitness components (e.g. reproduction in the case of sterile ant workers) in favour of aiding another individual’s fitness (e.g. the reproduction of the ‘queen’ colonial ant). Hamilton solved the seeming dilemma by formalizing genetic nepotism, analogous to cases in which close human relatives (kin) or friends are favoured via the gift of position with little or no regard for merit. The basic idea is that traits that promote kin might be favoured by natural selection because close relatives have a high probability of sharing genes underlying ‘kin promotion’

through descent. Hamilton provided an accounting procedure for dealing with the influence of the social environment in terms of fitness, including the ideas of indirect and inclusive fitness. Of course, the benefits and any costs of such helping behaviour are important, and these were incorporated into ‘Hamilton’s inequality’ : $r \times b > c$, where r is the coefficient of relatedness, b the benefit of helping behaviour and c the cost of helping, both b and c measured in fitness terms. When the inequality is met, natural selection should favour the evolution of helping behaviours, given the heritability of the behavioural traits. This form of natural selection is termed ‘kin selection’ (Maynard Smith 1964).

With the publication of Wilson (1975)’s tome ‘Sociobiology’ and an influential review by West Eberhard (1975), kin selection became a central focus in the growing field of behavioural ecology, a field that studies the evolution of behavioural traits and in particular social behaviours. Further modifications and improvements to kin selection theory have been made, such as defining relatedness in different ways (Hamilton 1970, Grafen 1985) and the use of matrix population models to measure fitness (Oli 2003). Modelling studies of kin selection are legion (e.g. Lehmann & Keller 2006, Grafen 2007; 2009, Lehmann *et al.* 2007, Lehmann & Rousset 2010, Mathot & Giraldeau 2010, Taylor & Grafen 2010 and references therein). Many empirical studies have demonstrated nepotistic helping behaviour in social species and used this as suggestive evidence of a behavioural basis for kin selection (e.g. reviews by Clutton-Brock 2009b, Hatchwell 2009, Silk 2009).

We recently took an alternative approach of testing for fitness differences among individuals that did and did not share time and space with close kin (Viblanc *et al.* 2010). We found that philopatric female Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*) that had more close kin available to cooperate through lowered rates of aggression (King 1989a) also had greater direct individual fitness (i.e. a difference based on their own reproduction) than females without such close relatives. Such a difference based on the presence of cooperative kin neighbours implies a net benefit of the social environment in terms of fitness and thus suggests that indirect benefits to inclusive fitness should also occur (Grafen 1982, Queller 1996). This does not demonstrate ongoing kin selection, but it indicates one of the necessary conditions for kin selection, namely fitness differences that favour cooperating close kin, perhaps through the behavioural mechanism of being ‘genial neighbours’ via lowered rates of aggression. However, the magnitude of indirect fitness advantages of cooperation compared to direct fitness in the absence of cooperation could indicate the relative strength of kin selection.

Our study (Viblanc *et al.* 2010) used matrix models to estimate the individual fitness (after McGraw & Caswell 1996, Oli & Armitage 2008 but see Brommer *et al.* 2004). We modified our estimate of individual fitness to take into account changes in population size over the lifetime of individual females. First, individual fitness estimates were obtained using a population projection matrix applied to an individual. Fitness is thus modelled as the finite growth rate of a population of individuals with the same life cycle

as the individual under study. This rate is an estimate of fitness for the individual female, over her lifetime. Second, a similar matrix model for each female was used, but using population growth rates from year to year as values of fertility. Finally, the individual fitness values were regressed on the estimate of population change during the lifetime of the females, and residuals were used as a measure of individual fitness that was adjusted for population size.

Our earlier study (Viblanç *et al.* 2010) only examined direct fitness. In other words, cooperation between close kin was favoured by a fitness difference in the mothers' own production of offspring. If kin selection contributes to the evolution of cooperation, behavioural traits should also be favoured by the indirect fitness benefit to relatives. This indirect component can be calculated from the net fitness benefit for relatives of receiving help, devalued by the coefficient of relatedness (Grafen 1982, Creel 1990, Lucas *et al.* 1996, Queller 1996, Oli 2003). The purpose of the present study was to estimate the indirect component of fitness, devalued not only by the degree of kinship, but adjusted for changes in population size as well. We estimated the net fitness benefit for kin by subtracting the direct fitness of females that did not have helpful kin nearby when they were reproducing from those that did have kin present. We tested whether direct fitness was greater for individuals that lived with kin present. When direct fitness is greater for kin that cooperate, each female will also acquire a positive indirect fitness component from her close kin neighbours. And as more kin neighbours are present, the indirect fitness component should be enhanced.

We calculated the difference in direct fitness for mothers with and without successfully reproducing close kin during their lifetimes, to estimate the net benefit of the social environment and produce a fitness estimate that was stripped of this benefit. We further estimated the degree to which the indirect component of fitness complemented the stripped direct fitness estimate. Then, we added these two components together to produce an estimate of inclusive fitness for 'genial neighbour' cooperation. Importantly, female Columbian ground squirrels act as though they only recognize individuals that they share a nest burrow with at the time of their birth (*viz.*, littermate sisters and their mother; King 1989a, Viblanç *et al.* 2010 but see King & Murie 1985). Thus, our evaluation of indirect fitness benefits of geniality to neighbours only extended to these 'close kin' and whether a focal female had an opportunity to influence their fitness (*i.e.* whether the females cosurvived and thus had a chance to provide 'genial neighbour' social benefits). Finally, we tested the 'genial neighbour' idea by examining whether littermate sisters were more tolerant of proximity of nest burrows than were nonlittermate sisters during the lactation period when females hold individual territories.

2.1.3 Methods

We studied a colony of Columbian ground squirrels on about 1.8 ha of contiguous subalpine meadow in the Sheep River Provincial Park of Alberta,

Canada (50°N, 118°W; elevation 1500 m). Our ground squirrel population was monitored from 1992 to 2008, and thus several generations of matrilineal genealogies were known from mother-offspring associations at about the time of weaning. In addition, analyses of microsatellite DNA identified paternity patterns from 2005 to 2008 (Raveh *et al.* 2010). Ground squirrels were captured in live traps (13 × 13 × 40 cm, Tomahawk Co., WI, USA) baited with peanut butter. Individuals were examined for sex and reproductive condition, weighed to the nearest 5 g using a Pesola™ spring-slide balance, and zygomatic arch breadth measured to the nearest 0.1 mm with dial calipers. Each individual received a pair of numbered metal ear tags (Monel #1 National Band & Tag Co.) and a unique black dye mark on the dorsal pelage (Clairol® human hair dye). All ground squirrels were captured in mid-April to mid-May, within 3 days of their emergence from the 9-month period of annual hibernation. Females usually mated 3–7 days after spring emergence. Later in mid-June to early July (51 days after mating), weaning litters and their associated mothers were live trapped as the young emerged for the first time from their natal burrows.

We estimated individual fitness of 70 mothers for which we had complete lifetime records of survival and reproduction, using individual transition matrices (after McGraw & Caswell 1996, Oli 2003, Oli & Armitage 2008, Viblanc *et al.* 2010). The size of these matrices depends on the mother's lifetime, and these ranged from 2 to 10 years (mean = 4.87 years, $N = 70$). Lifetime reproductive success and individual fitness are alternative estimates of the fitness of mothers (Brommer *et al.* 2004). We chose the latter to make adjustments for changes in population size (after Viblanc *et al.* 2010). Mothers that live during periods of increasing population will, on average, have higher estimated individual fitness than mothers that live during periods of decreasing populations. Fitness depends on an individual 'matrix population model' growth rate (basically, a population growth rate, λ , but calculated for an individual mother) relative to other females in the population. It was necessary to adjust the matrix estimate of fitness for changes in population size. Thus, for each of the 70 mothers, we used the proportional change in population size between years to construct a 'population' fitness matrix for years that she survived. We then regressed individual fitness on population fitness and used the residuals as an estimate of relative individual fitness. Hereafter, we drop the terms 'relative individual' from our estimate of fitness.

Our estimate of fitness was calculated for each mother as a measure of the direct component of inclusive fitness (Oli & Armitage 2008, Viblanc *et al.* 2010). To estimate the indirect component of inclusive fitness, it was necessary to estimate the coefficient of relatedness for mother-daughter and sister-sister dyads, multiply this value times the net fitness benefit to their relatives and sum the values over relatives that survived to successfully reproduce (Queller 1996, Oli 2003). We estimated the net indirect fitness benefit by subtracting the mean direct fitness of mothers that had no surviving adult close kin from the direct fitness of mothers that had surviving close kin and multiplying this value times the coefficient of relatedness between the focal

mother and the relative. In three cases, two littermate sisters shared a dam, and the indirect fitness benefit of cooperative behaviour towards the dam was divided equally between the sisters to avoid double accounting. In 10 cases, females were multiple relatives of other kinds (e.g. both a sister and a daughter), and the fitness benefits of each of these females were divided equally among their relatives. All other indirect fitness benefits were within dyads, so that fitness benefits of cooperative traits were counted only once for each individual. Mothers were related to daughters by 0.50 on average. Because of multiple paternity in Columbian ground squirrels (Murie 1995), the degree of relatedness among littermate siblings was estimated from paternity analyses (related by 0.39 on average, $n = 110$ litters; from Raveh *et al.* 2010), and we used this value as an estimate of the relatedness of littermate sisters. Alternative procedures for measuring indirect fitness benefits are given by Creel & Waser (1994), Oli (2003), and Oli & Armitage (2008).

We used Wilcoxon tests (z -approximations) to compare the direct fitness estimates for mothers with and without cosurviving close kin and inclusive fitness of cooperation vs. noncooperation (estimated from mothers that could and could not have cooperated). Estimates of direct fitness compared to 1.0, the indirect component of inclusive fitness of cooperation compared to 0.0 and inclusive fitness of cooperation compared to 1.0 were made with t -tests. Close kin (*viz.*, adult mother-daughter and sister-sister dyads) were assumed to be genial neighbours, as King (1989a) showed that they have lower aggression rates than less related dyads and nonlittermate sister dyads, and because they have closer nest burrows than less related dyads when nearest neighbours are compared (Viblanç *et al.* 2010). To further test this assumption, we compared the distance between nest burrows for littermate and nonlittermate sisters using a Wilcoxon test (z -approximation). Statistics were calculated in VASSARSTATS (<http://faculty.vassar.edu/lowry/VassarStats.html>), and one-tailed tests were applied where a priori predictions were tested.

2.1.4 Results

Our estimate of direct fitness over the lifetimes of 70 mothers approximately followed a normal distribution (Fig. 2.2). We added 1.0 to our residuals of k values for mothers regressed onto estimates of population λ during their lifetimes to produce an unbiased estimate (*i.e.* negative values are possible). Of these females, 35 had complete reproductive histories known for their mother and any littermate sisters. The direct fitness of these females ($\lambda = 1.13 \pm 0.12$ SE, $N = 35$) was somewhat >1.0 , but not significantly ($t = 1.12$, d.f. = 34, $P = 0.27$). Of the 35 females with complete lifetime records, 29 had close kin that cosurvived with them to reproductive age and six had no cosurviving close kin. Females with cosurviving close kin when both were adults had significantly greater direct fitness ($\lambda = 1.23 \pm 0.13$ SE, $N = 29$) than those that had no cosurviving close kin as adults ($\lambda = 0.66 \pm 0.20$ SE, $N = 6$), leaving a considerable and significant difference of 0.57 (Fig. 2.3; Wilcoxon test,

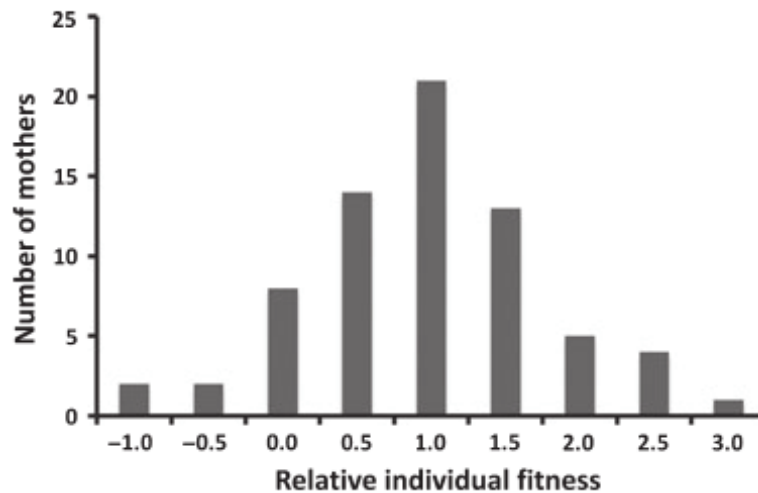


FIGURE 2.2 – The distribution of an unbiased estimate of relative individual fitness (our estimate of direct fitness) : from the individual fitness measure, a population fitness estimate and the regression of the former on the latter. See Methods and Viblanc *et al.* (2010) for details. The mean is 1.00 and the variance 0.659, for a sample of 70 mothers.

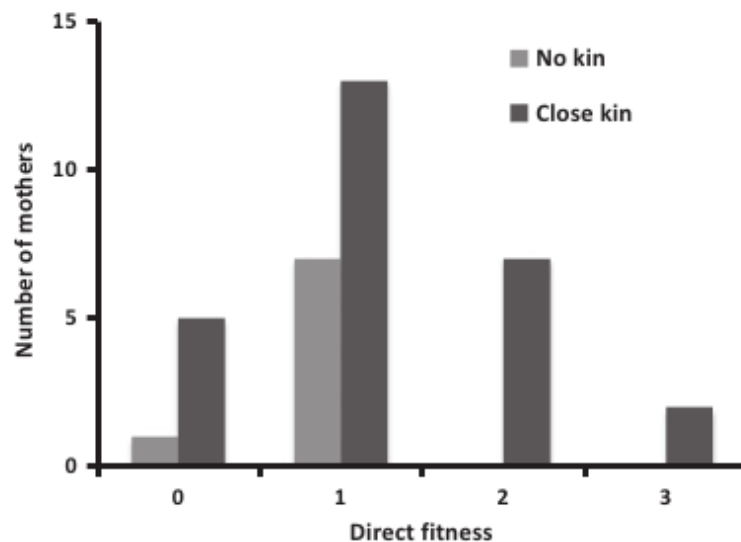


FIGURE 2.3 – The distribution of direct fitness estimates for females with and without close kin (viz., mother and littermate sisters) that cosurvived to be reproductive adults at the same time.

$z = 1.95$, $P = 0.03$). We used 0.66 as our estimate of direct fitness stripped of the net benefit of the social environment, because females without cosurviving close kin could not have benefited by having genial neighbours.

This same ‘net benefit of the social environment’ provides a starting point for our estimates of indirect fitness. To estimate the indirect fitness that a female gains by her genial behaviour towards her close kin, we used the

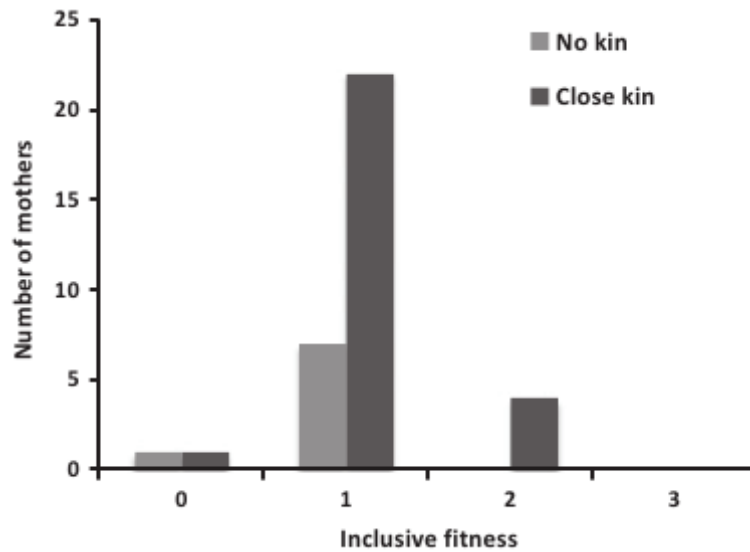


FIGURE 2.4 – The distribution of inclusive individual fitness of ‘genial neighbour’ cooperation, estimated from females with and without close kin (viz., mother-daughter and littermate sisters) that cosurvived to be reproductive adults at the same time (see Methods).

mean direct fitness of females without cosurviving close kin as an estimate of fitness in the absence of ‘genial neighbour’ helping and subtracted it from the direct fitness of close kin individuals to estimate the net fitness benefit of cooperation for them. We then multiplied this value by the coefficient of relatedness and summed over close kin. Twelve focal females had only their mothers cosurvive with them, so that both were of reproductive age; two females had only a littermate sister cosurvive; two females had only a daughter cosurvive; seven females had their mother and one or more daughters cosurvive; five females had both their mother and a littermate sister cosurvive; and one female had her mother, a sister and a daughter cosurvive. The indirect fitness component estimated from these 29 females was substantial and significantly different from zero (0.43 ± 0.08 SE, $t = 5.71$, d.f. = 28, $P < 0.0001$). The sum of direct and indirect components of fitness (the 1st ‘stripped’ of effects of the social environment, the 2nd based on these very effects) was used to estimate the inclusive fitness of the ‘genial neighbour’ trait for all 35 females in our sample, and this estimate was not significantly different from 1.0 ($\lambda = 1.02 \pm 0.07$; $t = 0.24$, d.f. = 34, $P = 0.82$). The inclusive fitness for ‘genial neighbour’ cooperation was significantly greater than for noncooperation (respectively, $\lambda = 1.09 \pm 0.08$ SE, $N = 29$; $\lambda = 0.66 \pm 0.20$ SE, $N = 6$; Fig. 2.4; Wilcoxon test, $z = 1.90$, $P = 0.03$). As the number of cosurviving close kin increased, so did the estimated inclusive fitness value (Fig. 2.5; $r = 0.425$, d.f. = 33, $P = 0.005$).

To further test the difference in ‘genial neighbour’ behaviour between known and unknown kin, we examined the distance between nest burrows for littermate sisters and nonlittermate sisters (Fig. 2.6). Both types of sisters should settle near their mothers and thus be in close proximity. Nest

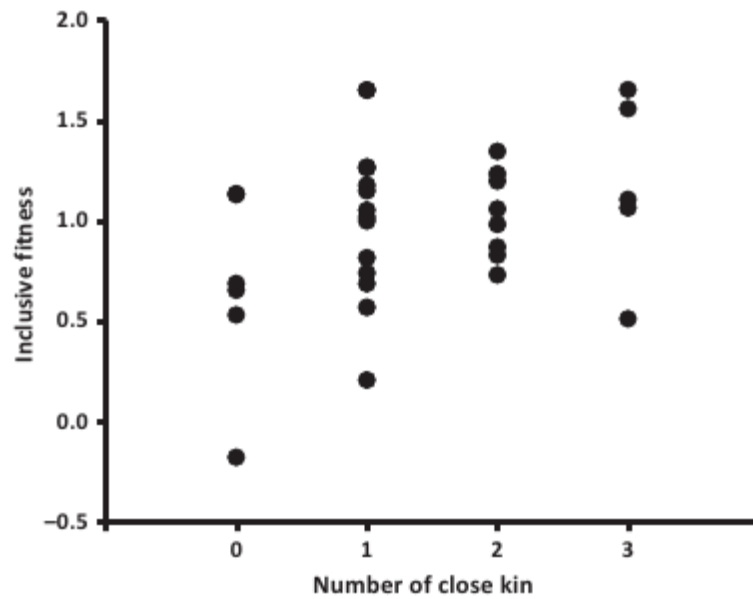


FIGURE 2.5 – Estimated inclusive fitness and number of cosurviving close kin (mother-daughter and littermate sister dyads) that were both of reproductive age (2 years old and older) or actively reproducing at the same time.

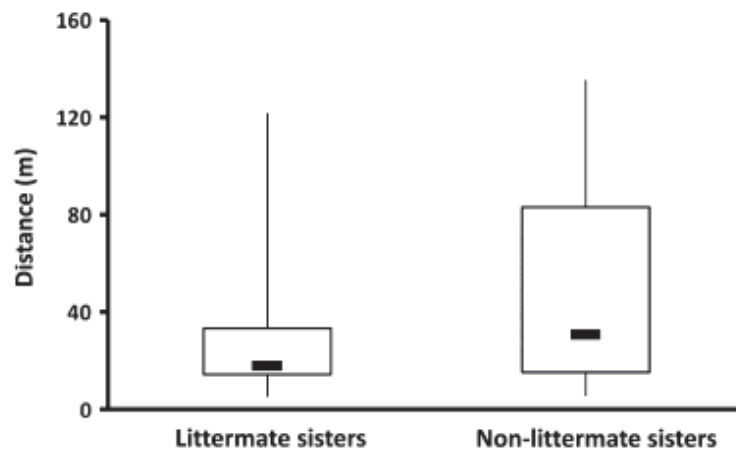


FIGURE 2.6 – The distance between nest burrows of littermate and nonlittermate sisters. Boxes show quartile distributions, and whiskers indicate the range of extreme values. The bold horizontal bars give the medians (not that the distributions are far from normality).

burrows are constructed by lactating females a few days before birth, have a single entrance and no connection with the extensive burrow systems that are used by many individuals. Mothers suckle their dependent young during lactation in these burrows. Littermate sisters maintained nest burrows that were significantly closer than the nest burrows of nonlittermate sisters (littermate sister median = 19.7 m, inter-quartile range = 14.3–33.2 m, $N = 27$;

nonlittermate sister median = 30.1 m, inter-quartile range = 15.2–83.1 m, $N = 72$; Wilcoxon $z = 1.80$, $P < 0.04$).

2.1.5 Discussion

Our purpose was to evaluate direct and indirect components of fitness among nepotistic kin female ground squirrels. We had previously found direct fitness differences between females with close natal kin that could provide ‘genial neighbour’ cooperation and those with only more distantly related females in the population (Viblanco *et al.* 2010). Thus, there appeared to be a fitness advantage for cooperation that should be complemented by an indirect component. Here, we used the direct fitness of females with complete lifetime records for themselves and their nearest relatives to evaluate the possible fitness benefits of ‘genial neighbour’ behaviours. Hamilton (1964a;b) described how personal fitness should be stripped of components due to an individual’s social environment to reveal the individual’s personal contribution to inclusive fitness (e.g. Grafen 1982, Creel 1990, Lucas *et al.* 1996, Queller 1996, Oli 2003). The amount stripped because of the social environment then reflects any net benefit of that environment. We estimated this amount by looking at the direct fitness difference between females that had cosurviving close kin that could be genial neighbours and females that did not share this advantage. These ‘stripped social effects’ were very similar in magnitude to the direct fitness of females that had no possibility of help from close relatives (viz., $\Delta\lambda = 0.57$ vs. $\lambda = 0.66$, respectively). This suggests the possibility of a strong effect of the social environment on direct fitness.

We also estimated the indirect component of inclusive fitness for cooperation with surviving adult kin by multiplying the coefficient of relatedness times the direct fitness benefit and summing appropriate terms (see Methods). This was a substantial and significant augmentation of mean cooperative trait fitness (an average of 0.43 units of λ) and suggests that any ‘geniality’ towards related neighbours significantly augments fitness. Finally, we added this augmentation to the direct fitness estimates (stripped of the net benefit of the social environment) to estimate the inclusive fitness of cooperation. Of course, females without the benefit of cosurviving ‘genial neighbour’ close kin were not augmented. The result was an average fitness for the sample of 35 females that was around 1.0, but a significant fitness advantage for cooperation. Our estimates of direct, indirect and inclusive fitness all show a strong advantage to the presence of nearby close kin. As the number of cooccurring close kin increased, so did the estimate of inclusive fitness. The idea that these neighbours might be genial is an indirect inference from behavioural and spatial evidence. We also suggest the indirect inference that matrilineal philopatry facilitates the fitness advantage of genial neighbours by keeping close kin together.

Our results are correlative rather than experimental. Thus, we cannot rule out the possibility that females in matrilineal groups cosurvive together and have greater fitness because they possess richer territories. Covariance bet-

ween the social and ecological environment, however, provides an ecological explanation for the results that we found, not an alternative to the fitness benefits of the presence of close kin. This ecological hypothesis and perhaps others might be tested in future. Another curiosity from our results was a considerable difference between the estimated influence of the social environment that needed to be stripped away from direct fitness, and the summed influences of a female's presence as an adult on her female close kin (viz., the estimated indirect component of fitness), as the former was somewhat larger than the latter. The accuracy (our sample sizes were limited) and meaning of this difference might also be the subject of future research. Finally, we estimated fitness based on offspring at weaning, but Hamilton (1964a;b) specified the production of adult offspring; future analyses should focus on this period in the life cycle as more data become available.

The ground squirrels have a comparatively weak form of social cooperation that is exhibited among close female kin, lessened aggression compared to unrelated individuals (King 1989a). Female Columbian ground squirrels that are close kin (viz., mother-daughters and littermate female siblings) cooperate by having a lower rate of fights and chases with one another than they do with other females who live adjacent to them, including nonlittermate sisters and unrelated individuals. The lower rates of aggression appeared independent of proximity of adult females, because the ranges of kin and nonkin neighbours did not differ significantly in spatial overlap (King 1989b). However, we documented greater proximity of nest burrows of close kin compared to more distantly and unrelated individuals (Viblanc *et al.* 2010, Arnaud *et al.* 2012), and greater proximity of nest burrows of littermate sisters than nonlittermate sisters (results above). In sum, current evidence suggests that close kin are genial neighbours that cooperate via greater tolerance of and perhaps proximity to one another.

This mild form of cooperation might also be associated with kin-biased alarm calling (MacWhirter 1992) as described for other ground squirrels (e.g. Armitage 1962, Sherman 1977; 1985, Carey & Moore 1986, Hanson & Coss 2001, Hare & Atkins 2001), but it does not appear to extend to advantages with respect to vigilance behaviour (Fairbanks & Dobson 2010). Furthermore, nepotistic cooperation in this species is constrained by the mechanism of recognition, because only those females that have shared a natal burrow act as though they recognize one another as close kin (King 1989a, Viblanc *et al.* 2010). This produces an interesting situation where a mother may cooperate with two daughters born in different years, but the daughters might not cooperate. This possible constraint of the recognition system (perhaps through some form of social learning; e.g. Hoogland 1995, Hare & Murie 1996) on kin-selection deserves further research. Nonetheless, there appear to be fitness benefits to the presence of close and recognized relatives that very likely have a behavioural basis.

2.1.6 Acknowledgements

We are very grateful to N. Menard, E. Petit, J.-S. Pierre and N. Perrin for asking us to present our research at their conference ‘Social Systems : Demographic and Genetic Issues’. Special thanks are due to L. Lehmann, N. Perrin and P.M. Waser for instruction on how to think about kin selection. Kananaskis Field Stations, Biogeosciences Institute, University of Calgary (especially E. Johnson, Institute Director ; J. Mappin-Buchannan, Stations Manager ; and K. Ruckstuhl, Miller Station responsible faculty) provided camp and laboratory facilities for our field research. A host of field assistants over the years made our data collection possible. We are grateful to M.K. Oli and S. Servanty for instruction and help with matrix analyses. H. Shifter assisted data entry and analyses. The research benefited from the helpful suggestions and critical thinking of A. Charmantier, T. Clutton-Brock, J.E. Lane and P.M. Waser. The manuscript was read and improved by N. Perrin, P.M. Waser and an anonymous reviewer. Field research was funded in part by a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada grant to J.O. Murie and by a National Science Foundation grant (DEB-0089473) to F.S. Dobson.

2.2 Article : Philopatry and within-colony movements in Columbian ground squirrels

Coline M. ARNAUD, F. Stephen DOBSON & Jan O. MURIE.

As published in Molecular Ecology (2012) 21, 493–504.

2.2.1 Abstract

Philopatry and dispersal result in selection of habitat locations that may differ in resources and social environment, and thus should influence fitness components like survival and reproduction. We examined short-distance movements of young and adult females from natal or previous nesting sites within a colony of Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*) in the Rocky Mountains of Alberta, Canada, over a 17-year period. Females of all ages were strongly philopatric, yet a few (10-15%) exhibited movements that took them to new home ranges. We tested 3 hypotheses to explain the pattern of female natal and breeding movements : (1) that movements of philopatric females promote proximity to close kin ; (2) that range shifts favour close kin via bequeathal of territory ; and (3) that dispersers move to lower density areas where competition for resources is lower. Tests of these 3 hypotheses revealed that : (1) philopatry and movements of young and older philopatric females led to proximity to mothers and local presence of close kin ; (2) breeding dispersal did not result in bequeathal of home range to daughters, but movements of philopatric females suggested that they shared

space with close kin, and (3) adult females moved to new ranges with lower local densities, though dispersing females also left ranges where local density was significantly lower than for philopatric females. Natal and breeding movements among years produced two opportunities for territorial females : close spatial proximity to close kin via short philopatric movements, and habitats with fewer competitors via longer dispersal movements.

2.2.2 Introduction

The resources of a female's home range should be critically important to her reproductive success, and thus to evolutionary fitness. Natural selection should favour those females who settle on habitats that contain the best quality or quantity of resources, including social resources. In many mammalian species, females are strongly philopatric (Greenwood 1980, Dobson 1982, Waser & Jones 1983, Clobert *et al.* 2001, Solomon 2003, Lawson-Handley & Perrin 2007). This pattern may result from advantages in surviving and in exploiting resources of the familiar habitat of the natal or previous breeding area (Waser & Jones 1983, Solomon 2003). It may also result from fitness advantages of settling near close relatives that might provide nepotistic aid (Dobson *et al.* 1998, Viblanc *et al.* 2010). Thus, when exceptions occur and females disperse to a new breeding site, ecological and social environmental circumstances could reflect fitness advantages relative to remaining philopatric.

Movements of home range can be classed into two types. The first are dispersal movements in which individuals leave an established home range, often the natal range occupied by the parents, and move to a completely new and different home range (Lidicker 1975). The second type of movement is typical of philopatric individuals, and produces a shift in home range that may overlap the original home range. A good example of this second type of movement is shifts in nesting habitat for birds that occupy much larger foraging ranges elsewhere (Doligez 2004). These latter movements might be termed shifts in home range of philopatric individuals. For females, movements to new home ranges might provide two types of fitness benefits, those for the female and those for her offspring.

While dispersal movements have received considerable attention (reviews by Greenwood 1980, Dobson 1982, Dobson & Jones 1985, Clobert *et al.* 2001, Lawson-Handley & Perrin 2007), the question of why females of many mammalian species usually remain philopatric, but sometimes move or 'shift' their home ranges, is relatively less explored (Waser & Jones 1983). The purpose of our study was to ask why female Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*), a social and colonial species, shift their breeding ranges. These ground squirrels have been described as having philopatric females that are less aggressive towards and tolerate closer proximity to close female kin, as opposed to more distant and non-kin females (Harris & Murie 1984, King 1989b, Rayor & Armitage 1991, Wiggett & Boag 1992, Neuhaus 2006). They are hibernating rodents with a short annual active season of 3-4

months (Dobson *et al.* 1992), during which adult females mate and raise a single litter. Females mature at 1 to 3 years old (depending on body condition), survive as adults at about 67% annually and can live for up to 10 or 11 years (Dobson & Murie 1987, Dobson & Oli 2001, Neuhaus *et al.* 2004). Thus, females of this species have several opportunities to reproduce, and close relatives such as mother-daughters and sibling females can reproduce at the same time.

We separately considered ‘natal’ movements away from the site of birth to that of first reproduction, and “breeding” movements between sites in two successive breeding episodes. Each year, female ground squirrels have an opportunity to remain in their previous range, shift their breeding site, or to completely change their breeding site. Closely related females (e.g., daughters, mothers) usually live in spatial proximity, exhibit partial overlap in home range, and form ‘kin clusters’ (Harris & Murie 1984) or ‘kin groups’ (King 1989b). Kin recognition seems to occur via familiarisation in the natal burrow (mother-daughters and littermate sisters; Holmes & Sherman 1982, Hare & Murie 1996). Kin groups are typically composed of a mother with one or two daughters that are littermate or non-littermate sisters (King 1989b, Viblanc *et al.* 2010). Kin groups are not guaranteed, however, as most females must survive at least two years to begin breeding, and mortality patterns produce about 25% of mothers without adult kin neighbours (Dobson *et al.* 2012). After the period of mating, individual females begin territorial defence of a natal burrow and surrounding area against all conspecific adults, including close relatives (Festa-Bianchet & Boag 1982, Harris & Murie 1984, Murie & Harris 1988). This territorial behaviour persists throughout the periods of gestation and lactation, and is instrumental in maintaining the possession of a burrow system that provides a safe place in which to give birth and raise young, and also allows the exploitation of nearby food and burrow resources (Festa-Bianchet & Boag 1982, Dobson 1983, Boag & Wiggett 1994). Availability of food is known to directly affect the fitness of these animals (Dobson & Kjelgaard 1985a;b, Dobson 1988; 1995, Bennett 1999, Dobson & Oli 2001, Broussard *et al.* 2005).

The main hypotheses to explain shifts in home range, including short philopatric and longer dispersal movements, invoke resource competition and kin interaction. We tested three hypotheses that involve both younger and older adult females. The first is that female movements promote proximity to close kin to take advantage of kin-associated benefits of philopatry, such as lowered aggression among kin neighbours or shared space (Waser & Jones 1983, King 1989b;a, Hoogland 1995, Dobson *et al.* 1998, Viblanc *et al.* 2010, Dobson *et al.* 2012). Settling next to kin may result in short movements, particularly where females maintain individual territories. The kin-philopatry hypothesis predicts that movements facilitate proximity to close kin and that complete shifts to new breeding ranges do not separate females from close kin. The second hypothesis is that range shifts favour philopatric kin : mothers disperse to new ranges to avoid competition for resources with daughters, and these latter females remain philopatric, crea-

ting a pattern of territory bequeathal (Harris & Murie 1984, Price & Boutin 1993). The kin-favouritism hypothesis predicts that females that completely shift their breeding ranges leave younger close kin behind on the original breeding range. The third hypothesis is that range shifts occur due to competition for resources : females move from a home range with high resource competition to a new range with lower competition for resources (Dobson 1979; 1981; 1982, Greenwood 1980). The resource-competition hypothesis predicts that females that shift their ranges move from more crowded to less crowded areas. Note that these hypotheses are not mutually exclusive, since close kin might move together, they might leave a close relative behind to breed on the original territory, and at the same time they might move to a less crowded breeding area.

2.2.3 Methods

2.2.3.1 Field site

We studied a population (colony) of ground squirrels from 1992 to 2008 in the Sheep River Wildlife Sanctuary, Alberta, Canada (110°W, 50°N, and elevation 1500 m). The colony occupied 1.8 ha of meadow surrounded by the Sheep River gorge along one side and lodge pole pine/white spruce forest on other sides. The population was monitored from the emergence of adults and yearlings from hibernation in mid April to early May, through the emergence of young of the year from nest burrows in mid June to early July. Each year, all ground squirrels were live-trapped within 3 days after they emerged from hibernation burrows in the spring, using National Live Traps (13 × 13 × 40 cm) baited with peanut butter. Each individual was tagged in both ears with a numbered metal tag (Monel #1, National Band & Tag Co.), weighed with a spring-slide balance, examined for sexual condition and parasites, and given a unique dorsal mark on the pelage using black human hair dye (Lady Clairol). Columbian ground squirrels exhibit a polygynandrous mating system (*sensu* Dobson *et al.* 2010). Copulation dates for females were estimated from diagnostic behaviours that are exhibited only on the single annual day of mating (Manno *et al.* 2007, Manno & Dobson 2008). Gestation lasts 24 days (Murie & Harris 1982) and neonates are suckled for a further 27 days of lactation. Emergence of litters could thus be anticipated at about 51 days after mating. All mothers and their litters were trapped as the young emerged for the first time from their natal nest burrow, and the young were permanently marked with ear tags. Young were weaned from the mother's milk and began to forage on grasses and forbs at about this time, and subsequently all ground squirrels fattened for the 8-9 month hibernation period (Dobson *et al.* 1992).

2.2.3.2 Spatial data

Densities of adult females were higher (averaging 11/ha, range 4-25/ha) than noted for some other populations (5/ha ; Harris & Murie 1984). The

locations of nest sites were recorded using a 10×10 m Cartesian grid of coloured flagging placed over the colony. Each nest site was the burrow opening of a natal nest (a characteristic single-entrance burrow, unconnected with main burrow systems) for a particular litter, recorded when young emerged from the natal nest at the end of lactation. If no observational data were available and no litter was trapped for a particular female, no nest site was assigned. Females were defined as dispersers if their nest location was more than 30 m from where they had been born (natal dispersal) or from the location used in the previous year (breeding dispersal). At this distance, the old and new home ranges (usual activity areas, Elliott & Flinders 1991) exhibited little or no overlap, and we considered that the home range was an area included in a circle about 30 m in diameter. The distance of changes in nest site locations was calculated as the distance between natal nest and first breeding location (natal dispersal) and between nest locations of two consecutive years (breeding dispersal).

2.2.3.3 Social environment

We considered as neighbours all reproductive females that established their nest burrow less than 30 m away from one another. For each year, we determined the number of neighbours in the home range of each focal individual. Moreover, for a given year, we determined the number of ‘potential neighbours’ for a focal female; that is, other females that would have been neighbours of the focal female if she had stayed in her previous nest site (for breeding movements) or in the nest site where she was born (for natal movements). Because we knew matrilineal relationships, it was possible to determine the local presence of matrilineal kin. Evidence suggests that females that have shared a nest burrow are learned and subsequently recognized (King 1989b;a, Hare & Murie 1996, Viblanc *et al.* 2010), and we thus divided neighbours into recognized kin (mother and daughters, littermate sisters, hereafter ‘close kin’) and others.

2.2.3.4 Data analyses

We conducted separate analyses for philopatric females (those moving their nest burrow by less than 30 m) and dispersing females (those moving their nest burrow by more than 30 m). For analyses of natal movements, we defined ‘potential neighbours’ as those in the home range where females were born (natal home range), and the mean number of ‘current neighbours’ as those in first breeding home range. We compared the mean number of neighbours that females would have had if they had not moved (*viz.*, potential neighbours) to the mean number of current (actual) neighbours for philopatric and dispersing females. Comparisons were also made for the mean number of close kin that were potential neighbours and current close-kin neighbours. Wilcoxon rank-sum tests were applied due to the non-normality of data. Pearson’s chi-squared and Fisher’s exact tests (when expected frequencies were less than 4) were performed to assess the independence of

philopatry versus dispersal (movements $<$ or $>$ 30 m) and presence of close kin and non-littermate sisters in the first breeding home range of the focal individual and presence of close kin in the home range where she was born. Similar analyses were conducted on movements between ranges used in different years (viz., subsequent nest sites) for philopatric and dispersing adult females.

We constructed linear mixed models to analyse distance of natal and breeding movements of philopatric females, to more precisely examine possible social and environmental influences on short-distance philopatric movements. The response variable was the logarithm of the distance between the nest burrow of the focal female and the one of the previous year (breeding movements) or the one where she was born (natal movements). Using the logarithm brought the distribution of distances close to normality. Independent variables were factors that might reasonably be expected to influence movements : local density (numbers of neighbours in sites females left – ‘potential neighbours’, and moved to – ‘current neighbours’), numbers of close-kin, population size (number of adult females), and female age. For models of natal movements, year was included as a random factor. For models of breeding movements, the identity of the focal female was included as a random effect because some females were present for more than one year. When year was entered as a random effect it was not significant ($P = 0.99$), so year was dropped from these models. Models for natal and breeding movements were ranked according to the Akaike’s information criterion (AIC). Akaike weights (w_i) and AIC differences (Δ_i AIC), relative to the smallest AIC value in the set of models, were calculated for all models and used for model selection (Burnham & Anderson 2002). We present only the maximum model, the optimal model (the one with the lowest AIC value) and the closest models to the optimal one.

The maximum model for analysis of natal philopatric movements included as factors the number of current neighbours and the number of current close-kin neighbours in the first breeding home range of the focal female, the number of potential neighbours, and the number of potential close-kin neighbours in the home range where she was born, her age, and the number of reproductive females in the colony for the current year. Neighbours included close kin and more distant relatives (females that were not close kin), and were recorded at the end of lactation. Variance inflation factors (VIFs) were calculated to assess the extent of any collinearity. All VIFs were below 6, suggesting the absence of collinearity problems for the model (suggested cut-off 10, Myers 1990). The maximum model for analysis of breeding movements of philopatric females had similar variables to the one for natal movements. It included as factors the number of current neighbours and the number of current close-kin neighbours in the current home range of the focal adult female, the number of potential neighbours and the number of potential close-kin neighbours in her previous home range, her age, and the number of reproductive females in the colony for the current year. VIFs were well below 10.

Breeding dispersal could be permanent or temporary. In some cases, females dispersed but returned to the original territory one year later. Other females dispersed and then either perished or stayed at the new site. We separated these types of movements because factors influencing them may be different. We did not include return movements in our analyses of dispersal movements, as there were too few to properly analyze.

All analyses were conducted using R v.2.11.1 statistical software. All tests were two-tailed, carried out using the $\alpha \leq 0.05$ threshold of significance.

2.2.4 Results

2.2.4.1 Natal movements

Between 1992 and 2008, 100 females of mean age of 2.3 years old (± 0.1 SE; range 1–5) weaned offspring for the first time. Distances between the nest burrows where females were born and their first breeding site were a mean of 19.9 m (± 2.3 SE; range 0–113.6 m). Of these 100 females, 15 (15%) were considered dispersers because they moved farther than 30 m (Fig. 2.7).

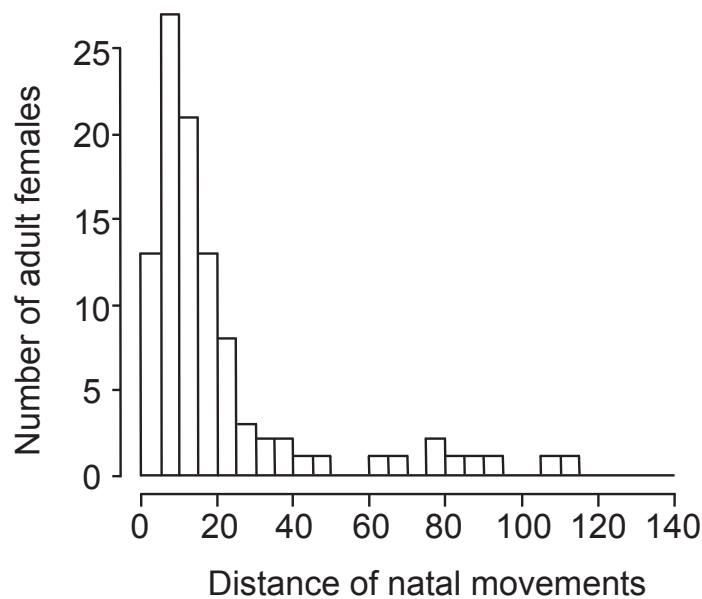


FIGURE 2.7 – The frequency of distances (in m) of natal movements for 100 adult female Columbian ground squirrels.

Numbers of current neighbours in the first breeding range of a focal female and the numbers of potential neighbours in the range where she was born were significantly less for dispersing females ($n = 15$) than philopatric ones ($n = 85$) (Fig. 2.8; respectively, $W = 1104$, $P < 0.0001$; $W = 919$,

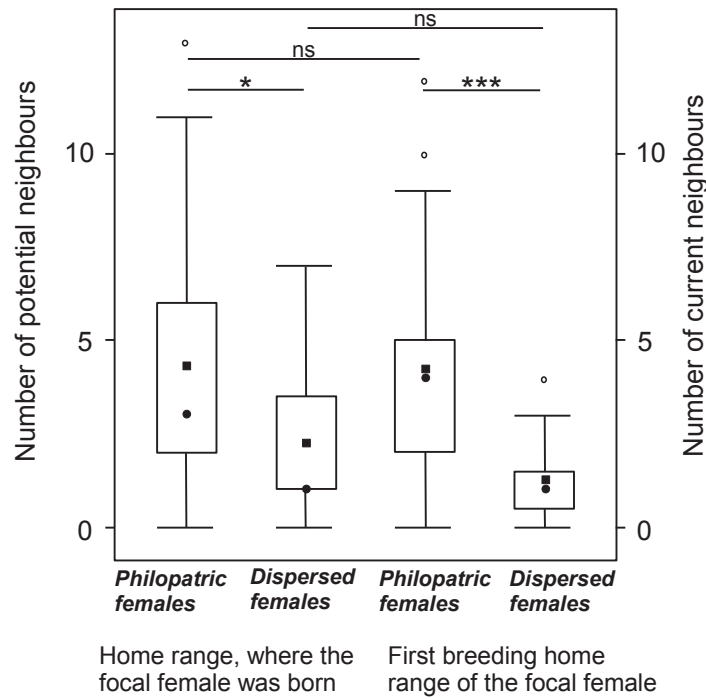


FIGURE 2.8 – Numbers of current neighbours in the first breeding home range of the focal female and numbers of potential neighbours in the home range where she was born for philopatric females ($n = 85$) and dispersing ones ($n = 15$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$.

$P < 0.01$). However, for both dispersing and philopatric females, the number of current neighbours in the first breeding range of a focal female was not significantly different from the number of potential neighbours in the home range where she was born (respectively, $W = 83$, $P = 0.21$, $n = 15$; $W = 3661$, $P = 0.88$, $n = 85$). The number of current close-kin neighbours in the first breeding range was less for dispersing females than philopatric ones (Fig. 2.9; $W = 1005$, $P < 0.0001$, $n = 100$) while that was not the case for number of potential close-kin neighbours in the home range where the focal female was born (Fig. 2.9; $W = 753$, $p = 0.18$, $n = 100$). For dispersing females, number of current close-kin neighbours in the first breeding range tended to be lower than number of potential close-kin neighbours in the home range where she was born ($W = 135$, $P = 0.08$, $n = 15$). For philopatric females, number of current close-kin neighbours in the first breeding home

range was higher than the number of potential close-kin neighbours in the natal range ($W = 4366$, $P = 0.008$, $n = 85$).

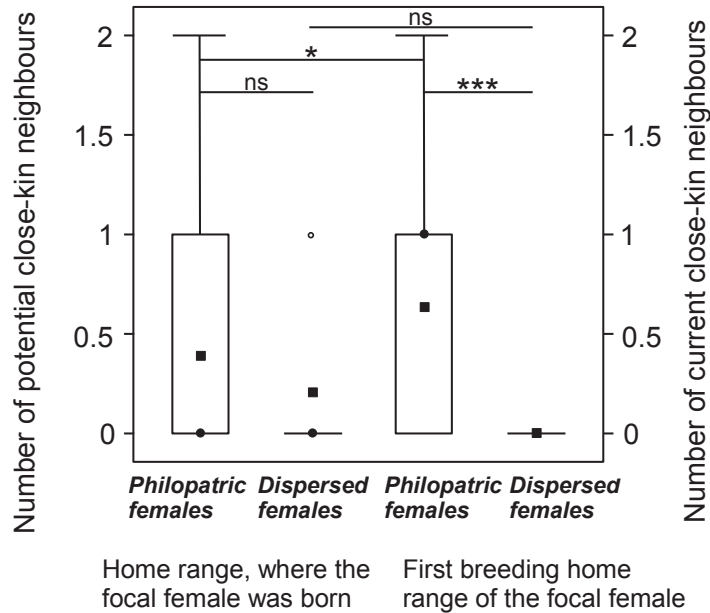


FIGURE 2.9 – Numbers of current close-kin neighbours in the first breeding home range of the focal female and numbers of potential close-kin neighbours in the home range where she was born for philopatric females ($n = 85$) and dispersing ones ($n = 15$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$.

When females dispersed, their mothers were present in the first breeding range in 0% of the cases ($n = 15$); when they were philopatric, the mothers were present in 41.2% of the cases ($n = 85$) (Pearson's chi-squared test, $P < 0.01$). When females dispersed, their mothers were present in the home range where the focal female was born in 20% of the cases ($n = 15$); when they were philopatric, the mothers were present in 35.3% of the cases ($n = 85$) (Pearson's chi-squared test, $P = 0.39$). When mothers disappeared before a daughter's first breeding period, the daughter usually settled within the mother's home range (82.1% of 67 cases).

Presence of littermate sisters in the first breeding range tended to be associated with philopatry while their presence in the home range where a focal female was born was not associated with events of dispersal or philopatry (respectively, Fisher's exact test, $P = 0.07$ and $P = 1.00$). When females dispersed ($n = 15$), littermate sisters were present neither in the

natal home range nor in the first breeding range of the focal female. When the females were philopatric ($n = 85$), littermate sisters were present in the natal home range in 5% of the cases and in the first breeding range of the focal female in 22% of the cases (Fisher's exact test, $P = 0.51$). Moreover, natal dispersal was not associated with the presence of non-littermate sisters that could be behaviourally dominant over the first-time breeding females. When females dispersed, unrecognized sisters were present in the natal home range in 13% of the cases ($n = 15$), when the females were philopatric, non-recognized sisters were present in 24% of the cases ($n = 85$) (Fisher's exact test, $P = 0.51$).

TABLE 2.1 – Mixed effects linear models of distance (log-transformed) of natal movements of philopatric females, with year as a random effect.

	Model	d.f.	AIC	Δ_i AIC	w_i
1	KiNR + Age	5	166.3	0.0	0.55
2	KiNR	4	169.0	2.7	0.14
Max	KiNR + KiFR + NeNR + NeFR + Pop + Age	9	192.7	26.4	0.00

d.f., number of parameters in model; AIC, Akaike's information criterion; Δ_i AIC, differences, relative to the smallest AIC value in the set of models; w_i , Akaike weights; KiNR, number of potential close-kin neighbours (in the natal range of the focal female); KiFR, number of current close-kin neighbours in the first breeding range of the focal female; NeNR, number of potential neighbours in the natal range; NeFR, number of current neighbours in the first breeding range; Pop, number of reproductive females in the colony for a given year; Age, age of the focal female at first reproduction.

The optimal model of natal movement distances of philopatric females included number of potential close-kin neighbours in the home range where the focal female was born and her age at first reproduction (Table 2.1). Longer movements from the natal range were associated with higher number of close-kin in the natal home range ($\beta = 0.33$, $t = 2.72$, $P = 0.008$) and with an older age ($\beta = 0.25$, $t = 2.83$, $P = 0.006$). Mean distances moved by philopatric females from the natal home range in the absence of her mother in the natal range was 11.0 m (± 0.89 SE; $n = 55$) and in the absence of littermate sisters in the natal range was 11.4 m (± 0.71 SE; $n = 81$). Mean distances moved by philopatric females from the natal range when the mother occupied the natal range was 13.0 m (± 1.10 SE; $n = 30$) and when littermate sisters were present in the natal range was 17.1 m (± 2.78 SE; $n = 4$).

2.2.4.2 Breeding movements

We obtained 173 estimates of distances between nest sites for 76 different females, with a mean number of records per female of 2.3 (± 0.1 SE; range 1–6). Distances between the nest burrows where females bred the previous and the current years were a mean of 15.2 m (± 1.8 SE; range 0–128.2 m). Within years, mean distances between nest sites of nearest-neighbouring females were relatively short, averaging 13.3 m (± 0.4 SE; range 2.2–29.7 m). Between years, 17 movements (9.8%) were greater than 30 m, for 10 females (13.2%). After deleting five movements that were return trips of females that previously dispersed, 12 dispersal movements were observed (Fig. 2.10). Previous reproductive failure did not significantly influence dispersal to a new breeding location. When females failed the previous year, 15.1% of them dispersed; and for successful females, 9.3% of them dispersed ($n = 33$ and 168, respectively; Pearson's chi-squared test, $P = 0.24$).

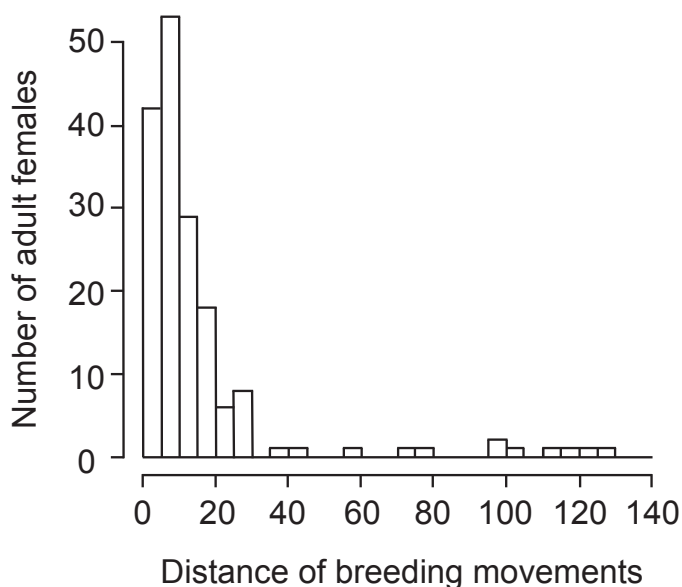


FIGURE 2.10 – The frequency of distances (in m) of breeding movements for 76 adult female Columbian ground squirrels and for 168 events.

Numbers of current neighbours in the current home range and numbers of potential neighbours in the previous home range of a focal female were significantly less for dispersing females ($n = 12$) than philopatric ones ($n = 156$) (Fig. 2.11; respectively, $W = 1487$, $P < 0.001$; $W = 1657$, $P < 0.0001$). Moreover, for dispersing females as well as for philopatric females, numbers of current neighbours in the current home range of the focal female were significantly less than potential ones in the previous home range, within

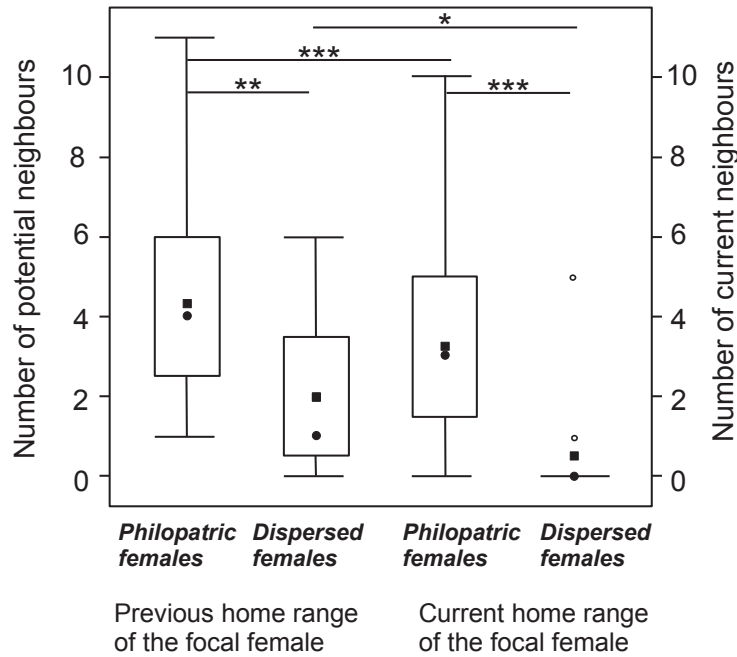


FIGURE 2.11 – Numbers of current neighbours in the current home range and number of potential neighbours in the previous home ranges of the focal individual for philopatry cases ($n = 156$) and dispersal ones ($n = 12$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$.

a given year (respectively, $W = 113$, $P < 0.01$, $n = 12$; $W = 15687$, $P < 0.0001$, $n = 156$). The number of current close-kin neighbours in the current home range was less for dispersing females than philopatric ones (Fig. 2.12; $W = 1253$, $P = 0.02$, $n = 168$) while that was not the case for the number of potential close-kin neighbours in the previous range of the focal female ($W = 1099$, $P = 0.24$, $n = 168$). For dispersing and philopatric females, numbers of current close-kin neighbours in the current home range of the focal female were not different from numbers of potential close-kin neighbours in the previous range (respectively, $W = 84$, $P = 0.30$, $n = 12$; $W = 12088$, $P = 0.91$, $n = 156$).

Breeding dispersal was not associated with the presence of daughters in the previous home range of the mother (Fisher's exact test, $P = 0.46$). When daughters were present in the previous home range 2.9% of mothers dispersed (1 of 34), and when daughters were absent from the previous home range 8.2% of mothers dispersed (11 of 134). Breeding dispersal was also not significantly associated with the presence of close kin females in the previous

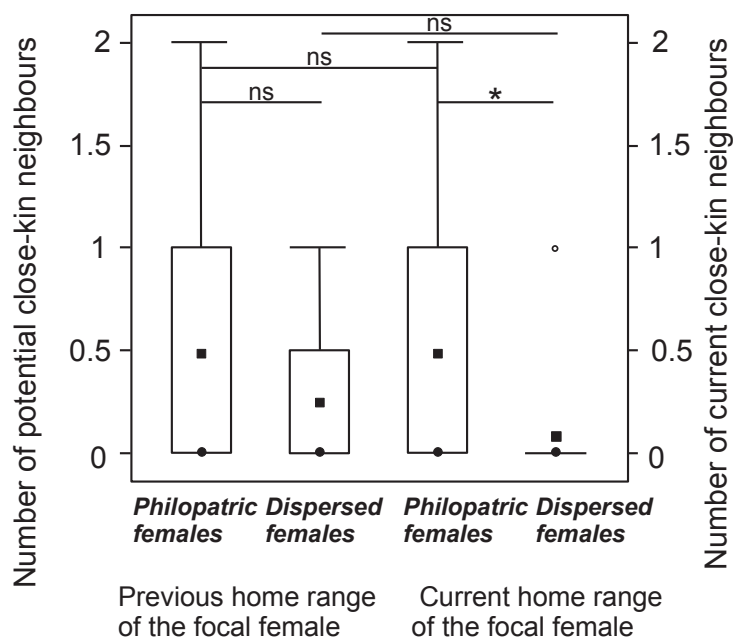


FIGURE 2.12 – Numbers of current close-kin neighbours in the current home range and numbers of potential close-kin neighbours in the previous home ranges of the focal individual for philopatry cases ($n = 156$) and dispersal ones ($n = 12$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.05$.

range of the focal individual (Pearson's chi-squared test, $P = 0.46$). When close relatives were present in the previous home range, 4.5% of females dispersed (3 of 66) and when they were absent from the previous home range, 8.8% of females dispersed (9 of 102).

The optimal model obtained after selection for philopatric breeding movements included the number of current close-kin neighbours and the number of current neighbours in the current home range of the focal female (Table 2.2). Higher number of current neighbours in the current range was associated with shorter movements of the philopatric females ($\beta = -0.11$, $t = -3.8$, $P < 0.001$; $n = 156$) and higher numbers of current close-kin neighbours with longer movements ($\beta = 0.22$, $t = 2.3$, $P = 0.02$; $n = 156$). Mean distance moved by philopatric females from the previous range in the absence of close kin in their current home range was 8.4 m (± 0.67 SE; $n = 91$) and in the absence of daughters in the previous home range was 9.0 m (± 0.62 SE; $n = 123$). Mean distance moved by philopatric females from their previous range in the presence of at least one close kin in the current range was

TABLE 2.2 – Mixed effect linear models of distance (log-transformed) of breeding movements of philopatric females with the identity of the focal female as a random effect.

	Model	d.f.	AIC	Δ_i AIC	w_i
1	KiCR + NeCR	5	365.0	0.0	0.44
2	KiPR + NeCR	5	365.9	0.9	0.28
3	KiPR + KiCR + NeCR	6	367.8	2.8	0.11
Max	KiPR + KiCR + NePR + NeCR + Pop + Age	9	381.1	16.2	0.00

d.f., number of parameters in model; AIC, Akaike’s information criterion; Δ_i AIC, differences, relative to the smallest AIC value in the set of models; w_i , Akaike weights; KiPR, number of potential close-kin neighbours in the previous range of the focal female; KiCR, number of current close-kin neighbours in the current range of the focal female; NePR, number of potential neighbours in the previous range; NeCR, number of current neighbours in the current range; Pop, number of reproductive females in the colony for a given year; Age, age of the focal female.

11.3 m (± 0.95 SE; $n = 65$) and in presence of at least one daughter in the previous range of 11.8 m (± 1.28 SE; $n = 33$).

2.2.5 Discussion

Dispersal movements to new home ranges have been extensively studied (e.g., reviews by Lidicker 1975, Greenwood 1980, Dobson 1982, Clobert *et al.* 2001, Lawson-Handley & Perrin 2007). In Columbian ground squirrels, dispersal between colonies is sex-biased, with males dispersing broadly and females typically remaining within in the same colony throughout their lives (Wiggett & Boag 1992, Neuhaus 2006). Fewer studies have examined the shorter movements that primarily philopatric individuals make from one breeding site to another site that can often overlap the first one (but see, e.g., Eurasian red squirrels, Wauters *et al.* 1995; black grouse, Marjakangas *et al.* 1997; American red squirrels, Berteaux & Boutin 2000; Tasmanian snow skink, Olsson & Shine 2003; eastern kingbird, Redmond *et al.* 2009). As for these and other species, movements of philopatric female Columbian ground squirrels occur within a local population (in our case, within a colony), and may influence access to habitat resources and breeding success (Festa-Bianchet & Boag 1982, Harris & Murie 1984, Wiggett & Boag 1992, Boag & Wiggett 1994). We conducted a preliminary evaluation of three hypotheses to explain natal and breeding movements of females within our colony. (1) females move to promote proximity to close kin to benefit from cooperative behaviours, (2) females move to bequeath territory to daughters,

and (3) females move to areas with lower competition for environmental resources.

Our results supported the hypothesis of movement to take advantage of kin-associated benefits to philopatry, as 85-90% of females had nest burrows within 30 m of their natal or previous nest burrow and closely related females (e.g., daughters, mothers) lived close together (Harris & Murie 1984, King 1989b, Viblanc *et al.* 2010). Female ground squirrels mainly settled near their mothers for their first breeding, as shown by the greater number of current close kin neighbours in the first breeding home range for philopatric females than dispersing females, and the significant association between philopatry and presence of mother in the first breeding range of the daughter. Young philopatric females moved their ranges so that significantly more close kin were present than had they not shifted from the natal home range. If the mother or littermate sisters remained in the natal home range, philopatric adult daughters moved significantly farther from their natal range, but still remained near their mother. If a mother did not survive, a daughter usually replaced her on the natal home range. For breeding females, philopatry occurred when there were higher numbers of current neighbours and higher numbers of current close-kin neighbours in their current home range compared to the females that dispersed, though it appeared that older females shifted their ranges farther in the presence of close kin. Nonetheless, breeding range shifts of philopatric females resulted in relatively high local densities of close kin. The net result was for close kin to breed close together, made possible by philopatry and shifts in breeding range of philopatric females.

Indeed, in Columbian ground squirrels, mothers generally tolerate the presence of their daughters (Harris & Murie 1984, King 1989b, Rayor & Armitage 1991, Wiggett & Boag 1992, Neuhaus 2006). Presence of kin seems to provide benefits, specifically fitness benefits (Viblanc *et al.* 2010, Dobson *et al.* 2012). Closely related females have fewer agonistic interactions with each other than less closely related or unrelated females (King 1989a, Rayor & Armitage 1991, Wiggett & Boag 1992, Hare 1994) (for *U. parryii* : McLean 1982; for *U. beldingi* : Sherman 1981). Thus, the presence of close relatives might reduce the costs of territoriality. Living near close relatives may also decrease predation risk, since individuals with kin present may be more likely to engage in alarm-calling than those without kin present (for *U. beldingi* : Sherman 1977; for *Xerospermophilus tereticaudus* : Dunford 1977). By spending less time alert, females with close relatives as neighbours may be able to spend more time feeding (King 1989b). However, presence of recognized kin seems to have little or no effect on vigilance in Columbian ground squirrels (Fairbanks & Dobson 2010). Infanticide has been reported in Columbian ground squirrels (Dobson 1990), by males (Steiner 1972, also for *U. undulatus*), but mainly by lactating females (Balfour 1983, Hare 1991), and such events generally occur soon after the emergence of young (Waterman 1984, Stevens 1998). Living near close relatives could reduce risk of infanticide (Neuhaus *et al.* 2004). Victims of infanticide usually are not closely related to the infanticidal female, since females are less likely to kill

their own daughters' offspring and vice versa (Stevens 1998). Contrary to some suggestions (King *et al.* 1991, Hare & Murie 1996), the presence of kin females nearby appears to positively affect reproductive success (Neuhaus *et al.* 2004, Viblanc *et al.* 2010, Dobson *et al.* 2012).

Our second hypothesis, that range shifts favour philopatric younger kin, was not supported. When close kin (mainly the mother) were present in the original home range, philopatric daughters moved farther from it for their first breeding range. Breeding dispersal of adults was not correlated with presence of known-related females (daughters, sisters, or mothers) in the previous home range of the focal female. Harris & Murie (1984) suggested that adult females were more likely to move when yearling daughters were present. The following year, the daughters inherited the nest site of their mothers (*viz.*, territory bequeathal). Wiggett & Boag (1992) also suggested that, in the case of high density, mothers could remain in the same home range and tolerate daughters, sharing space, or mothers could insinuate themselves into the interstices among existing females' home ranges, leaving their original home range with benefit to their daughters. We found some evidence for spatial accommodation of close kin, as older philopatric females shifted their ranges farther when close kin were present. In our study, breeding shifts in range of philopatric females appeared to reduce local density, though not the number of close-kin neighbours, and higher local density was associated with shorter breeding movements of philopatric females. This 'hunkering down' of the adult females could support the idea suggested by Wiggett & Boag (1992).

Our results provided some support for the hypothesis that range shifts resulted in reduced resource competition, but evidence was nuanced. Breeding dispersal of females was to empty areas with significantly reduced numbers of neighbours in their new home range. However these greater movements were not completely explained by resource competition because dispersing females also left areas with relatively low local density; the number of potential neighbours in the previous home range of dispersing females was significantly less than for philopatric females. Competition is a function of local density and resource availability, however, which can vary over space and time. Even though local density was lower for dispersers compared to philopatric females, competition could have been higher in the original range of dispersing females if the original habitat was of poor quality. In fact, some studies suggest that food competition could play a role in breeding dispersal (Harris & Murie 1984, Wiggett & Boag 1992; *Otospermophilus beecheyi* : Dobson 1979; 1981), and burrow availability might also be limiting (Boag & Murie 1981, Festa-Bianchet & Boag 1982). Philopatric adult females made short breeding shifts in range that resulted in reductions in local density, as evidenced by fewer current neighbours in the current home range of focal females than potential neighbours in their previous home range, and by a significant negative association between distance of breeding movements and numbers of neighbours in their current home range in the results from model selection.

Several studies reported that high local population density increases the natal movements of female ground squirrels (*U. columbianus* : Neuhaus 2006 ; *U. beldingi* : Nunes *et al.* 1997 ; *U. parryii* : Byrom 1999). In the same way, natal dispersal between colonies in female Columbian ground squirrels may be caused by agonistic behaviour of adult females, which increased when resources were limiting (Festa-Bianchet & King 1984, Wiggett & Boag 1992). Nonetheless, natal movements within our colony were not associated with significant reductions in local density in either the comparisons of philopatric and dispersing females or the model selection results from philopatric females. These results may have occurred because dispersing females originated in home ranges of relatively low local density.

There might be additional advantages to dispersal that we were not able to test. By moving to a new and empty range, perhaps with lower competition, females might be more likely to found a new matriline, and thus receive both direct and indirect fitness benefits (Armitage 1991). If so, the most likely females to do this should be females without kin neighbours, since they would not be leaving behind the strong fitness advantage of breeding near known kin (Viblanco *et al.* 2010, Dobson *et al.* 2012). Our results are consistent with this alternative, but even longer-term studies are necessary to observe whether a tactic of matriline foundation is ever successful and if fitness advantages can be demonstrated. We also could not test another possible advantage to dispersal for females: the avoidance of inbreeding. Because males are the predominant dispersers in Columbian ground squirrels (Wiggett & Boag 1992, Neuhaus 2006), virtually all females have access to unrelated males for mating and females mate with multiple males (Raveh *et al.* 2010; 2011). In addition, males range widely during the mating season (Manno *et al.* 2007, Manno & Dobson 2008), and females that dispersed within our colony had access to most or all colony males, regardless of the location of the female's nest burrow.

The movement tactics of first-time breeding females might be explained by presence of behaviourally dominant non-littermate sisters (from previous years) that would not recognize the younger sisters as kin. However, our study found that natal movements were not associated with the presence of non-littermate sisters in the home range where the focal female was born. Moreover, higher natal movements of older philopatric females suggested a sharing of space around the mother with non-littermate offspring. However, dispersal might yet be a strategy to avoid stress and aggression, especially in absence of close kin (*viz.*, mothers). Even though all females are territorial during the gestation and lactating period, there is variation in aggressiveness. Older or more aggressive females could victimize younger or less aggressive females and might exclude them from their natal home range or the range where they had previously bred. Coping with stress and aggression seems likely ; given our primary result that movements favour shifts to share space with close kin. Research on the role of aggression on the movement patterns that we documented could test these behavioural hypotheses.

2.2.6 Acknowledgments

We are very grateful to N. Ménard, E. Petit, J.-S. Pierre, and N. Perrin for asking us to present our research at their conference ‘Social Systems : Demographic and Genetic Issues’. In the wilds of Alberta, Kananaskis Field Stations, Biogeosciences Institute, University of Calgary (especially E. Johnson, Institute Director ; J. Mappin-Buchannan, Stations Manager ; and K. Ruckstuhl, Miller Station responsible faculty), provided camp and laboratory facilities. A host of field assistants over the years made our data collection possible. The manuscript was read and improved by N. Perrin and four anonymous reviewers. Field research was funded by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada grant to J.O. Murie and by a National Science Foundation grant (DEB-0089473) to F.S. Dobson. For analyses and manuscript preparation, we thank the AXA research fund for its financial support of the PhD of C.M. Arnaud.

ÉVOLUTION DE LA PHÉNOLOGIE FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES CHEZ LA STERNE PIERREGARIN

3

Après l'environnement social dans le chapitre précédent, celui-ci aborde le thème de l'environnement physique et plus spécifiquement les réponses des populations aux changements climatiques. Les enjeux de ces travaux ont été détaillés dans la partie 1.3. Ce chapitre est composé de deux études portant sur le potentiel évolutif de deux traits phénologiques, la phénologie de la migration printanière et la phénologie de la reproduction, dans une population de sternes pierregarins. Les résultats de la seconde étude de ce chapitre (Article 3.2, en préparation) ont confirmé ceux d'Ezard *et al.* (2007). Au cours des 15 années d'études (1996-2010), la date d'arrivée de la migration printanière n'a pas présenté de tendance temporelle alors que la date de ponte est de plus en plus tardive. Les travaux exposés dans ce chapitre explorent donc les éléments nécessaires à la microévolution ; une variabilité et une base génétique déterminant la variance dans ces traits d'une part et une sélection naturelle directionnelle d'autre part. Cela dans le but d'observer si les changements évolutifs attendus sont en accord avec les changements observés. Ainsi ce chapitre explore également certaines contraintes évolutives pouvant agir sur ces traits et limiter leur évolution.

La première étude (Article 3.1, en resoumission) et la seconde étude (Article 3.2, en préparation) de ce chapitre explorent le potentiel évolutif respectivement, de la date d'arrivée de la migration printanière et de la date de ponte. Grâce à une approche de génétique quantitative basée sur des « modèles animaux » (voir la partie 1.1.3), ces travaux ont montré que ces deux traits présentent une base génétique significative. La date de ponte a une héritabilité estimée à 36% ($\pm 5\%$ d'erreur standard). Pour les analyses de la date d'arrivée de la migration, trois stades de reproduction ont été définis : les jeunes individus qui ne se sont jamais reproduits mais prospectent sur la colonie lors de la saison de reproduction, ceux qui se reproduisent pour la première fois, et enfin ceux qui se sont déjà reproduits au moins une fois. La date d'arrivée de la migration printanière est également héritable mais l'héritabilité diminue avec l'avancement du stade reproducteur.

En effet, l'estimation de l'héritabilité basée sur un modèle animal multivarié pour les prospecteurs de deux ans et les reproducteurs inexpérimentés est autour de 20% (respectivement, $23 \pm 8\%$ d'erreur standard et $23 \pm 10\%$ d'erreur standard) et autour de 10% pour les reproducteurs expérimentés ($12 \pm 6\%$ d'erreur standard). Ces différences d'héritabilité s'expliquent par une diminution de la variance génétique additive avec le stade de reproduction.

La première étude de ce chapitre a donc mis en évidence une diminution des variances phénotypique et génétique additive de la date d'arrivée de la migration printanière avec l'avancement du stade de reproduction. Elle a permis de tester deux hypothèses expliquant ces résultats. La première hypothèse, la «disparition sélective» permet d'expliquer cette diminution par une mortalité des jeunes oiseaux en fonction de leur date d'arrivée de la migration donc par la présence de pressions de sélection agissant sur ce trait via la survie (par exemple, Nussey *et al.* 2008). La seconde hypothèse suggère que la date d'arrivée de la migration printanière est un trait plus fortement canalisé à l'âge adulte qu'au stade précoce (voir la partie 1.1.1.1). L'hypothèse de la disparition sélective ayant été rejetée en raison de l'absence de pressions de sélection via la survie, la canalisation ontogénique semble donc expliquer ce patron des variances et peut constituer une importante contrainte pour l'évolution de la phénologie de la migration. En effet si la sélection naturelle agit via la fécondité alors que ce sont les individus qui ne se reproduisent pas ou mal qui présentent la plus forte variance génétique additive (*i.e.* les prospecteurs), les changements évolutifs seront limités.

La sélection naturelle n'agit pas sur la date d'arrivée de la migration mais sur la date de ponte via la fécondité favorisant les pontes les plus précoces. En effet, les pressions de sélection, qui peuvent être détectées sur la phénologie de la migration dans des analyses univariées et disparaissent dans les analyses multivariées, sont dues à la forte corrélation génétique entre ces deux traits. De plus, la covariance génétique entre la date de ponte et la fécondité indique que la sélection naturelle agit sur ce trait au niveau génétique et non pas seulement sur la part environnementale du trait (voir Encadré 3, voir partie 1.1.1.1). Ainsi, la date de ponte présente un certain potentiel évolutif prédisant l'évolution vers une précocité accrue et la date d'arrivée de la migration printanière peut également évoluer dans ce sens grâce à la forte corrélation génétique entre ces deux traits et malgré l'absence de sélection agissant spécifiquement sur ce trait. Cependant, les prédictions basées sur la forme multivariée de l'équation du sélectionneur (Encadré 3, voir partie 1.1.1.1) annoncent une réponse à la sélection pour la date de ponte et la date d'arrivée de la migration printanière respectivement de -0,014 et -0,002 jour par génération, soit -0,2 et -0,03 jour par 100 ans (temps de génération estimé dans cette population entre 1994 et 2010 : 7,2 ; travaux en cours). On s'attend donc à un changement extrêmement faible de ces deux traits.

Cependant, il n'en reste pas moins que les changements phénotypiques observés sont opposés aux changements évolutifs attendus. Outre la canalisation, les travaux présentés dans ce chapitre ont également exploré certaines

contraintes pouvant limiter ou ralentir les changements évolutifs de ces traits phénologiques et expliquer les différences entre les changements attendus et observés pour la phénologie de la migration et de la reproduction. Les corrélations génétiques entre traits peuvent être à l'origine de contraintes évolutives (partie 1.1.1.1). Dans le cas de la date de ponte et de la date d'arrivée de la migration, les pressions de sélection n'étant pas opposées et la corrélation génétique étant très forte mais positive, elle ne limite pas les changements évolutifs mais devrait plutôt les favoriser. Notons que l'absence de sélection naturelle agissant spécifiquement sur la phénologie de la migration ne permet pas une accélération des changements évolutifs sur ces traits.

Pour finir, la dernière contrainte potentielle testée dans la seconde étude de ce chapitre est la présence de corrélation génétique négative entre les deux sexes pour la date de ponte, qui associée à des pressions de sélection positives pour les deux sexes, pourrait contraindre l'évolution de la phénologie (Moore *et al.* 1997, Wolf *et al.* 1998). La sterne pierregarin présentant une phase de nourrissage nuptial (Nisbet 1973, Gonzalez-Solis *et al.* 2001), on peut s'attendre à un effet indirect du mâle sur la date de ponte (partie 1.1.2). En effet, même si la date de ponte est un caractère qui a typiquement été considéré comme femelle-spécifique dans les études d'écologie évolutive chez les oiseaux, des études récentes montrent que les mâles peuvent présenter une variance individuelle marquée dans la date de ponte de leur partenaire (Brommer & Rattiste 2008, Téplitsky *et al.* 2010). Ainsi, si l'habileté du mâle à pêcher est héritable, ces effets indirects pourront être génétiques. L'habileté du mâle pour la pêche peut également être liée à des effets d'environnement permanent, par exemple si elle a été acquise au cours du temps via l'expérience. Cependant, aucun effet génétique indirect des mâles sur la date de ponte n'a été trouvé et les effets de l'environnement permanent du mâle semblent surtout liés à la nécessité pour le mâle d'arriver de la migration au bon moment par rapport à sa partenaire.

Ainsi la différence entre les changements attendus et observés n'est pas expliquée par les contraintes potentielles testées dans ce chapitre. D'autres explications ont été mises en avant pour expliquer les différences entre changements attendus et observés, comme c'est le cas dans cette étude (voir la revue de (Merila *et al.* 2001b) :

- un biais d'estimation de l'héritabilité, par exemple en présence d'importants effets maternels non pris en compte.
- des fluctuations temporelles de la sélection
- un effet environnemental qui masque l'effet génotypique, c'est-à-dire la présence de plasticité phénotypique.

Des analyses exploratoires, basées sur des fenêtres glissantes avec sélection par AIC, ont mis en évidence des relations significatives entre des facteurs climatiques et les dates d'arrivée de la migration et de reproduction des reproducteurs expérimentés chez la sterne pierregarin (travaux en cours). La date d'arrivée de la migration dépend de l'oscillation atlantique multidécennale et elle est plus tardive lorsque la température de la surface de la mer en avril en Hollande est plus élevée (respectivement, $b = 15,97 \pm 4,84$

d'erreur standard ; $t = 3,30$; $p = 0,006$ et $b = 2,23 \pm 0,54$ d'erreur standard ; $t = 4,11$; $p = 0,001$). La date de ponte est plus tardive et l'intervalle entre l'arrivée de la migration et la ponte, plus long lorsque la température de la surface de la mer au Sénégal en décembre donc l'hiver précédant la migration printanière est plus élevée (respectivement, $b = 8,44 \pm 1,91$ d'erreur standard ; $t = 4,42$; $p < 0,001$ et $b = 7,21 \pm 1,13$ d'erreur standard ; $t = 6,40$; $p < 0,0001$). Ainsi, la réponse de la population à un réchauffement des mers pourrait expliquer les changements observés de la phénologie de cette espèce. D'autres analyses préliminaires suggèrent que la phénologie de la migration et de la reproduction de la sterne pierregarin dépend de l'abondance de sprats et de harengs dans la mer du Nord et qu'il pourrait y avoir de la variation individuelle dans la réponse plastique (travaux en cours).

Les résultats de cette thèse laissent donc ouverte la question de la présence de plasticité phénotypique maladaptative. En effet, si les sternes ont retardé leur date de ponte grâce à la plasticité phénotypique en réponse à un facteur environnemental sachant que la sélection naturelle favorise les dates de ponte précoces, cette plasticité est maladaptative.

3.1 Article : Canalization of a life-history trait : narrowing of genetic and phenotypic variation in spring arrival of common terns

Coline M. ARNAUD, Peter H. BECKER, F. Stephen DOBSON and
Anne CHARMANTIER.

As submitted in Behavioral Animal.

3.1.1 Abstract

Evolutionary potential is dependent on the additive genetic variance displayed by important adaptive behavioral and life history traits, such as phenology. However, the genetic variance of such traits may vary over the lifespan. Using a long-term study (1994–2008) of arrival date from spring migration in the long-lived common tern (*Sterna hirundo*), we examined changes in variances of this key phenological trait across reproductive stages (before, during, and after the first breeding event). Based on 5315 records from 1232 individuals, arrival date at the breeding grounds exhibited declines in phenotypic variance and additive genetic variance across life stages. Canalization of this lifecycle trait and selective disappearances with age are hypotheses to explain these declines. Canalization was revealed by significant reductions in phenotypic and additive genetic variation at progressive reproductive stages. Viability analyses suggested rejection of the selective disappearance hypothesis. Heritability of arrival date also declined with reproductive stage (from 0.23 to 0.11). Surprisingly, arrival date was under fecundity selection for

experienced breeders, suggesting a current influence on canalization via fecundity selection. These results highlight how fine-tuned quantitative genetic investigations can reveal canalization in life-history traits, reflecting past and present selective forces, and refining predictive evolutionary potential.

3.1.2 Introduction

Because phenological traits often have high impacts on fitness (e.g. reviewed by Pulido 2007b, Lane *et al.* 2012), it is particularly important to explore processes that constrain their evolution or promote responses to environmental changes. Timing of migration and arrival dates at the breeding grounds represent a determinant of breeding success and a key trait for migrating birds, as they need to match reproduction and favorable conditions in seasonal breeding environments (e.g. Bety *et al.* 2004, Both *et al.* 2005). However, evolutionary potential of such behaviorally and ecologically important traits depends on the amount of additive genetic variance. In addition, additive genetic variance of phenological traits can vary across the lifespan. For instance, additive genetic variance of timing of breeding in mute swans *Cygnus olor* changed with age (Charmantier *et al.* 2006a) and heritability of size increased over the first five years of life in bighorn sheep *Ovis Canadensis* (Wilson *et al.* 2005).

However, the large majority of studies on behavioral and life history traits have neglected changes in additive genetic variance across life stages, although there is strong evidence from morphological traits of ontogenetic changes in both heritability and variance (Wilson & Réale 2006). In the case of spring migration timing, studies show that young inexperienced birds typically arrive from migration later than experienced breeders (e.g., Potti 1998, Stewart *et al.* 2002, Dittmann & Becker 2003, Becker *et al.* 2008a). Gains in experience with age produce changes in migration characteristics, such as duration of stopover (e.g. in the reed warbler *Acrocephalus scirpaceus*, Rguibi-Idrissi *et al.* 2003) and reproductive performance (reviewed by Forslund & Part 1995, Rebke *et al.* 2010). Thus, a process of canalization, that is a narrowing of variation with age, might be likely for the timing of spring migration. Studies of avian phenology and migration have generally not focused on canalization (but see Pulido & Widmer 2006).

Canalization was historically used to explain morphogenesis during development, and was defined by Waddington (1942) (definitions reviewed by Debat & David 2001) as ‘developmental reactions, adjusted so as to bring about one definite end-result regardless of minor variations in conditions during the course of reaction’. The existence of a canalized trait can be observed as a reduction in trait variance during ontogeny, ‘buffering the adult phenotype against any types of effects (genetic or environmental) experienced earlier in life’ (Wilson & Réale 2006). For traits such as body size and weight, canalization during ontogeny is well known and called ‘compensatory’ or ‘targeted’ growth (Cheverud *et al.* 1983, Atchley 1984; 1987, Wilson & Réale 2006, Dmitriew *et al.* 2010). Compensatory growth is a convergence of

variable growth trajectories into a reduced set of adult phenotypes, leading to a decrease of phenotypic and additive genetic variances over ontogeny (Wilson & Réale 2006). Processes underlying canalization, such as strong stabilizing selection (Wagner *et al.* 1997, Debat & David 2001, Meiklejohn & Hartl 2002), are likely to have occurred for life-history traits, including the timing of events. Thus, the process of canalization might explain changes in variance of behavioral and life-history traits across life stages.

An alternative hypothesis to canalization for explaining reductions in phenotypic and genetic variances over different life-history stages is termed ‘selective disappearance’ (van de Pol & Verhulst 2006). Selective disappearance or selective mortality occurs when stabilizing or directional viability selection acting on the focal trait depletes both phenotypic and genetic variances over life stages (Nussey *et al.* 2006; 2008). In the case of migration timing, a strong directional or stabilizing mortality on this phenological trait would produce lower survival of young birds arriving too early or too late at the colony, resulting in decreasing phenotypic and additive genetic variances of arrival date with older age. In order to clearly dissociate whether changes in variances are due to canalization (perhaps reflecting past viability selection) or to selective disappearance (reflecting current viability selection), we need to test whether there is mortality selection acting on arrival date from migration, and whether a pattern of canalization is revealed when the influence of current selective mortality is removed. In this way, influences of both current selection for reducing variation in migration arrival and historical canalization of the trait should be revealed.

In this study, we used a long-term data set on common terns (*Sterna hirundo*) in Germany to address the question of evolutionary potential across life stages and plasticity of migration timing. The objectives of our study were fourfold. First, we examined if the strong ontogenetic advance in timing of spring arrival with age during the life of common terns (Ezard *et al.* 2007, Becker *et al.* 2008a) is linked to changes in phenotypic and additive genetic variation in arrival date. A reduction in phenotypic variation in arrival date with increasing age is suggested by previous studies on common terns (Ezard *et al.* 2007), but changes in genetic variation have not been specifically examined. Second, we tested the alternative hypotheses to explain a narrowing variance in arrival date over the lifecycle, namely canalization and selective disappearance. Under the former, we predicted a persistent narrowing variation when controlling for selective disappearance; under the latter we predicted stabilizing or directional viability selection (Nussey *et al.* 2006; 2008). The viability selection analysis was coupled with a fecundity selection analysis in order to assess the relationship between arrival date and fitness in this species. Third, when additive genetic and phenotypic variation in a trait changes during the lifecycle, it is unclear how estimates of heritability will change, since they are a function of the two measures of variance. If additive genetic variance decreases more rapidly than phenotypic variance, heritability will decrease. Fourth, while canalization results in a decrease in phenotypic variation, phenotypic plasticity should increase phe-

notypic variation (Debat & David 2001). Thus, we also evaluated evidence of phenotypic plasticity in arrival date, since adaptive phenotypic plasticity promotes responses to environmental changes.

Common terns are long-lived seabirds, with a maximum reported age of 33 years, and exhibit strong birth site, breeding site, and mate fidelity (Nisbet & Cam 2002, Becker & Ludwigs 2004). The colony in Wilhelmshaven, Germany, has been monitored for more than 20 years, and passive transponders have provided high quality longitudinal measures of the birds' exact arrival dates from their spring migration, as well as pedigree and demographic information. Due to the existence of long-term and individual-based data with an extensive social pedigree, common terns provide an excellent biological model to assess changes across reproductive stages of phenotypic and additive genetic variances and evolutionary potential of arrival timing from spring migration.

3.1.3 Methods

3.1.3.1 Study site, data and pedigree

From 1984 to 2010, a colony of about 90-530 pairs of common terns was monitored at Wilhelmshaven, on the German North Sea coast. Common terns migrate south in September to winter along sub-equatorial African coasts, and return to their breeding grounds in April (Becker & Ludwigs 2004). In Wilhelmshaven, six rectangular artificial islands of equal size (about 10.7×4.6 m), in a line and separated by 0.9 m, are used by the colony for breeding. These islands are protected against flooding and predators (mainly rats) by low concrete walls. Since 1992, every fledgling has been marked with a passive subcutaneous transponder (Becker & Wendeln 1997). Additionally, from 1992 to 1995, 101 adults were captured and marked. Resting platforms on the walls of the islands are fitted with antennae that record the presence of marked subadults, non-breeding adults and breeders. This system allows an exact record of the first day of presence in the colony of each bird during each breeding season (termed 'arrival date'). Arrival date is recorded as a Julian date, i.e. the number of days since the first of January of the focal year.

Each year, monitoring started when the first terns were sighted (on about 10 April). For the reliability of the automatic detection system, see Becker *et al.* (2008b); the probability of resighting is close to one (Szostek & Becker 2012). The first egg is laid early in May. We included data collected between 1994 and 2008. Before 1994 the number of transponder antennae was too low to provide precise estimates of arrival date.

As reproductive stage was previously reported to strongly influence arrival date (Ludwigs & Becker 2002, Becker *et al.* 2008a), we defined three developmental stages with respect to reproduction : prospectors, first-time breeders, and experienced breeders. Prospectors are young individuals (at least 2 years old) that have never reproduced and visit the colony without breeding. We examined only two-year-old prospectors (about 55% of pros-

pecting birds), because this is the age at which the majority of the prospectors (93%) arrive for the first time at the natal colony and older prospectors mainly included individuals that failed to reproduce. The average age of first-time breeders was 3.5 years (± 0.8 Standard Error). All birds with at least one clutch in a previous year were considered experienced breeders. The maximum age in our data set was 22 years and mean age was 7.3 years (± 2.9 SE).

Our pedigree was based on surveys of the total colony every 2-3 days, when newly initiated clutches and newly laid eggs were located and marked. To identify parents of each nest, a portable antenna was placed around the nest for 1-2 days during the incubation period. Chicks were ringed on the day of hatching and checked every 2-3 days until death or fledging at about 26 days old (Becker & Wink 2003). At about 14 days of age, all chicks were marked with transponders (see above). The data set included 5315 records of arrival dates for 1232 individuals. The social pedigree consisted of 4023 individuals, of which 1336 form the original previously unmarked population, with 825 fathers and 800 mothers. Common terns exhibit a very low level of extra-pair copulations and fertilizations (respectively, 1.3% and 2.9%, see Gonzalez-Solis *et al.* 2001), hence the social pedigree was a good approximation of the genetic pedigree. The maximum depth of the pedigrees was four generations. Numbers of links of paternities and maternities were both equal to 2377, since both parents of birds born in the colony were systematically identified.

3.1.3.2 Estimating repeatability of arrival date

As advised in a recent review on repeatability estimation (Nakagawa & Schielzeth 2010), we calculated repeatability estimates (i.e. the intra-individual correlation coefficient) for all data combined, and for repeated observations on experienced breeders, using linear mixed models. Compared to a classic one-way analysis of variance (Lessells & Boag 1987, Falconer & Mackay 1996), a linear mixed model allows the calculation of an ‘adjusted repeatability’ that controls for confounding fixed effects (Nakagawa & Schielzeth 2010). Adjusted repeatabilities were calculated by correcting for the same fixed effects as later used in the quantitative genetic analysis, that is reproductive stage in the complete data set, and sex, age, age² (Ludwigs & Becker 2002, Becker *et al.* 2008a) and breeding success in the previous year (a binary factor, ‘success’ if the individual had at least one fledgling the previous breeding season, otherwise ‘failure’) for experienced breeders. The latter were analyzed using mixed models with year of breeding, year of birth and individual identity as random effects.

3.1.3.3 Selection analyses

We used three fitness components for our selection analyses : annual sum of fledglings SF1, survival of the focal individual to the next year Sv and annual fitness Ft. The annual sum of fledglings corresponds to the sum of

fledglings from the first clutch, and any second clutch and/or replacement clutch during the focal year. Annual sum of fledglings was augmented by one to avoid zero values. Following Qvarnström *et al.* (2006), annual fitness was calculated as :

$$F_t = S_v + \frac{SF1}{2}$$

We used survival of the focal individual to the next year as an individual fitness component for the viability selection analyses. For each reproductive stage and sex, we obtained relative annual sum of fledglings, relative survival, and relative annual fitness, respectively by dividing each individual's measure of annual sum of fledgling, survival and annual fitness by the mean sum of fledglings per breeding attempt, the proportion of surviving individuals and the mean annual fitness in the given year (see e.g. McAdam & Boutin 2003, Garant *et al.* 2007). Arrival date was standardized (zero mean, unit variance) within each year. We estimated directional selection differentials using linear models for each sex and for each reproductive stage separately, and estimated quadratic selection differentials from models that included both a linear and a quadratic term to explore stabilizing/disruptive selection (Lande & Arnold 1983).

Statistical significance of the selection differentials were estimated using the raw data with generalized linear models with Poisson error structure for fecundity and annual fitness with binomial error structure for viability selection for two-year-old prospectors and first-time breeders. For experienced breeders we used generalized linear mixed models with the identity of the individual as random effect. In order to test the differences between fecundity selection differentials in first-time breeders and experienced breeders for each sex, we tested the interaction between arrival date and reproductive stage, using data annually standardized with the two stages and generalized linear mixed models with Poisson error structure and the identity of the individual as random effect.

3.1.3.4 Quantitative genetic analyses

In order to partition the phenotypic variance in arrival date (σ_p^2) and estimate variance components and heritability, we ran restricted maximum likelihood (REML) mixed models (known as 'animal models', Kruuk 2004) on the phenotypic and pedigree data. Using non-standardized arrival date, we ran an animal model based on the complete data set with sex, age, age² and the reproductive stage as fixed effects. Then, we performed a separate animal model for each reproductive stage. Fixed effects in these single-stage models included sex in all models, age and age² for first-time and experienced breeders (prospectors were all 2 years old), and breeding success in the previous year (SUCCESS) for experienced breeders.

In these animal models, the total phenotypic variance (σ_p^2) of arrival date was partitioned into variances attributed to differences in years of breeding y_i (σ_y^2), years of birth (σ_{yob}^2), individual permanent environment pe_i (σ_{pe}^2), early development environment (brood of birth; σ_{bob}^2), maternal and pater-

nal effects (σ_m^2 and σ_f^2), additive genetic effects a_i (σ_a^2) and residual variance (σ_r^2). The permanent environment variance is based on repeated measures of experienced breeders across multiple years and includes common effects of the individual on multiple arrival dates beyond the genetic effects. An individual is perfectly related to itself, but can also occupy a similar environment from one year to another, or the trait studied can be influenced repeatedly by early life conditions. Shared genetic and environment components can bias the estimation of heritability if the permanent environment variance is not considered in the analysis (Kruuk & Hadfield 2007). To test if these variances were significantly different from zero, we used a reduced model where the focal random effect was dropped. We compared the deviance from the reduced and complete models with a likelihood ratio test (LRT, Wilson *et al.* 2010). The variances attributed to differences between years of birth (σ_{yob}^2), early development environment (σ_{bob}^2) and maternal and paternal effects (σ_m^2 and σ_f^2) were significant for none of the models and were therefore dropped from the results presented. Thus the arrival date (AD) of any experienced breeder i was given as :

$$\text{AD}_i = [\text{SEX} + \text{AGE} + \text{AGE}^2 + \text{SUCCESS}]_i + a_i + \text{pe}_i + y_i + e_i$$

where e_i is a residual error term (having mean zero and variance σ_r^2). In the mixed models using repeated data and accounting for individual differences, a significant year effect can be interpreted as indicative of phenotypic plasticity (Nakagawa & Schielzeth 2010).

Following these univariate analyses, we performed a multivariate quantitative genetic analysis in which the arrival dates at different reproductive stages were treated as three different traits. Sex was included as a fixed effect and year as a random effect. A permanent environment variance was fitted only for the arrival date of experienced breeders, for which we had repeated individual records. This analysis provided additive genetic variances for the trait in each reproductive stage as in the univariate analyses, but also phenotypic and additive genetic correlations for pair-wise comparisons of arrival date for each combination of reproductive stages. In order to test whether additive genetic variances differed between reproductive stages, we compared this multivariate model with additive genetic variances unconstrained to models where σ_a^2 was constrained to be equal between two life-stages using likelihood ratio tests (LRT). In addition, Fligner-Killeen tests were applied to test whether phenotypic variances differed between reproductive stages. Finally, we performed a similar multivariate animal model but based on data containing only individuals that were in all of the three reproductive stages at least once. Comparison of models with genetic variance constrained versus unconstrained using LRT and Fligner-Killeen tests as above allowed tests of whether changes in variances persisted within the group of longest lived individuals that were observed throughout their lifetime.

All animal models were implemented in the program ASReml 3.0 (Gilmour *et al.* 2009). This software also provides standard errors associated with variance components or functions of the variances such as heritability and genetic correlations.

3.1.4 Results

On average, experienced breeders arrived from spring migration on 28 April, first-time breeders 17 days later, and two-year-old prospectors more than a month after that and about two months after experienced breeders (Table 3.1).

TABLE 3.1 – Variance components and heritability estimates from a multivariate analysis of arrival date (number of days since the first of January) across reproductive stages : two-year-old prospectors (2yPr), first-time breeders (FtBr) and experienced breeders (ExBr). Sex was included as a fixed effect. Parentheses give the standard errors of variances and heritabilities.

Data set	N	n	mean	σ_p^2	σ_r^2	σ_y^2	σ_{pe}^2	σ_a^2	h^2
2yPr	918	918	178.5	284.00 (18.87)	188.25 (21.89)	30.38 (14.68)	X	65.39 (22.24)	0.23 (0.08)
FtBr	604	604	135.2	158.20 (16.94)	96.63 (12.85)	34.04 (15.26)	X	27.51 (12.62)	0.17 (0.08)
ExBr	2767	648	117.9	102.50 (4.30)	57.66 (1.77)	6.04 (2.52)	28.99 (5.38)	9.83 (5.09)	0.10 (0.05)

Abbreviations : N, total number of records; n, number of individuals; σ_p^2 , phenotypic variance; σ_r^2 , residual variance; σ_y^2 , annual variance (explained by differences between years); σ_{pe}^2 , permanent environment variance; σ_a^2 , additive genetic variance; h^2 , narrow-sense heritability; X, could not be estimated.

Arrival date on breeding grounds for common terns was repeatable, both using the overall repeatability adjusted for reproductive stage (among all individuals; 0.20 ± 0.02 SE; one-tailed t-test; $p < 0.0001$; $n = 1232$; mean number of observations per individual = 4.31), or estimated among experienced breeders and adjusting for age and sex (0.35 ± 0.02 SE; one-tailed t-test; $p < 0.0001$; $n = 648$; mean number of observations per individual = 4.35).

When combining all phenotypic and pedigree data in an animal model, permanent environment variance and additive genetic variance were significant but the heritability estimate remained very low due to a large residual variance (Appendix 3.1.7.1). When splitting the data into three reproductive stages, the phenotypic variance was greatest for two-year-old prospectors and least for experienced breeders (all comparisons with $p \leq 0.001$). Variance in arrival date due to annual fluctuations and permanent environment variance were significant respectively for all reproductive stages and for experienced breeders. Additive genetic variance was significant for two-year-old prospectors ($\chi^2 = 11.22$; $p < 0.001$), for first-time breeders ($\chi^2 = 6.66$; $p = 0.01$), and for experienced breeders ($\chi^2 = 4.02$; $p = 0.045$). This translated into heritabilities of 0.23 for prospectors and first-time breeders, and 0.12 for experienced breeders. Variance components estimated by the multivariate and the univariate analyses were similar (Table 3.1; Appendix 3.1.7.1). The

univariate models, multivariate model, and multivariate model restricted to individuals that didn't disappear before the experienced breeder stage confirmed the decreases of phenotypic and additive genetic variances across reproductive stages (Appendix 3.1.7.2). Indeed when comparing multivariate models where additive genetic variance was constrained to be equal between life stages, or unconstrained, we found significant differences in σ_a^2 between prospectors and experienced breeders ($\chi^2 = 7.84$; $p < 0.01$) but not between prospectors and first time breeders ($\chi^2 = 2.70$; $p = 0.10$) nor between first-time breeders and experienced breeders ($\chi^2 = 2.12$; $p = 0.15$). In the multivariate model, including all the individuals, Fligner-Killeen tests confirmed a significant decrease in phenotypic variance with reproductive stage (all comparisons, $p \leq 0.0001$). Heritability consistently decreased over reproductive stages in the univariate models and the multivariate model including all the individuals (Table 3.1; Appendix 3.1.7.1). In the restricted multivariate model, Fligner-Killeen tests showed significant differences in phenotypic variance between reproductive stages (all comparisons, $p \leq 0.0001$). LRTs showed significant differences in σ_a^2 between first-time breeders and experienced breeders ($\chi^2 = 6.64$; $p < 0.01$) but not between prospectors and first time breeders ($\chi^2 = 0.3$; $p = 0.58$) and differences that only approached significance between prospectors and experienced breeders ($\chi^2 = 3.24$; $p < 0.07$).

TABLE 3.2 – Phenotypic and additive genetic covariance/variance/correlation matrices from the multivariate analysis for the three reproductive stages : two-year-old prospectors (2yPr; sample size = 918), first-time breeders (FtBr; sample size = 604) and experienced breeders (ExBr; sample size = 2767 records on 648 individuals). Elements below the diagonal are pairwise covariances; on the diagonal are variances; above the diagonal are pairwise correlations (*in italics*).

	2yPr	FtBr	ExBr
Phenotypic covariances/variances/correlations			
2yPr	284.00 ± 18.87	<i>0.32 ± 0.06 ***</i>	<i>0.14 ± 0.04 **</i>
FtBr	66.97 ± 13.90	158.20 ± 16.94	<i>0.81 ± 0.13 ***</i>
ExBr	24.35 ± 7.02	42.98 ± 6.37	102.50 ± 4.30
Additive genetic covariances/variances/correlations			
2yPr	65.39 ± 22.24	<i>0.59 ± 0.24 *</i>	<i>0.20 ± 0.28</i>
FtBr	25.06 ± 2.05	27.51 ± 12.62	<i>0.48 ± 0.29</i>
ExBr	5.05 ± 0.68	7.81 ± 1.31	9.83 ± 5.09

Significance of the correlations : * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$.

A multivariate animal model using arrival date of all three reproductive stages as dependent variables showed strongly significant phenotypic correlations in arrival date between all three stages, ranging from 0.14 to 0.81,

and a significant additive genetic correlation in arrival date of 0.59 between the two-year-old prospectors and the first-time breeders (Table 3.2). In the same model, variance in arrival date due to annual fluctuations accounted for 5.9-21.5% of the phenotypic variances, and permanent environment accounted for 28.2% of the phenotypic variance in arrival date of experienced breeders (Figure 3.1).

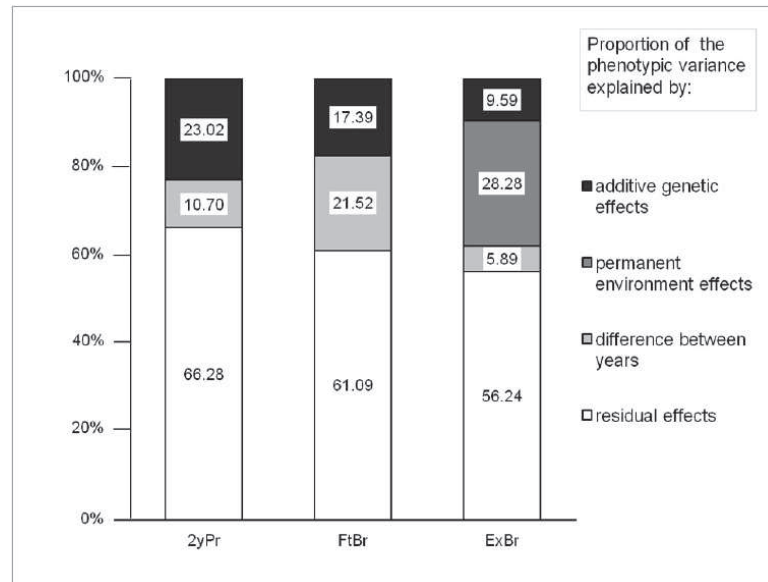


FIGURE 3.1 – Proportions of the phenotypic variance associated with the different variance components for arrival date in common terns. Variance components were estimated by a trivariate analysis on arrival date of three reproductive stages : two-year-old prospectors (2yPr), first-time breeders (FtBr) and experienced breeders (ExBr).

A lack of directional or stabilizing selection on survival of any reproductive stage was revealed by a complete absence of viability selection (viz., selective disappearance) on the distribution of arrival dates (Table 3.3). For both male and female experienced breeders, however, timing of arrival was significantly related to individual fitness, due to significant negative directional fecundity selection for experienced breeders. Selection differentials with annual fitness did not significantly differ between first-time and experienced breeders for both sexes (males, $z = -0.67$, $p = 0.50$; females, $z = -0.94$, $p = 0.35$). Selection differentials with annual sum of fledglings did not significantly differ between first-time and experienced breeders for males ($z = -1.04$, $p = 0.30$) but tended to differ for females ($z = -1.81$, $p = 0.07$).

3.1.5 Discussion

The long-term monitoring of arrival dates in common terns allowed us to document a decrease in phenotypic and additive genetic variations during the birds' life cycle, thus supporting the hypothesis of canalization of this

TABLE 3.3 – Directional selection differentials (s) and quadratic terms (c^2) (\pm standard errors) on arrival date in common terns. The results are presented for the three reproductive stages, two-year old prospectors (2yPr), first-time breeders (FtBr) and experienced breeders (ExBr), and for all fitness components, survival (Sv), annual sum of fledglings (SF1) and annual fitness (Ft). n is the sample size for each sex and reproductive stage.

Stage	Sex		Sv	SF1	Ft
2yPr	Male	n	497	X	X
		s_{AD}	-0.01 ± 0.01		
		c^2_{AD}	-0.01 ± 0.01		
	Female	n	422	X	X
		s_{AD}	0.00 ± 0.01		
		c^2_{AD}	-0.01 ± 0.01		
FtBr	Male	n	331	354	331
		s_{AD}	-0.01 ± 0.01	-0.05 ± 0.02	-0.04 ± 0.02
		c^2_{AD}	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.02
	Female	n	271	300	271
		s_{AD}	0.00 ± 0.01	0.01 ± 0.02	-0.01 ± 0.02
		c^2_{AD}	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.01	-0.01 ± 0.02
ExBr	Male	n	1216	1453	1216
		s_{AD}	0.00 ± 0.01	-0.10 ± 0.01 ***	-0.07 ± 0.01 *
		c^2_{AD}	0.00 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01
	Female	n	1309	1531	1309
		s_{AD}	-0.01 ± 0.01	-0.08 ± 0.01 ***	-0.06 ± 0.01 **
		c^2_{AD}	0.00 ± 0.01	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.01

Significance : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$.

behavioral and life history trait. The narrowing of variation in arrival date appeared to be due to canalization instead of selective disappearances, as evidenced by the lack of current directional or quadratic natural selection on viability as individuals proceed through their breeding careers. Indeed, decreases of variances were still observed in the analysis even when the influence of selective mortality was removed by considering only individuals that survived all three reproductive stages, and no significant viability selection was evident on arrival date from spring migration.

Surprisingly, significant fecundity selection was evident (favoring earlier arrival dates) that could contribute to ongoing narrowing of phenotypic and genetic variation over reproductive stages. In addition to the influence of viability selection on canalization, the influence of fecundity selection is also possible. Evaluations of canalization in behavioral or life-history traits remain very scarce. Yet a similar decrease in phenotypic variance was previously described for tern reproductive performance (Rebke *et al.* 2010), and also may be due primarily to ontogenetic canalization. The evolution of canalization is a genetic process, however, and it is therefore necessary

to demonstrate declines in additive genetic variation as well as phenotypic variation to demonstrate that canalization has occurred.

Migratory experience and learning during early reproductive stages could lead to canalization of spring arrival date in experienced breeders. Prospectors and first-time breeders may be extremely plastic in arrival date (Becker *et al.* 2008a), as suggested by greater year effects on phenotypic variances compared to experienced breeders. After the initial periods of increasing experience, birds might use acquired knowledge about migration routes and resources, and thereafter mainly repeat themselves. This idea is supported by the highly significant permanent environment effect of experienced adults. Such a pattern would also facilitate the synchronization between partners and thus promote pair fidelity (see coefficient of assortative mating, Appendix 3.1.7.3, and Gonzalez-Solis *et al.* 1999). A part of the learning process might be promoted by parents at the early age, through the long period of parental care (Schauroth & Becker 2008, Watson *et al.* 2012).

Early arrival from migration is usually considered advantageous for breeders (e.g. Kokko 1999, Bety *et al.* 2004, Neto & Gosler 2005). In our study population, although previous analyses showed weak fecundity selection overall on arrival date (Ezard *et al.* 2007), our analyses showed that early breeders have higher numbers of fledglings, but mainly if they are experienced birds (Table 3.3). Conversely, young and inexperienced birds, which produce few or no offspring, were not under significant fecundity selection (though adult males and females were), yet had greater genetic variance and heritability in their migration arrival dates. Overall, the display of additive genetic variance restricted to the life stages where selection forces are weak suggests limited evolutionary potential for this character, and little possibility of rapid evolutionary change.

However, positive genetic correlations between traits that are not subject to opposing selection pressures can promote and accelerate evolutionary change (Blows & Hoffmann 2005). There was a highly significant phenotypic correlation (0.81 ± 0.13) between first-time breeders and experienced breeders but the additive genetic correlation was not significant (0.48 ± 0.29). On the other hand, the phenotypic correlation between two-year old prospectors and first-time breeders was quite low (0.32 ± 0.06) and the genetic correlation was significant and fairly strong (0.59 ± 0.24) (Table 3.2). Genetic correlations between stages were far less than unity, as suggested by the overall heritability being less than the separate stage-specific heritabilities (Roff & Fairbairn 2011). Thus, even though genetic correlations were positive, there is a limit to how rapid evolutionary changes of spring migratory timing may be in a context of environmental changes. Ultimately, an investigation of correlated characters such as body condition is probably necessary to complement our understanding of evolutionary potential in timing of migration (e.g. Blows 2007).

We provide here the first estimates for the heritability of spring migration arrival dates using an ‘animal model’ approach, which efficiently uses the full power of a large pedigree (Kruuk 2004, Wilson *et al.* 2010). As expected,

the heritability estimates from animal models (0.06 to 0.23, see Appendix 3.1.7.1) were lower than repeatability estimates (Dohm 2002), yet heritability estimates from parent-offspring regressions (0.27 to 0.40, see Appendix 3.1.7.3) were higher. Since these later estimates were in the same range as the mean estimate in previously published studies in long-distance migrants (0.39 ± 0.27) (review, Pulido 2007a), our results support the suspicion that previous measures of heritability of timing of migration may have been overestimated. Although animal model estimates of heritabilities were generally significant (Tables 3.1, 3.1.7.1, 3.1.7.2), they also declined over the lifecycle. This occurred because as the phenotypic variance decreased, additive genetic variance also declined and a bit more rapidly.

Individuals also displayed moderate but significant variation in their migration timing between reproductive events, suggesting moderate plasticity. Permanent environment effects on variation in arrival dates were substantial and significant in the global and experienced breeders' models. They reflect the repeatability of returns to the breeding area by experienced adults. In our case, such effects are likely to be environmental, such as the need for establishing the territory in due time and for the sexes of faithful pairs to arrive in synchrony (Gonzalez-Solis *et al.* 1999), as well as previous experience with resources along the migration route. Additionally, $1 - R$ (repeatability) gives an idea of the amount of possible plasticity and its individual variation (Nakagawa & Schielzeth 2010). Arrival date from spring migration had a low but significant repeatability (0.20 to 0.35), which confirms previous results in common terns (Ezard *et al.* 2007, Becker *et al.* 2008a) and other species (e.g. Møller 2001, Bety *et al.* 2004, Pulido *et al.* 2001). In our study, even though repeatability was significant, it still leaves considerable scope for plasticity, since more than two-thirds of the variance in arrival date was attributed to within-individual variation due to intrinsic or extrinsic changes. When decomposing the phenotypic variance using animal models, the annual variance was significant and also suggested significant individual phenotypic plasticity. However, annual variance also declined with reproductive stage, from about 22% of the phenotypic variation in first-time breeders to less than 6% in experienced breeders. Nonetheless, individual adjustments occurred in spite of a lack of directional changes in mean arrival date between 1994 and 2006 in this population (Ezard *et al.* 2007). An important follow-up to our study would be to identify the environmental cues with annual fluctuations on which birds base their timing decisions : photoperiod, temperature, rain, winds and food availability are likely candidates (review, Gordo 2007; see e.g., Arizaga *et al.* 2011, Conklin & Battley 2011, Robson & Barriocanal 2011); and whether these cues are perceived on wintering grounds, during migration, in stopovers or at the breeding grounds.

Arrival from spring migration was related to reproductive success in our study population and appeared to be a canalized trait. This is in line with theoretical expectations that fitness-related traits should show a high degree of canalization (Stearns & Kawecki 1994). Additive genetic variances and covariances between characters reflect past evolutionary events in a popu-

lation (e.g. McGuigan 2006, Arnold *et al.* 2008, Badyaev 2010) and help predict future evolutionary change. Our fine-grained analyses of additive genetic variance displayed across life stages suggest that canalization evolved in the past, possibly because of strong stabilizing selection (Wagner *et al.* 1997, Meiklejohn & Hartl 2002) but is not promoted by current stabilizing selection over the reproductive stage groups (Table 3.3). The phenotypic and genetic canalization of arrival date, coupled with life-stage specific selection forces, may represent a constraint for future evolutionary changes of the trait (Gibson & Wagner 2000).

3.1.6 Acknowledgments

This study was made possible by the long-term monitoring of the common tern population in Wilhelmshaven (Germany), which relied on the work of many researchers, students and field assistants. The data collection was supported by the DFG (BE 916). C.A. was supported by a PhD stipend from the AXA Research Fund, and A.C. and F.S.D. by the CNRS and the Agence Nationale de la Recherche (grant ANR-08-JCJC-0041-01).

3.1.7 Appendices

3.1.7.1 Appendix S1

Mean values, partition of the phenotypic variance, and estimates of heritability from the univariate analyses for arrival date (number of days since the first of January) in common terns, estimated using the complete data set (Overall) and the different reproductive stages : two-year-old prospectors (2yPr), first-time breeders (FtBr) and experienced breeders (ExBr).

Data set	Fixed effects	N	n	mean	σ_p^2	σ_r^2	σ_y^2	σ_{pe}^2	σ_a^2	h^2
Overall	$\beta_{age} + \beta_{age^2} + \beta_{sex} + \beta_{sta}$	4797	1083	136.5	235.58 ± 8.47	169.80 ± 3.95	16.06 *** ± 6.75	36.02 *** ± 7.32	13.70 * ± 6.85	0.06 ± 0.03
2yPr	β_{sex}	918	918	178.5	279.41 ± 17.85	187.65 ± 22.18	27.62 *** ± 13.54	X	64.13 *** ± 22.58	0.23 ± 0.08
FtBr	$\beta_{age} + \beta_{age^2} + \beta_{sex}$	604	604	135.2	95.96 ± 6.64	65.28 ± 9.86	8.29 *** ± 4.30	X	22.39 * ± 10.00	0.23 ± 0.10
ExBr	$\beta_{age} + \beta_{age^2} + \beta_{sex} + \beta_{suc}$	2539	648	117.9	91.30 ± 3.79	53.85 ± 1.73	4.89 *** ± 2.14	22.04 *** ± 5.55	10.53 * ± 5.60	0.12 ± 0.06

Abbreviations : β_{sta} , reproductive stage ; β_{age} , age of the focal bird ; β_{age^2} , quadratic age ; β_{sex} , sex of the focal bird ; β_{suc} , breeding success/failure in the previous year ; N, total number of records ; n, number of individuals ; mean, average number of days between the first of January and the arrival of the individuals ; σ_p^2 , phenotypic variance ; σ_r^2 , residual variance ; σ_y^2 , variance explained by differences between years ; σ_{pe}^2 , permanent environment variance ; σ_a^2 , additive genetic variance ; h^2 , narrow-sense heritability ; X, could not be estimated. Significance of the variances based on LRT : * $p < 0.05$; *** $p < 0.0001$.

3.1.7.2 Appendix S2

Variance components and heritability estimates from a multivariate analysis of arrival date in the different reproductive stages. Individuals not present in all of the reproductive stages were suppressed from the data. Sex was included as a fixed effect.

Data set	N	n	mean	σ_p^2	σ_r^2	σ_y^2	σ_{pe}^2	σ_a^2	h^2
2yPr	442	442	177.0	286.85 (24.86)	198.57 (34.78)	30.46 (17.92)	X	57.82 (34.42)	0.20 (0.12)
FtBr	442	442	133.6	141.71 (18.62)	63.96 (14.15)	38.12 (17.02)	X	39.63 (15.07)	0.28 (0.11)
ExBr	1850	442	118.2	104.10 (5.93)	52.96 (2.01)	8.85 (4.14)	39.59 (7.78)	2.70 (6.75)	0.03 (0.07)

Abbreviations : N, total number of records; n, number of individuals; σ_p^2 , phenotypic variance; σ_r^2 , residual variance; σ_y^2 , variance explained by differences between years; σ_{pe}^2 , permanent environment variance; σ_a^2 , additive genetic variance; h^2 , narrow-sense heritability; X, could not be estimated.

3.1.7.3 Appendix S3

Heritability estimates of arrival date from spring migration with parent-offspring regressions.

Methods As a first estimation of the heritability of arrival date, we used mid-parent/mid-offspring, mother/mid-offspring and father/mid-offspring regressions (Falconer & Mackay 1996, Lynch & Walsh 1998), in order to allow comparisons with previous published studies. We initially performed an ANCOVA on arrival date with year, reproductive stage and sex as co-variates. The residuals from this initial model averaged for each individual were used to perform various parent-offspring regressions. The regressions were weighed as suggested by Falconer & Mackay (1996) (page 179), because families (total number of chicks across years for a given parent or pair) were of unequal sizes. For regressions using a single parent, we corrected the heritability estimation for assortative mating since it has previously been reported in common terns (Gonzalez-Solis *et al.* 1999, Ludwig & Becker 2008). Following Falconer & Mackay (1996), the estimate of heritability was divided by $(r + 1)$, where r was the correlation between phenotypic values of mates.

Results The coefficient of assortative mating for arrival date was 0.49 ($t = 6.03$; $p < 0.0001$) based on data from 117 pairs. The heritability calculated with a mid-parent - mid-offspring regression was moderate, yet only approached significance ($h^2 = 0.29 \pm 0.16$ SE; $F = 3.11$; $p = 0.08$; $n = 117$); similar to the heritability calculated with a father-mid-offspring regression after correcting for assortative mating ($h^2 = 0.27 \pm 0.19$ SE; one-tailed t-test; $p = 0.08$; $n = 156$). However, the heritability based on mother-mid-offspring

regression was significantly different from zero after correcting for assortative mating ($h^2 = 0.40 \pm 0.19$ SE; one-tailed t-test; $p = 0.02$; $n = 151$).

3.2 Article : Evolutionary potential of breeding timing in a declining population of a long-distance migrant seabird

Coline M. ARNAUD, Peter H. BECKER, F. Stephen DOBSON and
Anne CHARMANTIER.

In preparation.

3.2.1 Abstract

A major question for biologists is whether wild populations can adapt to rapid environmental modifications, through micro-evolution or phenotypic plasticity. We examined the evolutionary potential of breeding timing, a key trait, in a declining population of a long-distance migrant seabird. Using data from a colony of common terns (*Sterna hirundo*) in Wilhelmshaven (Germany) between 1994 and 2010, we confirmed a delay in laying date over time, in contrast to most bird populations and to expected evolutionary changes. Indeed, laying date was heritable for females (0.36 ± 0.05) and earlier laying was selected for via fecundity. Moreover, an almost significant negative genetic correlation between fecundity and laying date showed that selection was not acting only on the environmental part of the trait. We show that the discrepancy between predicted and observed changes cannot be explained by a negative genetic correlation between sexes or by a genetic correlation of laying date with migration timing. Indeed, no male indirect genetic effects were found although males did show some repeatability in their partner's reproductive timing, mainly due to their ability to arrive in time towards their female partner. Laying date presented a high positive genetic correlation with arrival date from migration yet there was no evidence for an opposite selection pressure on the two traits, which could represent a constraint. Delayed laying with advancing years in this common tern colony might be caused by lower food abundance and/or unavailable fish of preferred size.

3.2.2 Introduction

The seasonal timing of breeding is in many vertebrate species an important determinant of reproductive success (Verhulst & Nilsson 2008). In the face of the current climate changes, rapid increases in ambient temperatures have repeatedly been related to an advancement of phenology in many taxa, including birds (Coppack & Both 2002, Both *et al.* 2004, Menzel *et al.* 2006, Thackeray *et al.* 2010). The principal environmental cue used by birds to

coincide with the best predictable breeding conditions is the photoperiod but facing to unpredictable environmental variation, the use of other cues is possible thanks to physiological plasticity (Dawson 2008). Insectivorous birds were strongly studied revealing the need to match with the seasonal food peak and the current mismatch due to climate changes (Visser *et al.* 1998, Both *et al.* 2006, Charmantier *et al.* 2008). Indeed, advances in phenology were found lower for secondary consumers of trophic chains, suggesting current or closely future mismatches (Thackeray *et al.* 2010, Donnelly *et al.* 2011). Such mistiming can lead to declines and dramatic population consequences (Both *et al.* 2006, Møller *et al.* 2008). Although seabirds have been much less studied than insectivorous birds in their response to climate change, the effect of food abundance on reproductive performance was found in zooplanktivorous and piscivorous seabirds (Hipfner 2008, Dänhardt & Becker 2011). In Cassin's Auklet (*Ptychoramphus aleuticus*) for example, breeding timing is particularly crucial for offspring-provisioning, while parental quality is more important at the egg stage (Hipfner *et al.* 2010). The underlying mechanism of responses to climate changes may be phenotypic plasticity, micro-evolution, or both (Gienapp *et al.* 2007, Nussey *et al.* 2007, Charmantier *et al.* 2008, Visser 2008). Determining the limits and interactions of plastic and genetic changes in populations should provide a key to predicting species evolutionary potential and ultimately species survival, and thus the changes in biodiversity that will be associated with further climate change (Hoffmann & Sgro 2011).

Evolutionary potential of a trait depends on the amount of additive genetic variance displayed by this trait. However, evolutionary changes can be genetically constrained (or facilitated) by sexually antagonistic genetic effects on phenology. Indeed, when studying timing of avian reproduction, Caro (2012) suggested that considering both males and females effects on breeding phenology separately is crucial, because 'sexes differ in the way they use external cues to organize their life cycles, but often cue in on each other's physiology and behavior'. In migratory birds, males may affect female reproductive performance through their ability to arrive early, provide food and find a breeding territory. Laying date is a female-specific trait but her partner might influence it (e.g. Auld & Charmantier 2011). Males can have non genetic effects on laying date or indirect genetic effects (IGEs) (Moore *et al.* 1997, Wolf *et al.* 1998). Indirect genetic effects on laying date and a negative genetic correlation between sexes were found in seabirds (Brommer & Rattiste 2008, Téplitsky *et al.* 2010). Depending on its sign, genetic covariance between male and female effects can constrain or facilitate the response to selection and thus is an important component to estimate in the context of the response to climate changes.

Genetic correlations between life-history traits can also promote or limit evolutionary changes (Falconer & Mackay 1996, Blows & Hoffmann 2005). A constraint will occur when two traits are negatively genetically correlated yet both positively selected for or positively correlated but under opposing selection (Charmantier *et al.* 2006a). Such genetic correlation could be ex-

pected between phenological traits involved in the timing of different events during the breeding season. Migratory birds, and especially long-distance migrants, present a tight annual sequence of interconnected events : fueling at the wintering areas, migration and stopover to refuel on routes, arrival at the breeding grounds, breeding and fueling again for autumn migration (Gwinner 1996, Buehler & Piersma 2008). Thus a female bird cannot lay eggs before arriving at the breeding ground, finding a partner, a nest (Coppack & Both 2002) and sufficient food for egg production. Spring migration timing can then represent a constraint on reproductive timing (Both & Visser 2001). In response to climate change some migratory species exhibit earlier arrivals from migration at the breeding area but others show no change over time in their migration timing, or even delays (Lehikoinen *et al.* 2004, Gienapp *et al.* 2007, Gordo 2007). Previous studies have found a genetic basis for migratory behavior (Berthold *et al.* 1992, Berthold & Pulido 1994, Bety *et al.* 2004; reviewed by Pulido & Berthold 2003) and migration timing (Pulido 2007b; in common terns *Sterna hirundo*, Arnaud *et al.* 3.1). Mueller *et al.* (2011) have recently identified a gene involved in avian migratory behavior. Migration timing appeared to be a constraint of little importance in some species (e.g. Goodenough *et al.* 2011, Lourenco *et al.* 2011). However, the investigation of the phenotypic and genetic correlations between timing of spring migration and of reproduction is essential to understand micro-evolutionary adaptability.

Our study focused on a population of common terns (*Sterna hirundo*) monitored since 1984. Common terns are long-lived colonial seabirds and long-distance migrants, which makes them particularly vulnerable to climate change (Møller *et al.* 2008, Both *et al.* 2010). In the studied colony of common terns, chick mortality before fledging has rapidly increased in recent years, mainly because of food shortage leading to a population decline (Szostek & Becker 2012). On the southern North Sea coast, common terns feed predominantly on pelagic and juvenile prey species : Herring (*Clupea harengus*), sprat (*Sprattus sprattus*) and smelt (*Osmerus eperlanus*) (e.g. Becker & Ludwigs 2004, Dänhardt & Becker 2011). Thus these birds might need to match their timing with the period of high availability of this prey in the adequate size.

However, in contrast to the main response to climate changes of many bird species, this population of common terns delayed laying between 1994 and 2006 (Ezard *et al.* 2007). Early laying date positively affects the annual reproductive success (Becker 1996, Arnold *et al.* 2004, Ezard *et al.* 2007). In-depth analyses taking into account viability selection additionally to selection on reproduction, cross-sex genetic correlations, and genetic correlations involving other life-history traits are lacking.

Common terns display a courtship feeding period, during which females are almost completely dependent on their partners and on their ability to provide sufficient food to the females to start egg-production and laying (Nisbet 1973, Wendeln 1997, Gonzalez-Solis *et al.* 2001). If this courtship feeding period induces a male indirect effect on the timing of reproduction,

we predict that part of this effect would be non genetic. Fishing skills are assumed to be learnt with parents after fledging and improved with experience because young terns need a long training to learn foraging techniques (Schauroth & Becker 2008, Watson *et al.* 2012). Furthermore, in order to dissociate fishing ability involved in courtship feeding and ability to arrive early, we considered pairs whose partners arrived synchronously and pairs for which one of the partners was delayed.

The dissociation of direct (female) and indirect (male) effects in monogamous species is possible if the population presents a significant rate of partner change, otherwise male effect is mainly confounded with the permanent environment effect of the female (e.g. Charmantier *et al.* 2006b). Despite a strong partner fidelity within a season leading to closely non-existent extra-pair paternity rate (Gonzalez-Solis *et al.* 2001, Griggio *et al.* 2004), about 34% of the pairs in common terns changed between years (Gonzalez-Solis *et al.* 1999) allowing us to decipher the effects of each sex on laying date. Using a REML mixed model approach (animal model) and a long-term data set of 14 years including pedigree information, we addressed questions on evolutionary potential of the timing of reproduction in common terns.

The aims of our study were 1) to follow up the recent trend of delayed timing of breeding in this bird colony between 1994 and 2006, 2) to determine the evolutionary potential of the timing of reproduction in common terns through its genetic variance, its heritability and the direction and strength of natural selection acting on this trait, and 3) to identify the potential constraints on the evolutionary changes of laying date, such as indirect genetic effects, negative covariance between sexes and correlations with spring migration timing.

3.2.3 Methods

3.2.3.1 Study site, data and pedigree

Common terns were studied at Wilhelmshaven on the German coast along the North Sea. Between 1984 and 2010 the breeding colony at ‘Banter See’ consisted of about 90-530 individually marked pairs. Terns arrive from their wintering grounds (in sub-equatorial Africa) in April and remain for breeding until migrating south in September (Becker & Ludwigs 2004). At ‘Banter See’ they nest on six artificial islands that are about 10.7×4.6 m rectangular and spaced 0.9 m apart. Nests are protected from flooding and rat predators by low concrete walls around the islands. All fledglings have been marked with subcutaneous passive transponders since 1992 (Becker & Wendeln 1997). Also, from 1992 to 1995, an initial 101 adults were captured and marked with transponders. Year by year the presence of marked terns was monitored via antennae on resting platforms that were affixed to the walls of the islands, and individuals invariably were recorded on their first day of return to the breeding grounds after migration. Arrival date was recorded as the number of days after 1 January for a given year.

The first terns were sighted and recorded on about 10 April, and the

first egg was laid early in May. The automatic detection system (Becker *et al.* 2008b) was extremely accurate, with the probability of re-sighting close to one (Szostek & Becker 2012) as common terns show high breeding site fidelity. Data collected between 1994 and 2010 were used in our analyses, as too few antennas were installed before 1994 to provide accurate estimates of arrival dates.

We restricted our data set to individuals that had bred at least once before (averaged 7.4 years old ± 2.9 SE). Indeed, first-time breeders, which are often three years of age, and on average 3.5 years old (± 0.8 SE), exhibited a strongly different distribution of arrival and laying dates (Ludwigs & Becker 2002, Becker *et al.* 2008b). Moreover, due to their inexperience in providing enough right-sized fishes to chicks, young common terns usually failed to raise young during their first-time breeding so the detection of selection acting on phenological traits might be compromised. The eldest breeders in our data set were 22 years old.

Surveys of the total colony every 2-3 days revealed when new clutches were initiated and new eggs were laid. Nests and eggs were marked in order to be recognized later. At each nest, parents were identified from records by portable antennae placed around the nest for 1-2 days during incubation. With these methods, laying date of each marked pair was recorded as the number of days between 1 January and the laying event. Chicks were ringed at hatching and checked every 2-3 days until they fledged or perished (fledging at about 26 days; Becker & Wink 2003). We determined if a clutch was the first or replacement one (or a second clutch in rare cases), and for each clutch, the number of fledglings was recorded. Chicks were implanted with transponders (see above) at 14 days after hatching. We recorded 5315 records of arrival dates at the colony for 1232 individuals. We built pedigrees from the records of parents and offspring. The social pedigree of 4023 individuals was a good approximation of the genetic pedigree, both because social parents were known and because breeding partners exhibit very low levels of extra-pair paternities (1.3% of extra-pair copulations and 2.9% of extra-pair fertilizations, Gonzalez-Solis *et al.* 2001). The pedigree covered four generations, and the number of paternities and maternities were both 2377.

A given individual cannot start reproducing before arriving on the breeding grounds, hence phenotypic measures of arrival and laying dates are statistically collinear. Therefore, in addition to the arrival and laying dates, we determined the interval between these dates, i.e. the number of days between the arrival of the females from the spring migration and the laying event. This defined variable will be called ‘pre-laying interval’ in the rest of the manuscript. Our study focused on the breeding timing but because pre-laying interval partially determines laying date, we included also this variable in the analyses. Most of the analyses were thus based on multivariate models including both pre-laying interval and laying date. However, in the context of estimating the impact of genetic correlations between phenological traits on the evolutionary potential of laying date, it appears important to include

migration timing in the correlation estimations and the multivariate selection analyses. Indeed, arrival date was reported as selected for early date via fecundity (Arnaud *et al.* 3.1) and determining whether this selection pressure was detected because of real direct selection on this trait or due to a strong correlation with another phenological trait remained interesting.

We ran linear models with year and age as continuous fixed effects on the pre-laying interval, arrival and laying dates in order to estimate the temporal change of the variables between 1996 and 2010, thereby controlling for changes in the population age structure.

3.2.3.2 Animal models

In order to partition the phenotypic variance in arrival date (σ_p^2) and estimate variance components, we used restricted maximum likelihood (REML) mixed models (known as ‘animal models’, Kruuk 2004). First, we performed three bivariate animal models with each combination of the three different traits : pre-laying interval, arrival and laying dates. A trivariate model was not possible because the pre-laying interval variable is a combination of arrival and laying dates. Sex and age were included as fixed effects and year, individual identity, and additive genetic effects as random effects. This analysis provided additive genetic variances for each trait and also phenotypic and additive genetic correlations for between the phenological traits.

In order to estimate the influence of each sex on laying date and pre-laying interval, as well as heritability, we ran univariate animal models using breeding pairs with both mates marked. Age, age² and pair experience (number of years during which the pair previously bred together) were included as fixed effects in this animal model. Variance Inflation Factor (VIF) for age and pair experience was about 1.1, suggesting the absence of collinearity problems for the model. Out of 226 breeding females, 94 (41.6%) had more than one male partner during their reproductive lifetime. On average, 18% of the breeding events occurred with a new partner. Moreover, models based on only one sex gave similar results than models containing both sexes. This suggests that our data set presents a sufficient number of combinations of partners to distinguish female and male effects.

The total phenotypic variance (σ_p^2) of laying date or pre-laying interval was partitioned into the following components :

$$\sigma_p^2 = \sigma_{peM}^2 + \sigma_{peF}^2 + \sigma_{aM}^2 + \sigma_{aF}^2 + \sigma_r^2$$

where σ_{peM}^2 and σ_{peF}^2 were the variances respectively attributed to male permanent environment and female permanent environment, i.e. persistent influence of male and female identity over time with environmental origin, σ_{aM}^2 the male additive genetic variance, σ_{aF}^2 the female additive genetic variance and σ_r^2 the residual variance.

In order to explore whether indirect environmental and genetic effects of the male depended on his arrival date, and in particular on his asynchrony with the female, we dissociated pairs which were synchronized (maximum

one day between arrival of the two partners) or not. Two non-synchronized groups were respectively composed of pairs with males arriving before or after the female partners.

To test if the variances in all these models were significantly different from zero, we used reduced models where the focal random effect was dropped. We compared the deviance from the reduced and complete models with a likelihood ratio test (LRT, Wilson *et al.* 2010).

3.2.3.3 Selection analyses

We measured the force of selection presently acting on the three focal life-history traits, using different individual fitness components : annual sum of fledglings F , survival of the focal individual to the next year S and annual fitness W . The annual sum of fledglings corresponds to the sum of fledglings from the first clutch, the second clutch and/or replacement clutch during the focal year. This last fitness component was subjected to a translation of 1 to avoid null values. Following Qvarnström *et al.* (2006), the annual fitness was calculated with :

$$W = S + \frac{F}{2}$$

For each sex, we obtained relative annual sum of fledglings, relative survival and relative annual fitness, by dividing each individual measure by annual means (following e.g. McAdam & Boutin 2003, Garant *et al.* 2007). Arrival date, laying date and pre-laying interval were standardized (zero mean, unit variance) within each year. First we estimated (1) directional selection differentials (s_t) using univariate linear models for each phenotypic trait (t , laying date or pre-laying interval) for each sex separately, followed by (2) quadratic selection differentials (c_t^2) from models that included both a linear and a quadratic term (Lande & Arnold 1983) :

$$w = \alpha + s_t x_t + \epsilon \quad (1)$$

$$w = \alpha + s'_t x_t + c_t^2 x_t^2 + \epsilon \quad (2)$$

where w is the relative fitness, α is the intercept, and ϵ is an error term. Second, we estimated (3) standardized linear selection gradients for pre-laying interval (β_{PLI}) and for laying date (β_{LD}) and (4) nonlinear quadratic gradients for pre-laying interval (γ_{PLI}) and for laying date (γ_{LD}) including correlational ($\gamma_{\text{PLI/LD}}$) selection gradients :

$$w = \alpha + \beta_{\text{PLI}} x_{\text{PLI}} + \beta_{\text{LD}} x_{\text{LD}} + \epsilon \quad (3)$$

$$w = \alpha + \beta_{\text{PLI}} x_{\text{PLI}} + \beta_{\text{LD}} x_{\text{LD}} + \gamma_{\text{PLI}} x_{\text{PLI}}^2 + \gamma_{\text{LD}} x_{\text{LD}}^2 + \gamma_{\text{PLI/LD}} x_{\text{PLI}} x_{\text{LD}} + \epsilon \quad (4)$$

Similar bivariate models were applied on arrival date and laying date in order to estimate respective standardized linear, nonlinear and correlational selection gradients.

Statistical significance of the selection differentials and gradients were estimated using the raw data with generalized linear mixed models respectively

with the identity of the individual as random effect and with Poisson error structure for fecundity and annual fitness and with binomial error structure for viability.

3.2.3.4 Genetic covariances between life-history traits and fitness

Evolutionary change in a phenotypic trait under selection can be predicted using the univariate breeder's equation where the per generation response of a trait to selection is equal to the heritability multiplied by the selection differential. However, recent review warns about the frequent violation of some strong assumptions of this model, even in its multivariate form which assumes that all correlated traits have been measured and incorporated into the model (Morrissey *et al.* 2010). The authors argued that the most robust approach in natural populations is to use the Robertson-Price identity, which stipulates that the expected change in mean phenotypic trait between generations is the additive genetic covariance between the relative fitness and the trait.

Using univariate animal models, we first estimated the amount of additive genetic variance in fitness traits. Note that we found no support for additive genetic variances in annual sum of fledglings, survival and annual fitness in both sexes, except for annual sum of fledglings in female breeders. Second, we ran bivariate animal models only in female breeders with each combination of annual sum of fledgling and life-history traits in order to estimate the additive genetic covariances and correlations between phenotypic trait and fitness.

TABLE 3.4 – Mean value, partition of the phenotypic variance and estimates of female heritability for laying date (LD) and pre-laying interval (PLI) in common terns. Age, age² and pair experience were included as fixed effects.

	N	n	mean	σ_p^2	σ_r^2	σ_{peM}^2	σ_{peF}^2	σ_{aM}^2	σ_{aF}^2	h_F^2
LD	729	371	139.7	75.35 ± 5.27	41.96 ± 2.91	6.12 * ± 3.29	0	0	27.28 ** ± 5.38	0.36 ± 0.05
PLI	729	371	23.5	61.31 ± 3.80	42.19 ± 2.87	2.95 ± 2.73	16.17 *** ± 3.85	0	0	0

Abbreviations : N, total number of records; n, number of pairs; σ_p^2 , phenotypic variance; σ_r^2 , residual variance; σ_{peM}^2 , male permanent environment variance; σ_{peF}^2 , female permanent environment variance; σ_{aM}^2 , male additive genetic variance; σ_{aF}^2 , female additive genetic variance; h_F^2 , female narrow-sense heritability. Significance of the variances : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$.

3.2.4 Results

Across our 15 year study, arrival date showed no significant linear temporal trend ($b = 0.09 \pm 0.05$ (SE); $t = 1.58$; $p = 0.12$) while laying events were significantly delayed with time ($b = 0.35 \pm 0.05$ (SE); $t = 7.52$; $p < 0.0001$). Female additive genetic variance in laying date was significantly different from zero and laying date was heritable, with an estimate of 0.36 ± 0.05 (SE) (Table 3.4; Appendix 3.2.6.1).

TABLE 3.5 – Univariate and bivariate selection analyses on standardized pre-laying interval (PLI), arrival (AD) and laying (LD) dates in common tern experienced breeders. The results for all fitness components are presented : annual sum of fledglings (F; $n_{\text{male}} = 1453$; $n_{\text{female}} = 1531$), survival (S; $n_{\text{male}} = 1216$; $n_{\text{female}} = 1309$) and annual fitness (W; $n_{\text{male}} = 1216$; $n_{\text{female}} = 1309$).

Sex		F	S	W
Standardized selection differentials				
Male	s_{PLI}	-0.05 ± 0.01 ***	0.02 ± 0.01	-0.01 ± 0.01 **
	c^2_{PLI}	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00
Female	s_{LD}	-0.11 ± 0.01 ***	-0.02 ± 0.01	-0.09 ± 0.01 ***
	c^2_{LD}	0.02 ± 0.00 *	-0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.00
Female	s_{PLI}	-0.05 ± 0.01 ***	-0.01 ± 0.01	-0.04 ± 0.01 **
	c^2_{PLI}	0.00 ± 0.00	-0.01 ± 0.00	-0.01 ± 0.00
Standardized selection gradients				
Female	β_{AD}	-0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	-0.01 ± 0.01
	γ_{AD}	0.00 ± 0.01	0.00 ± 0.01	0.00 ± 0.01
	β_{LD}	-0.10 ± 0.01 ***	-0.02 ± 0.01	-0.09 ± 0.01 ***
	γ_{LD}	0.02 ± 0.01 **	-0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
	$\gamma_{\text{AD/LD}}$	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.00 ± 0.01
Female	β_{PLI}	0.03 ± 0.01	0.00 ± 0.01	0.01 ± 0.01
	γ_{PLI}	-0.01 ± 0.01	0.00 ± 0.01	0.00 ± 0.01
	β_{LD}	-0.13 ± 0.01 ***	-0.02 ± 0.01	-0.10 ± 0.01 **
	γ_{LD}	0.03 ± 0.01	-0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
	$\gamma_{\text{PLI/LD}}$	0.00 ± 0.01	0.00 ± 0.01	0.00 ± 0.01

Abbreviations : s , directional selection differentials; c^2 , quadratic selection differentials; β , standardized linear selection gradients; γ , nonlinear quadratic gradients; $\gamma_{\text{AD/LD}}$ and $\gamma_{\text{PLI/LD}}$, correlational selection gradients. Significance : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$.

3.2.4.1 Selection analyses

Pre-laying interval and laying date for both sexes were not under significant selection for survival (Table 3.5). In the univariate models, shorter pre-laying intervals and early laying were associated with higher annual sum of fledglings and annual fitness. Selection on female laying date tended to be disruptive (Table 3.5). In the bivariate models however, only laying date was

under significant directional selection : earlier laying date resulted in higher sum of fledglings and annual fitness (Table 3.5).

3.2.4.2 Covariances between fitness and phenological traits

In the univariate analyses, additive genetic variances for annual sum of fledglings, survival and annual fitness in both sexes were not significantly different from 0 except for annual sum of fledglings in females ($\sigma_a^2 = 0.027 \pm 0.009$ SE; $\chi^2 = 5.5$; $p = 0.02$; $N = 1310$). Genetic correlation between annual sum of fledglings and laying date in females was quite high, negative and almost significant (-0.65 ± 0.35 ; $p = 0.06$; Table 3.6) while genetic correlations between annual sum of fledglings and arrival date or pre-laying interval were far from significant (Table 3.6).

TABLE 3.6 – Animal model-based estimates of genetic covariances and correlations between the annual sum of fledglings and life-history traits in female breeders.

Life-history trait	Life-history trait σ_a^2	Fitness trait σ_a^2	Cov _A	r _G	P
AD	3.81 ± 3.81	0.02 ± 0.02	-0.14 ± 0.82	-0.51 ± 0.55	0.36
LD	14.05 ± 6.01	0.02 ± 0.01	-0.33 ± 0.23	-0.65 ± 0.35	0.06
PLI	0.04 ± 3.88	0.02 ± 0.01	-0.13 ± 0.15	-4.83 ± 178.57 ▲	0.98

AD : arrival date, i.e. number of days between the 1st of January and the arrival from migration of the individual; LD : laying date, i.e. number of days between the 1st of January and the laying event of the individual; PLI : pre-laying interval, i.e. number of days between arrival from migration and the laying event; σ_a^2 , additive genetic variance; Cov_A, additive genetic covariance; r_G, additive genetic correlation; P, test of significance of additive genetic correlations; ▲ : extremely low additive genetic variances in both pre-laying interval and the fitness trait inflate the genetic correlation.

3.2.4.3 Phenotypic and genetic correlations between life-history traits

Birds that arrived early laid early and a long pre-laying interval was associated with a later laying event (Table 3.7). Moreover, to a certain extent, birds arriving early take more time before laying. At the genetic level, arrival date and pre-laying interval had positive, significant and high genetic correlation with laying date. Arrival date and pre-laying interval had also a positive and quite high but not significant genetic correlation (Table 3.7).

3.2.4.4 Indirect phenotypic and genetic effects

Male permanent environment variance accounted for 8.1% of the phenotypic variance in their partner's laying date and female additive genetic

TABLE 3.7 – Phenotypic and additive genetic covariance/variance/correlation matrices from the trivariate analysis with arrival and laying dates (respectively AD and LD) and pre-laying interval (PLI) in common terns. Elements below the diagonal are pairwise covariances; on the diagonal are variances; above the diagonal are pairwise correlations (*in italics*).

	AD	LD	PLI
Phenotypic covariances/variances/correlations			
AD	54.85 ± 2.36	<i>0.56 ± 0.03 ***</i>	<i>-0.30 ± 0.03 ***</i>
LD	37.46 ± 2.78	82.64 ± 5.63	<i>0.63 ± 0.03 ***</i>
PLI	-17.39 ± 2.08	45.18 ± 4.40	62.57 ± 4.17
Additive genetic covariances/variances/correlations			
AD	3.99 ± 2.71	<i>0.92 ± 0.17 ***</i>	<i>0.56 ± 0.79</i>
LD	5.66 ± 2.51	9.53 ± 3.17	<i>0.85 ± 0.30 ***</i>
PLI	1.67 ± 1.66	3.87 ± 1.83	2.20 ± 1.79

Significance of the correlations : * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$.

variance, for 36.2% (Table 3.4; Figure 3.2; Appendix 3.2.6.1). Male permanent environment variance accounted for 4.8% of the phenotypic variance in pre-laying interval, and female permanent environment variance for 26.4% (Table 3.4; Figure 3.2). Indirect genetic effects were present but not significant in laying date, only when males arrived more than one day before their female partners. When partners were asynchronized, the main effect, mostly significant, was the female permanent environment effect in pre-laying interval and laying date. When partners were synchronized, female additive genetic effects were the main effects (Figure 3.2; Appendix 3.2.6.2).

3.2.5 Discussion

As in other bird species, laying date in common terns is clearly heritable ($h^2 = 0.36 \pm 0.05$) as in other bird species (see for review, Sheldon *et al.* 2003; e.g. Brommer & Rattiste 2008). Selection for early breeding is generally very strong in birds (Visser *et al.* 1998, Sheldon *et al.* 2003, Charmantier *et al.* 2006b, Téplitsky *et al.* 2010; 2011). In common terns, early laying was strongly selected via fecundity. A slight disruptive effect in the univariate model suggested that selection was slightly stronger on early than late females. Facing a lack of response to selection, some studies started to suggest that in some cases, selection was acting only on the environmental (nonheritable) component of phenotype and started to estimate selection acting on the genetic component (Kruuk *et al.* 2001, Merila *et al.* 2001b, Blows & Hoffmann 2005). An almost significant negative genetic correlation between laying date and fitness trait (fecundity) suggested that selection was not acting only on the environmental part of the trait. Thus thanks to a significant genetic variance, heritability and selection acting at the genetic

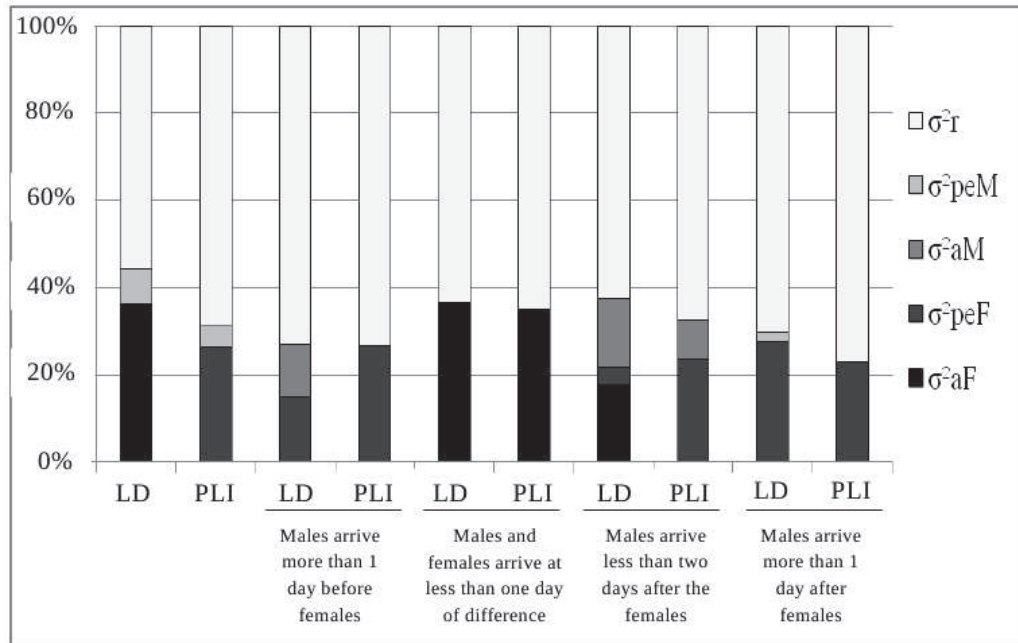


FIGURE 3.2 – Proportions of phenotypic variance associated with the different variance components from males or females for laying date (LD) and pre-laying interval (PLI) in common terns for a global case and for each case of synchrony between partners. σ_r^2 , residual variance; σ_{peM}^2 , male permanent environment variance; σ_{peF}^2 , female permanent environment variance; σ_{aM}^2 , male additive genetic variance; σ_{aF}^2 , female additive genetic variance.

level, laying date might display a moderate evolutionary potential to evolve in the direction of advanced breeding.

Observed changes were opposed to the expected changes. Controlling for age changes in the population, we found no changes in arrival but in laying date which was delayed with the years between 1996 and 2010. Our results were similar to the trends found by Ezard *et al.* (2007) between 1994 and 2006. Despite a moderate evolutionary potential of breeding timing, antagonist genetic correlations between sexes could affect the rates of adaptation. We expected a genetic effect of the males or a male permanent environmental effect because of the importance of courtship feeding in common terns (Nisbet 1973, Wendeln 1997). Indeed, a heritable male quality such as courtship feeding ability was suggested by Téplitsky *et al.* (2011) to explain the significant male additive genetic variance in laying date in red-billed gulls (*Larus novaehollandiae scopulinus*). The partitioning of the variance of laying date performed here showed that only female additive genetic effect and male permanent environment effect were significant. Other studies found that males had no significant effect on laying date (passerines, e.g. Sheldon *et al.* 2003, Gienapp *et al.* 2006; *oystercatchers Haematopus ostralegus*, van de Pol *et al.* 2006). However, in mute swans (*Cygnus olor*) a phenotypic effect of males on laying date was obvious (Charmantier *et al.* 2006b), and permanent environ-

ment and additive genetic effects of both sexes were significant in common gulls (*Larus canus*) (Brommer & Rattiste 2008).

The major difference between common terns and other species where male indirect genetic effects were revealed on laying date (Brommer & Rattiste 2008, Téplitsky *et al.* 2010) is that common terns are migrants. The absence of significant male effects on timing of breeding for synchronized pairs compared to non-synchronized pairs suggested that the detected male effect was mainly due to the ability of the male to arrive in time for breeding. In protandrous pairs where male arrival is not a limiting factor, we could consider that birds were quite in a similar context as non-migrant species. Interestingly, we found female permanent environment effects and male additive genetic effects in laying date for this group of couples as in Téplitsky *et al.* (2010). In non-synchronized pairs, females had a permanent environmental effect on laying date. In synchronized pairs, there was no advantage of early arrival of the males or disadvantage of late males compared to their female partners, and courtship feeding ability would be the main effect of males. In this group, only a strong genetic effect of females on the laying date was detected, and no effect of males on the pre-laying interval. Both results suggest that fishing ability of the males was not a major factor in timing of breeding in common terns. Moreover, no genetic correlation (particularly negative) between sexes was affecting the rate of adaptation of laying date.

Arrival timing from migration has been suggested as a potential constraint for changes in timing of breeding in migratory birds (Both & Visser 2001) because of the necessary connection between the sequential events within the annual cycle (Coppack & Both 2002) and because of potential phenotypic and genetic correlations between the life-history traits. While some studies estimated phenotypic correlations between migration and breeding timing (e.g. Lourenco *et al.* 2011), estimates of genetic correlations remain scarce. Some authors suggested that arrival timing might not have a strong influence on breeding timing (Lourenco *et al.* 2011), particularly in populations with a relatively long period between arrival and laying events (Goedenoogh *et al.* 2011). Despite a moderately long pre-laying interval in common terns (more than 20 days), we found high positive phenotypic and genetic correlations between arrival and laying dates. The phenotypic correlation between arrival date and pre-laying interval was moderate and negative in common terns. Although this result was surprising because selection favored early laying via fecundity in common terns which is also positively correlated to pre-laying interval, the attempt of late arriving birds to compensate their delay might explain it. Our results were in opposition to the ones of Lourenco *et al.* (2011) who showed that spring migration and breeding timing were not phenotypically correlated in black-tailed godwits (*Limosa l. limosa*) and in adequacy to the ones of Téplitsky *et al.* (2011) who found that arrival date and the pre-laying interval were negatively correlated at phenotypic and genetic levels in one of the studied populations of barn swallows (*Hirundo rustica*). Protandrous pairs were on average the latest ones to lay but had the shortest pre-laying interval (Appendix 3.2.6.2). Before

the females arrive, male common terns might start to defend a nesting territory, explore the foraging conditions and recover from migration expenses. As soon as the female arrives, the male mate might start to feed it in the context of courtship. Recovered previously, the males might be more skilled and efficient in fishing or more focused on feeding their mates, decreasing the pre-laying interval.

However, in contrast to the results of Téplitsky *et al.* (2011), arrival date, pre-laying interval and laying date were highly positively correlated at the genetic level. Thus genetic correlations did not strongly constrain the rates of adaptation because no opposite selections were acting on these traits. Negative selection pressures reported on arrival date (Arnaud *et al.* 3.1) and detected on pre-laying interval in the univariate model disappeared in the multivariate ones, showing that they were only due to strong correlations between the phenological traits. Moreover, no selection on the genetic component of the traits was found except for laying date (Table 3.6). Finally, genetic correlations did not represent a constraint for the evolutionary changes of the breeding timing. On the contrary, owing to the high positive genetic correlation between date of arrival from migration and laying date, the first could evolve with the second even if the additive genetic variance of the timing of spring migration in experienced breeder common terns was low (Arnaud *et al.* 3.1).

Breeding timing in common terns displayed a moderate evolutionary potential without strong constraints on the rate of adaptation due to antagonistic correlations between sexes or correlations between phenological traits. Thus, genetic constraints did not explain the differences between expected and observed changes. These differences could be due to individual behavioral adjustments in response to environmental cues. Phenotypic plasticity is now recognized as a widespread adaptive response to climate changes in birds (e.g. Pulido 2007b). Recent studies showed that local temperature, particularly an increase, can alter the timing of avian migration and reproduction (Singh *et al.* 2012, Schaper *et al.* 2012). Moreover, Tottrup *et al.* (2010) found that early passerine birds were more affected by local environmental conditions than late birds which might base their timing on endogenous factors. Indeed, sensitivity to environmental cues to adjust breeding timing displayed a significant genetic variance (Visser *et al.* 2011). In this study we found that common tern breeders did not change their migration timing yet they did adjust their timing of reproduction. Hence, in seabirds indirect effects of climate change via the trophic chain might be more involved than a balance between endogenous control and environmental sensitivity (e.g. Sandvik *et al.* 2005, Wolf *et al.* 2009, Groeger *et al.* 2010).

Even if temperature might be a constraint for egg laying and affect laying date (Stevenson & Bryant 2000), food availability over winter and spring may have a particularly important effect on timing of reproduction in migrant seabirds. Feeding conditions are known to have strong impacts on avian breeding timing and reproductive success (Guinet *et al.* 1998, Daunt *et al.* 2006, Durant *et al.* 2006 ; in common terns, Dänhardt & Becker 2011).

The major fish preys of common terns at the colony site under study, herring and sprat, are strongly affected by climate factors (Groeger *et al.* 2010, Margonski *et al.* 2010). Prey-predator time mismatch is occurring due to climate changes at each level of the ocean trophic chain with demographic consequences (Donnelly *et al.* 2011), as well as fish distribution shifts (Perry *et al.* 2005). Herring abundance was particularly low during the last decade in the North Sea (Dänhardt & Becker 2011). This lower food availability before and during breeding might explain the observed delay of egg laying in common terns. Moreover, higher sea surface temperature was found as a cause of shorter time overlap between fish availability and breeding time in Cassin’s auklets (*Ptychoramphus aleuticus*) (Hipfner 2008). To some extent, birds are able to synchronize their breeding events with food peak by adjusting incubation period (Cresswell & McCleery 2003) reducing risks of drastic seasonal decrease of breeding success. Before breeding, common terns might experience lower food abundance and/or unavailable right-sized fishes that delayed their laying, in contrast to expected evolutionary changes and in absence of genetic constraints.

3.2.6 Appendices

3.2.6.1 Appendix 1

Hierarchical mixed models of 729 laying dates of 226 common tern females and 256 males forming 371 pairs recorded over 14 years. Age, age² and pair experience were included as fixed effects.

Model	Terms							Likelihood-ratio test
	σ^2_r	σ^2_F	σ^2_M	σ^2_{peF}	σ^2_{aF}	σ^2_{peM}	σ^2_{aM}	LogL
1	67.8 ± 3.6							-1908.1
2	45.0 ± 2.8	29.1 ± 4.9						-1869.8 ***
3	41.8 ± 2.9	26.3 ± 5.2	7.0 ± 3.5					-1867.6 *
4	42.0 ± 2.9		6.1 ± 3.3	0	27.3 ± 5.4			-1864.7 *
5	42.0 ± 2.9			0	27.3 ± 5.4	6.1 ± 3.3	0	-1864.7

Abbreviations : σ^2_F , sex-specific phenotypic variance for females; σ^2_M , sex-specific phenotypic variance for males; σ^2_r , residual variance; σ^2_{peM} , male permanent environment variance; σ^2_{peF} , female permanent environment variance; σ^2_{aM} , male additive genetic variance; σ^2_{aF} , female additive genetic variance. Significance of the LRT : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$.

3.2.6.2 Appendix 2

Mean value, partition of the phenotypic variance and estimates of female heritability for laying date (LD) and pre-laying interval (PLI) in common terns

for each case of synchrony between partners. Age, age² and pair experience were included as fixed effects.

	N	n	mean	σ_p^2	σ_r^2	σ_{peM}^2	σ_{peF}^2	σ_{aM}^2	σ_{aF}^2	h_F^2
Males arrive more than 1 day before females										
LD	171	102	141.9	42.41 ± 4.84	30.96 ± 5.74	0	6.30 ± 5.48	5.15 ± 5.31	0	0
PLI	171	102	20.3	34.85 ± 4.02	25.49 ± 4.36	0	9.36 * ± 4.73	0	0	0
Males and females arrive at less than one day of difference										
LD	169	98	138.3	51.52 ± 6.36	32.61 ± 5.67	0	0	0	18.92 ± 7.57	0.37 ± 0.12
PLI	169	98	23.0	50.87 ± 6.24	33.09 ± 5.75	0	0	0	17.78 ± 7.44	0.35 ± 0.12
Males arrive less than two days after the females										
LD	340		140.8	49.62 ± 4.36	31.01 ± 3.65	0	1.92 ± 9.59	7.82 ± 4.23	8.87 ± 9.33	0.18 ± 0.19
PLI	340		22.1	47.34 ± 4.08	31.89 ± 3.72	0	11.18 ± 4.54	4.26 ± 3.65	0	51.52 ± 6.36
Males arrive more than 1 day after females										
LD	281	140	140.3	38.84 ± 3.58	27.28 ± 3.54	0.75 ± 3.58	10.81 ** ± 4.50	0	0	0
PLI	281	140	26.5	50.26 ± 4.52	38.69 ± 4.59	0	11.57 ** ± 4.78	0	0	0

Abbreviations : N, total number of records; n, number of pairs; σ_p^2 , phenotypic variance; σ_r^2 , residual variance; σ_{peM}^2 , male permanent environment variance; σ_{peF}^2 , female permanent environment variance; σ_{aM}^2 , male additive genetic variance; σ_{aF}^2 , female additive genetic variance; h_F^2 , female narrow-sense heritability. Significance of the variances : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.0001$.

Les travaux de cette thèse ont mis en évidence d'une part, la présence de sélection de parentèle et l'importance de la philopatrie et du partage de l'espace pour la coopération chez les femelles spermophiles du Columbia et d'autre part, le potentiel évolutif de la date d'arrivée de la migration printanière et de la date de ponte chez la sterne pierregarin. Ces résultats explorant certains éléments du comportement de reproduction et leurs liens avec l'environnement social et physique ouvrent de nombreuses perspectives dans l'étude des processus évolutifs. Pour plus de clarté, les objectifs que je souhaiterais poursuivre sont en gras.

Mécanismes proximaux et ultimes de la coopération chez le spermophile du Columbia

Les mécanismes sous-jacents à la coopération chez le spermophile du Columbia sont encore mal connus. Une plus faible agressivité envers ses voisines apparentées peut notamment permettre de réduire le coût de la territorialité chez cette espèce, en économisant l'énergie engagée dans les chasses et les combats et en passant plus de temps à manger (King 1989a, Rayor & Armitage 1991, Wiggett & Boag 1992, Hare 1994). Ainsi, sans que ce soit très visible, les groupes d'apparentées défendent collectivement leur espace. Chez l'écureuil terrestre de Belding et l'écureuil terrestre à queue ronde (*Xerospermophilus tereticaudus*), les femelles semblent pousser plus souvent les cris d'alarme en présence de prédateurs si des apparentées sont présentes (Dunford 1977, Sherman 1977). En consacrant moins de temps à la vigilance, les femelles peuvent passer plus de temps à se nourrir. Chez le spermophile du Columbia, cet effet n'a cependant pas été confirmé (Fairbanks & Dobson 2010). De plus, la réduction du risque d'infanticide, qui est très présent chez cette espèce (Balfour 1983, Waterman 1984, Hare 1991) pourrait être liée à la proximité spatiale des femelles apparentées. En outre, l'estimation de la valeur sélective dans l'Article 2.1 repose sur le nombre de petits qui émergent du terrier de naissance. La prédation et l'infanticide sur les jeunes est très importante durant la première semaine après leur sortie du terrier de naissance (Dobson 1990, Stevens 1998) et le taux de survie à l'hibernation la première année est entre 40 et 50% (King *et al.* 1991). Ainsi, une estimation de la valeur sélective basée sur le nombre de petits arrivant en âge de se reproduire serait plus pertinente mais pose, entre autres, le problème méthodologique de la dispersion des jeunes mâles. Après la première sortie

du terrier de naissance, les mères interviennent si leurs petits sont attaqués par un spermophile adulte puis les jeunes semblent progressivement devenir capables d'éviter les attaques (Stevens 1998). L'infanticide arrive donc en général dans les premiers jours de sortie du terrier de naissance, en l'absence de la mère, et dépend de leur développement (âge et poids) (Dobson 1990, Stevens 1998). **Il serait particulièrement intéressant de savoir si les femelles interviennent également dans la défense des petits de leurs apparentées proches** et si l'intervention liée au cri de détresse (par exemple, observé lors de manipulations des petits) se base sur une reconnaissance vocale de ses petits, de ceux de ses apparentées ou simplement sur la localisation. La proximité spatiale des apparentées pourrait alors permettre une défense collective des petits que ce soit parce qu'elles sont ainsi capables de percevoir le cri de détresse reconnu émis par ses petits ou des petits apparentés et d'intervenir à temps ou que ce soit parce que tout cri émis de cette zone donne lieu à une intervention de la femelle. **Ainsi, des recherches approfondies notamment sur les différences d'interaction entre femelles apparentées ou non, sur leur implication dans la défense des jeunes et sur l'utilisation de l'espace pour se nourrir sont nécessaires pour mettre en lumière les mécanismes proximaux de la coopération chez les spermophiles du Columbia.** Pour finir, l'exploration des mécanismes ultimes de la coopération permettrait de mieux appréhender son évolution. **Après la confirmation des comportements coopératifs de cette espèce, il faudrait évaluer si ces comportements sont héréditaires et soumis à des pressions de sélection naturelle. De plus, une estimation de l'héritabilité du népotisme pourrait être réalisée en utilisant la distance entre les terriers de la femelle et de sa plus proche apparentée comme mesure du népotisme.**

Évolution de la personnalité, de la coopération et de la dispersion et leurs corrélations

Les résultats de l'Article 2.2 sur la compétition pour les ressources n'expliquent que partiellement la dispersion des femelles spermophiles du Columbia au sein de la colonie. Une hypothèse non explorée a été avancée dans l'Article 2.2. Les différences d'agressivité des voisines pourraient jouer un rôle dans le choix de disperser pour s'installer à un autre endroit de la colonie. Bien que les femelles soient toutes territoriales pendant la gestation et la lactation, l'agressivité exprimée par les femelles varie. La dispersion au sein de la colonie serait alors une stratégie pour éviter le stress et les agressions, notamment en l'absence d'apparentés proches. Les femelles apparentées participent à la défense d'une zone commune en présentant moins d'agressivité envers leurs apparentées reconnues comme telles. Ainsi, si certains côtés du territoire sont communs avec celui d'apparentées, la femelle est moins soumise aux agressions des voisines. En l'absence d'apparentées, des femelles fortement agressives peuvent persécuter des femelles moins agressives et ainsi les «pousser» à partir. Les agressions perpétuées sur les jeunes mâles d'un an par les femelles adultes sont connues pour être à l'origine

de leur départ pour la dispersion entre colonies (Festa-Bianchet & King 1984, Wiggett & Boag 1992, Neuhaus 2006). En quantifiant l'agressivité lors des interactions agonistiques entre femelles telles que les chasses et combats (Arnaud, travaux en cours), il serait possible de **déterminer s'il y a une corrélation entre la présence de femelles agressives et la dispersion intra-colonie**. Cependant, le comportement d'un individu lors d'une interaction sociale pouvant être affecté par celui du partenaire et les spermophiles interagissant principalement avec un nombre restreint d'individus, il faudrait compléter ces observations par des mesures de l'agressivité à l'aide de tests expérimentaux, tels que des tests simulant l'arrivée d'un congénère avec un miroir ou mettant en présence deux individus dans une arène neutre. En effet, un aspect à prendre en compte lorsque l'on étudie les interactions sociales est le fait que les comportements agressifs d'un individu peuvent être influencés par le comportement de l'individu avec lequel il interagit. Ainsi le phénotype ou le génotype du partenaire social peut affecter le comportement de l'individu, pouvant lui-même être déterminé par son propre génotype (partie 1.1.2). En s'appuyant sur les données d'observations sur le terrain et de tests mettant en présence deux individus, il serait possible **d'estimer les effets génétiques directs et indirects sur l'agressivité**. Wilson *et al.* (2009) ont récemment souligné l'importance d'explorer les effets génétiques indirects dans le cas des interactions sociales et de l'agressivité, les corrélations entre effets génétiques directs et indirects pouvant accélérer ou ralentir l'évolution de l'agressivité.

L'agressivité est un trait de personnalité ou de tempérament, c'est-à-dire une différence comportementale entre les individus qui persiste dans le temps (voir les revues, Réale *et al.* 2007). La personnalité semble être corrélée à de nombreux traits importants, tels que la dominance, la dispersion de naissance, les performances de reproduction, la survie et les réponses physiologiques au stress social (revue par Réale *et al.* 2007). Ainsi, l'agressivité est un trait de personnalité lié à la dominance chez la mésange charbonnière (Verbeek *et al.* 1996). Chez la marmotte à ventre jaune, le trait de personnalité caractérisant les individus sur une échelle de «timide» à «téméraire» est lié à la propension à être amical envers d'autres membres de la colonie et à être plus ou moins dominant et territorial (Armitage & Van Vuren 2003). De plus, de nombreux traits de personnalité ont été démontrés comme étant héréditaires (voir la revue, van Oers *et al.* 2005). Par exemple, chez la souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*), certains traits d'agressivité sont héréditaires (Wilson *et al.* 2009). Il est probable que ce soit également le cas chez le spermophile du Columbia où l'agressivité pourrait être corrélée à la propension à l'infanticide, qui a été suggérée comme héréditaire (Stevens 1998). Ainsi, certaines matrilineales dans une colonie pourraient présenter des comportements plus ou moins agressifs ou amicaux. Une covariance entre le népotisme et la personnalité pourrait exister. Ainsi le bénéfice de la coopération pourrait différer en fonction de la personnalité de la matriligne, par exemple, les femelles plus amicales ayant plus d'avantages à coopérer. Concrètement, il serait nécessaire **d'estimer l'hérédibilité de l'agressivité et d'autres**

traits de personnalité puis les corrélations phénotypiques et génétiques additives entre ces traits et les traits népotiques. Ensuite, il faudrait **déterminer s'il y a une sélection corrélacionnelle entre la coopération, à travers les traits népotiques et la personnalité de la matriligne.** En conclusion, sachant que les traits de personnalité peuvent avoir des conséquences sur la valeur sélective des individus et donc être soumis à la sélection naturelle (Dingemanse & Réale 2005), la prise en compte de la personnalité dans l'étude de la coopération et de la sélection de parentèle pourrait être particulièrement intéressante.

Des analyses préliminaires (Arnaud, travaux en cours) basées sur 257 mesures de personnalité entre 2010 et 2011 sur 48 spermophiles du Columbia montrent que la «distance de tolérance» est fortement répétable ($0,50 \pm 0,07$; $p < 0,0001$). La «distance de tolérance» correspond à la distance minimum pour laquelle un individu tolère la présence d'un expérimentateur humain. Elle est mesurée entre le terrier dans lequel l'individu s'échappe et la position finale de l'expérimentateur qui approchait à vitesse constante. Malgré le manque de puissance statistique dû à la faible taille d'échantillon, l'héritabilité de ce trait de personnalité tend à être différente de zéro (modèle animal; $0,33 \pm 0,22$; $p = 0,11$). D'autres tests utilisant un miroir, qui simule visuellement la rencontre avec un congénère («mirror-image stimulation»; par exemple, Svendsen & Armitage 1973) ou à l'aide d'un nouvel objet ou d'un nouvel environnement (méthodes revues par Réale *et al.* 2007) ont été initiés dans cette colonie de spermophiles depuis 2010 et permettront à terme d'explorer les questions relatives à l'évolution de la personnalité et les corrélations phénotypiques et génétiques entre coopération et personnalité. Dans le contexte actuel de changements environnementaux rapides, les pressions de sélection s'exerçant sur la personnalité sont susceptibles de s'intensifier et d'impliquer alors des changements évolutifs indirects d'autres traits dont la coopération.

Transmission culturelle

La transmission culturelle de l'information est un concept récemment identifié et considéré comme un élément négligé à prendre en compte dans les futures recherches sur la transmission génétique (revues, Bonduriansky & Day 2009, Danchin *et al.* 2011). En effet, la transmission culturelle peut biaiser chez certaines espèces l'estimation de la base génétique de traits comportementaux, notamment. Cela pourrait être le cas pour les traits phénologiques chez la sterne pierregarin, les soins parentaux continuant bien après l'envol des poussins. Les jeunes ayant besoin d'un long apprentissage pour apprendre les techniques de pêche (Ashmole & Tovar 1968, Starck & Ricklefs 1998, Schaubroth & Becker 2008), les parents les guident habituellement dans leurs premières expériences et pourraient influencer leur efficacité. Cette transmission culturelle pourrait alors affecter la date d'arrivée de la migration printanière et la date de reproduction, notamment les premières années. De plus, les sites d'hivernage, les routes de migration et les sites d'arrêt pourraient être culturellement transmis par les parents durant

la première migration automnale. La date d'arrivée de la migration printanière sur le site de reproduction pourrait alors dépendre de la qualité et de l'éloignement des sites d'arrêt et du site d'hivernage. Chez le spermophile du Columbia, certains traits de personnalité pourraient être transmis culturellement par la mère dans le terrier de naissance et dans les premiers jours après l'émergence des petits. Par exemple, la timidité face à un humain (distance de tolérance, décrite plus tôt) semble n'avoir que peu de variation chez les petits à leur sortie du terrier de naissance alors que quelques jours plus tard, ils se comportent comme leur mère. Ces observations personnelles devraient être complétées par des mesures comportementales dès la sortie du terrier puis plus tard dans la saison afin de tester si l'héritabilité de ce trait de personnalité varie avec l'âge des jeunes, en utilisant des régressions aléatoires (Encadré 4, voir partie 1.1.1.2). Il est également intéressant de noter que la transmission culturelle a été considérée dans certains cas, notamment chez l'humain, comme un mécanisme important pour l'évolution culturelle de l'altruisme et de la coopération (revue, André & Morin 2011). Pour dissocier la transmission génétique et culturelle, une expérience d'échanges des petits (*cross-fostering* en anglais) est nécessaire, en particulier pour les espèces ayant une forte fidélité au partenaire, comme la sterne pierregarin et au contraire du spermophile du Columbia.

Sélection de parentèle et erreurs de prédictions des changements évolutifs

La mise en évidence de la valeur sélective inclusive chez le spermophile du Columbia soulève la question d'une bonne estimation de la valeur sélective lors d'analyses de sélection. En ne considérant pas la part indirecte de la valeur sélective et en incluant la partie issue du bénéfice de l'aide d'un individu apparenté, la valeur sélective estimée pour un individu et donc la mesure de la force de la sélection peuvent être biaisées. De plus, les pressions de sélection sont déterminées comme des covariances entre le trait et la valeur sélective. Si la valeur sélective d'un individu est augmentée en présence d'apparentés (bénéfice direct) et que le trait considéré influence cette présence, les deux effets sur la valeur sélective peuvent apparaître confondus. Ce trait peut alors sembler directement sélectionné alors qu'il favorise seulement l'accès aux apparentés. Après l'estimation des corrélations phénotypiques et génétiques entre un trait comportemental (par exemple, un trait de personnalité) et la présence de femelles apparentées à proximité, une analyse de sélection sur ces deux traits avec une estimation de la sélection corrélative permettrait de dissocier la sélection agissant sur un des traits de celle agissant indirectement via la corrélation génétique. Ne pas prendre en compte la sélection de parentèle peut entraîner des erreurs d'estimation de la vitesse des changements évolutifs futurs. Ainsi, même chez des espèces où les comportements coopératifs sont peu visiblement, il peut être nécessaire de considérer la présence potentielle de sélection de parentèle.

Canalisation ontogénique d'un trait comportemental

La canalisation ontogénique a très majoritairement été explorée sur des caractères morphologiques (voir quand même les études : Stearns & Kawecki 1994, Edgell *et al.* 2009). Ainsi, la canalisation d'un trait comportemental présentée dans l'Article 3.1 ouvre des perspectives particulièrement intéressantes dans ce domaine. Alors que les mécanismes sous-jacents de la canalisation de la morphologie sont encore mal connus (Debat & David 2001), ceux pour un trait comportemental sont complètement inexplorés et peuvent être différents des premiers. L'apprentissage et le gain d'expérience au cours de la jeunesse d'un individu sont des mécanismes plausibles dans le cas d'un trait comportemental. Les traits ayant un lien plus fort avec la valeur sélective sont plus fortement canalisés comme l'ont montré des expériences sur les traits d'histoire de vie des drosophiles (*Drosophila melanogaster*, Stearns & Kawecki 1994). Ainsi le rôle de la canalisation développementale dans la limitation des changements évolutifs d'un trait peut être facilement sous-estimé.

Désynchronisations du réseau trophique

Les résultats de l'Article 3.2 suggèrent que l'estimation du potentiel évolutif et de la plasticité phénotypique de traits dans une population n'est pas suffisante pour prédire l'avenir de ces populations face aux changements climatiques. Cela nécessite une plus grande prise en compte du réseau trophique. La disponibilité alimentaire est un facteur déterminant pour le succès reproducteur et la date de ponte (Guinet *et al.* 1998, Daunt *et al.* 2006, Durant *et al.* 2006 ; chez la sterne pierregarin, Dänhardt & Becker 2011). Les principales espèces proies de la sterne pierregarin sont fortement affectées par les facteurs climatiques (partie 1.2.2.1) et l'abondance de harengs a chuté lors de la dernière décennie. Il a également été montré qu'une plus forte température de la surface de la mer entraînait un raccourcissement du temps durant lequel les poissons étaient disponibles pour la période de reproduction d'une espèce marine d'oiseau (Hipfner 2008). Ainsi, dans le cas de la population de sternes pierregarins étudiée dans cette thèse, une diminution de la disponibilité alimentaire en hiver et au printemps pourrait expliquer le retard de la date de ponte ces dernières années. Les désynchronisations entre proies et prédateurs dues aux changements climatiques pouvant avoir des conséquences démographiques dramatiques (Donnelly *et al.* 2011), il faudrait dans un premier temps **déterminer la présence de ces désynchronisations et leurs conséquences sur la valeur sélective** et dans un second temps, **estimer le potentiel évolutif et la plasticité phénotypique des populations proies** en interaction avec l'espèce de prédateur initialement étudiée. Cela suppose idéalement une approche plus globale, à l'échelle des communautés, de l'évolution des traits face aux changements globaux, comme le montre, par exemple, l'intérêt grandissant des recherches sur l'impact des changements climatiques à l'échelle des écosystèmes (Montoya & Raffaelli 2010).

LISTE DES FIGURES

1.1	Différents types de sélection naturelle : (a) sélection directionnelle (sélection linéaire), (b) sélection stabilisante (sélection non linéaire concave) et (c) sélection disruptive (sélection non linéaire convexe). Le panneau situé en haut montre la forme de la relation entre la valeur sélective et le trait et le panneau situé en bas, la distribution du trait dans la population avant sélection (courbes pleines) et après sélection (courbes en pointillé). Modifié d'après Brodie <i>et al.</i> (1995).	5
1.2	Normes de réaction de deux individus dans les cas de : (a) traits non plastiques (mais variation pour le trait), (b) traits plastiques mais sans variation pour la plasticité (pentes identiques) et (c) traits plastiques présentant une variation de la plasticité (pentes différentes).	10
1.3	Composantes directes et indirectes de la valeur sélective inclusive de l'individu A coopérant avec l'individu B. Les bras représentent l'impact respectif de chaque individu sur sa propre valeur sélective (schématisée ici par le succès reproducteur) ou sur celle de son apparenté. r est le degré de parenté entre les individus A et B. Les bras avec les mains blanches représentent l'impact de l'individu A sur sa propre valeur sélective (composante directe) et sur la valeur sélective de ses apparentées (composante indirecte, une fois pondérée par r). Les bras avec les mains grises représentent l'impact d'un individu apparenté B sur sa propre valeur sélective et sur la valeur sélective de A (part à supprimer pour obtenir la composante directe). Adapté de West <i>et al.</i> (2007).	14
1.4	Spermophile du Columbia (<i>Urocitellus columbianus</i>). Émergence de l'hibernation d'un mâle adulte dans la neige ; deux sœurs adultes et leur mère avant la saison de reproduction ; femelle emportant ses petits (1 jour) dans son terrier lors du lâcher après la naissance en laboratoire ; juvénile marqué, quelques jours après sa première sortie du terrier de naissance ; jeux entre frères et sœurs d'un an. Photos Coline Arnaud (Vallée de la «Sheep River», Alberta, Canada, printemps 2010 et 2011).	19
1.5	Cycle de vie du spermophile du Columbia.	20

1.6	La sterne pierregarin (<i>Sterna hirundo</i>). Comportement agressif face à un humain proche du nid; interaction entre deux adultes en vol; femelle couvant ses œufs; mâle revenant sur la colonie avec une proie. Photos Coline Arnaud (Colonie « Banter See », Wilhelmshaven, Allemagne, printemps 2011).	22
1.7	Cycle de vie de la sterne pierregarin.	24
2.1	Estimations (\pm erreurs standards) des composantes de valeur sélective inclusive chez les femelles spermophiles du Columbia. A représente une femelle focale, B, ses apparentées et r , le degré de parenté. Les bras avec les mains blanches représentent l'impact de la femelle A sur sa propre valeur sélective (composante directe) et sur la valeur sélective de ses apparentées (composante indirecte, une fois pondéré par r). Les bras avec les mains grises représentent l'impact des apparentées sur leurs propres valeurs sélectives et sur la valeur sélective de A (part à supprimer pour obtenir la composante directe). La composante directe a donc été estimée par le succès reproducteur des femelles n'ayant pas d'apparentées donc n'ayant pas de succès reproducteur augmenté par leur présence. La composante indirecte a été estimée en soustrayant la composante directe au succès reproducteur total des femelles ayant des apparentées proches (bénéfice net) et en pondérant par les degrés de parenté. La valeur sélective inclusive obtenue est ainsi déterminée pour les femelles ayant des apparentées.	32
2.2	The distribution of an unbiased estimate of relative individual fitness (our estimate of direct fitness) : from the individual fitness measure, a population fitness estimate and the regression of the former on the latter. See Methods and Viblanc <i>et al.</i> (2010) for details. The mean is 1.00 and the variance 0.659, for a sample of 70 mothers.	38
2.3	The distribution of direct fitness estimates for females with and without close kin (viz., mother and littermate sisters) that cosurvived to be reproductive adults at the same time.	38
2.4	The distribution of inclusive individual fitness of 'genial neighbour' cooperation, estimated from females with and without close kin (viz., mother-daughter and littermate sisters) that cosurvived to be reproductive adults at the same time (see Methods).	39
2.5	Estimated inclusive fitness and number of cosurviving close kin (mother-daughter and littermate sister dyads) that were both of reproductive age (2 years old and older) or actively reproducing at the same time.	40

2.6	The distance between nest burrows of littermate and nonlittermate sisters. Boxes show quartile distributions, and whiskers indicate the range of extreme values. The bold horizontal bars give the medians (not that the distributions are far from normality).	40
2.7	The frequency of distances (in m) of natal movements for 100 adult female Columbian ground squirrels.	49
2.8	Numbers of current neighbours in the first breeding home range of the focal female and numbers of potential neighbours in the home range where she was born for philopatric females ($n = 85$) and dispersing ones ($n = 15$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$	50
2.9	Numbers of current close-kin neighbours in the first breeding home range of the focal female and numbers of potential close-kin neighbours in the home range where she was born for philopatric females ($n = 85$) and dispersing ones ($n = 15$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$	51
2.10	The frequency of distances (in m) of breeding movements for 76 adult female Columbian ground squirrels and for 168 events.	53
2.11	Numbers of current neighbours in the current home range and number of potential neighbours in the previous home ranges of the focal individual for philopatry cases ($n = 156$) and dispersal ones ($n = 12$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$; *** $P < 0.0001$	54

2.12	Numbers of current close-kin neighbours in the current home range and numbers of potential close-kin neighbours in the previous home ranges of the focal individual for philopatry cases ($n = 156$) and dispersal ones ($n = 12$). Means are shown as open squares and medians as black circles. As usually, tops and bottoms of the boxes represent respectively the upper and lower quartiles and the ends of the whiskers, the lowest datum still within 1.5 times interquartile range of the lower quartile, and the highest datum still within 1.5 times interquartile range of the upper quartile. Difference between means : ns : not significant ; * $P < 0.05$	55
3.1	Proportions of the phenotypic variance associated with the different variance components for arrival date in common terns. Variance components were estimated by a trivariate analysis on arrival date of three reproductive stages : two-year-old prospectors (2yPr), first-time breeders (FtBr) and experienced breeders (ExBr).	73
3.2	Proportions of phenotypic variance associated with the different variance components from males or females for laying date (LD) and pre-laying interval (PLI) in common terns for a global case and for each case of synchrony between partners. σ_r^2 , residual variance ; σ_{peM}^2 , male permanent environment variance ; σ_{peF}^2 , female permanent environment variance ; σ_{aM}^2 , male additive genetic variance ; σ_{aF}^2 , female additive genetic variance.	90

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Changements évolutifs accélérés ou ralentis selon le signe de la corrélation génétique entre les traits et la direction des pressions de sélection s'exerçant sur chacun des traits.	9
2.1	Mixed effects linear models of distance (log-transformed) of natal movements of philopatric females, with year as a random effect.	52
2.2	Mixed effect linear models of distance (log-transformed) of breeding movements of philopatric females with the identity of the focal female as a random effect.	56

3.1	Variance components and heritability estimates from a multivariate analysis of arrival date (number of days since the first of January) across reproductive stages : two-year-old prospectors (2yPr), first-time breeders (FtBr) and experienced breeders (ExBr). Sex was included as a fixed effect. Parentheses give the standard errors of variances and heritabilities.	71
3.2	Phenotypic and additive genetic covariance/variance/correlation matrices from the multivariate analysis for the three reproductive stages : two-year-old prospectors (2yPr; sample size = 918), first-time breeders (FtBr; sample size = 604) and experienced breeders (ExBr; sample size = 2767 records on 648 individuals). Elements below the diagonal are pairwise covariances; on the diagonal are variances; above the diagonal are pairwise correlations (<i>in italics</i>).	72
3.3	Directional selection differentials (s) and quadratic terms (c^2) (\pm standard errors) on arrival date in common terns. The results are presented for the three reproductive stages, two-year old prospectors (2yPr), first-time breeders (FtBr) and experienced breeders (ExBr), and for all fitness components, survival (Sv), annual sum of fledglings (SF1) and annual fitness (Ft). n is the sample size for each sex and reproductive stage.	74
3.4	Mean value, partition of the phenotypic variance and estimates of female heritability for laying date (LD) and pre-laying interval (PLI) in common terns. Age, age ² and pair experience were included as fixed effects.	86
3.5	Univariate and bivariate selection analyses on standardized pre-laying interval (PLI), arrival (AD) and laying (LD) dates in common tern experienced breeders. The results for all fitness components are presented : annual sum of fledglings (F; $n_{\text{male}} = 1453$; $n_{\text{female}} = 1531$), survival (S; $n_{\text{male}} = 1216$; $n_{\text{female}} = 1309$) and annual fitness (W; $n_{\text{male}} = 1216$; $n_{\text{female}} = 1309$).	87
3.6	Animal model-based estimates of genetic covariances and correlations between the annual sum of fledglings and life-history traits in female breeders.	88
3.7	Phenotypic and additive genetic covariance/variance/correlation matrices from the trivariate analysis with arrival and laying dates (respectively AD and LD) and pre-laying interval (PLI) in common terns. Elements below the diagonal are pairwise covariances; on the diagonal are variances; above the diagonal are pairwise correlations (<i>in italics</i>).	89

BIBLIOGRAPHIE

- Alerstam, T., Hedenstrom, A. & Akesson, S. 2003. Long-distance migration : evolution and determinants. *Oikos* **103** : 247–260.
- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5** : 325–383.
- Alibert, P., Claude, J., Debat, V., Garnier, S., Neige, P., Thomas, F., Lefèvre, T. & Raymond, M. 2010. Les contraintes. Dans : *Biologie évolutive*. De Boeck Université.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- André, J.B. & Morin, O. 2011. Questioning the cultural evolution of altruism. *Journal of Evolutionary Biology* **24** : 2531–2542.
- Arizaga, J., Arroyo, J.L., Rodriguez, R., Martinez, A., San-Martin, I. & Sallent, A. 2011. Do blackcaps *Sylvia atricapilla* stopping over at a locality from Southern Iberia refuel for crossing the Sahara? *Ardeola* **58** : 71–85.
- Armitage, K.B. 1962. Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Animal Behaviour* **10** : 319–331.
- Armitage, K.B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia* **48** : 36–49.
- Armitage, K.B. 1991. Social and population-dynamics of yellow-bellied marmots - results from long-term research. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22** : 379–407.
- Armitage, K.B. 1999. Evolution of sociality in marmots. *Journal of Mammalogy* **80** : 1–10.
- Armitage, K.B. & Van Vuren, D.H. 2003. Individual differences and reproductive success in yellow-bellied marmots. *Ethology Ecology and Evolution* **15** : 207–233.
- Arnaud, C.M., Dobson, F.S. & Murie, J.O. 2012. Philopatry and within-colony movements in Columbian ground squirrels. *Molecular Ecology* **21** : 493–504.
- Arnold, J.M., Hatch, J.J. & Nisbet, I.C.T. 2004. Seasonal declines in reproductive success of the common tern sterna hirundo : timing or parental quality? *Journal of Avian Biology* **35** : 33–45.
- Arnold, S.J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *American Naturalist*

140 : S85–S107.

- Arnold, S.J., Bürger, R., Hohenlohe, P.A., Ajie, B.C. & Jones, A.G. 2008. Understanding the evolution and stability of the G-matrix. *Evolution* **62** : 2451–2461.
- Arnold, S.J. & Wade, M.J. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection - Applications. *Evolution* **38** : 720–734.
- Arnold, S.J. & Wade, M.J. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection - Theory. *Evolution* **38** : 709–719.
- Aron, S. & Passera, L. 2009. *Les sociétés animales. Évolution de la coopération et organisation sociale*. De Boeck Université.
- Ashmole, N.P. & Tovar, S.H. 1968. Prolonged parental care in royal terns and other birds. *Auk* **85** : 90–100.
- Atchley, W.R. 1984. Ontogeny, timing of development, and genetic Variance-Covariance structure. *American Naturalist* **123** : 519–540.
- Atchley, W.R. 1987. Developmental quantitative genetics and the evolution of ontogenies. *Evolution* **41** : 316–330.
- Auld, J.R. & Charmantier, A. 2011. Life history of breeding partners alters age-related changes of reproductive traits in a natural population of blue tits. *Oikos* **120** : 1129–1138.
- Axelrod, R. & Hamilton, W.D. 1981. The evolution of cooperation. *Science* **211** : 1390–1396.
- Badyaev, A.V. 2010. The beak of the other finch : coevolution of genetic covariance structure and developmental modularity during adaptive evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365** : 1111–1126.
- Balbontin, J., Moller, A.P., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego, M. & de Lope, F. 2009. Individual responses in spring arrival date to ecological conditions during winter and migration in a migratory bird. *Journal of Animal Ecology* **78** : 981–989.
- Balbontin, J., Moller, A.P., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego, M. & De Lope, F. 2012. Lifetime individual plasticity in body condition of a migratory bird. *Biological Journal of the Linnean Society* **105** : 420–434.
- Balfour, D. 1983. Infanticide in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Animal Behaviour* **31** : 949–950.
- Becker, P. 1996. Flußseeschwalben (*Sterna hirundo*) in Wilhelmshaven. *Oldenburger Jahrbuch* **96** : 263–296.
- Becker, P.H., Dittmann, T., Ludwigs, J.D., Limmer, B., Ludwig, S.C., Bauch, C., Braasch, A. & Wendeln, H. 2008a. Timing of initial arrival at the breeding site predicts age at first reproduction in a long-lived migratory bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105** :

- 12349–12352.
- Becker, P.H., Ezard, T.H.G., Ludwigs, J.D., Sauer-Gurth, H. & Wink, M. 2008b. Population sex ratio shift from fledging to recruitment : consequences for demography in a philopatric seabird. *Oikos* **117** : 60–68.
- Becker, P.H. & Ludwigs, J.D. 2004. *Sterna hirundo* common tern. *Birds of the Western Palearctic Update* **6** : 91–137.
- Becker, P.H. & Wendeln, H. 1997. A new application for transponders in population ecology of the common tern. *Condor* **99** : 534–538.
- Becker, P.H. & Wink, M. 2003. Influences of sex, sex composition of brood and hatching order on mass growth in common terns *Sterna hirundo*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54** : 136–146.
- Bennett, R.P. 1999. Effects of food quality on growth and survival of juvenile columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology* **77** : 1555–1561.
- Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments : an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society* **58** : 385–399.
- Berteaux, D. & Boutin, S. 2000. Breeding dispersal in female North American red squirrels. *Ecology* **81** : 1311–1326.
- Berteaux, D. & Stenseth, N.C. 2006. Measuring, understanding and projecting the effects of large-scale climatic variability on mammals. *Climate Research* **32** : 95–97.
- Berthold, P., Helbig, A.J., Mohr, G. & Querner, U. 1992. Rapid microevolution of migratory behavior in a wild bird species. *Nature* **360** : 668–670.
- Berthold, P. & Pulido, F. 1994. Heritability of migratory activity in a natural bird population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **257** : 311–315.
- Bety, J., Giroux, J.F. & Gauthier, G. 2004. Individual variation in timing of migration : causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **57** : 1–8.
- Blows, M.W. 2007. A tale of two matrices : multivariate approaches in evolutionary biology. *Journal of Evolutionary Biology* **20** : 1–8.
- Blows, M.W. & Hoffmann, A.A. 2005. A reassessment of genetic limits to evolutionary change. *Ecology* **86** : 1371–1384.
- Blumstein, D.T. 2009. Social effects on emergence from hibernation in yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy* **90** : 1184–1187.
- Blumstein, D.T. & Armitage, K.B. 1998. Life history consequences of social complexity : a comparative study of ground-dwelling sciurids. *Behavioral Ecology* **9** : 8–19.

- Boag, D.A. & Murie, J.O. 1981. Weight in relation to sex, age, and season in Columbian ground-squirrels (sciuridae, rodentia). *Canadian Journal of Zoology* **59** : 999–1004.
- Boag, D.A. & Wiggett, D. 1994. Food and space : ressources defended by territorial parous female Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **72** : 1908–1914.
- Bonduriansky, R. & Day, T. 2009. Nongenetic inheritance and its evolutionary implications. Dans : *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Reviews.
- Both, C., Artemyev, A.V., Blaauw, B., Cowie, R.J., Dekhuijzen, A.J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E.V., Jarvinen, A., Metcalfe, N.B., Nyholm, N.E.I., Potti, J., Ravussin, P.A., Sanz, J.J., Silverin, B., Slater, F.M., Sokolov, L.V., Torok, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H. & Visser, M.E. 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **271** : 1657–1662.
- Both, C., Bijlsma, R.G. & Visser, M.E. 2005. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *icedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* **36** : 368–373.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M. & Visser, M.E. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* **441** : 81–83.
- Both, C., Van Turnhout, C.A.M., Bijlsma, R.G., Siepel, H., Van Strien, A.J. & Foppen, R.P.B. 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **277** : 1259–1266.
- Both, C. & Visser, M.E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* **411** : 296–298.
- Bourke, A.F.G. 2011. The validity and value of inclusive fitness theory. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **278** : 3313–3320.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies : relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* **80** : 205–225.
- Brodie, E.D., Moore, A.J. & Janzen, F.J. 1995. Visualizing and quantifying natural-selection. *Trends in Ecology and Evolution* **10** : 313–318.
- Brommer, J.E., Gustafsson, L., Pietiäinen, H. & Merilä, J. 2004. Generation estimates of individual fitness as proxies for long-term genetic contribution. *American Naturalist* **163** : 505–517.
- Brommer, J.E. & Rattiste, K. 2008. “Hidden” reproductive conflict between mates in a wild bird population. *Evolution* **62** : 2326–2333.
- Broussard, D., Dobson, F. & Murie, J. 2005. The effects of capital on an

- income breeder : evidence from female Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **83** : 546–552.
- Brunet, J. & Larson-Rabin, Z. 2012. The response of flowering time to global warming in a high-altitude plant : the impact of genetics and the environment. *Botany* **90** : 319–326.
- Buehler, D.M. & Piersma, T. 2008. Travelling on a budget : predictions and ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **363** : 247–266.
- Burnham, K. & Anderson, D. 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach*, vol. 2nd. Springer, New York.
- Burton, J.F. 1995. *Birds and climate change*. A & C Black.
- Byrom, A.E. 1999. Natal dispersal of juvenile arctic ground squirrels in the boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* **77** : 1048–1059.
- Cant, M.A. & Johnstone, R.A. 2006. Self-serving punishment and the evolution of cooperation. *Journal of Evolutionary Biology* **19** : 1383–1385.
- Carey, H.V. & Moore, P. 1986. Foraging and predation risk in yellow-bellied marmots. *American Midland Naturalist* **116** : 267–275.
- Caro, S.P. 2012. Avian ecologists and physiologists have different sexual preferences. *General and Comparative Endocrinology* **176** : 1–8.
- Casini, M., Bartolino, V., Molinero, J.C. & Kornilovs, G. 2010. Linking fisheries, trophic interactions and climate : threshold dynamics drive herring clupea harengus growth in the central baltic sea. *Marine Ecology Progress Series* **413** : 241–252.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* **320** : 800–803.
- Charmantier, A., Perrins, C., McCleery, R.H. & Sheldon, B.C. 2006a. Age-dependent genetic variance in a life-history trait in the mute swan. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273** : 225–232.
- Charmantier, A., Perrins, C., McCleery, R.H. & Sheldon, B.C. 2006b. Evolutionary response to selection on clutch size in a long-term study of the mute swan. *American Naturalist* **167** : 453–465.
- Cheverud, J.M., Leamy, L.J., Atchley, W.R. & Rutledge, J.J. 1983. Quantitative genetics and the evolution of ontogeny . I. Ontogenetic changes in quantitative genetic variance-components in randombred mice. *Genetic Research* **42** : 65–75.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. & Nichols, J. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press.

- Clutton-Brock, T.H. 2002. Breeding together : kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* **296** : 69–72.
- Clutton-Brock, T.H. 2009a. Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature* **462** : 51–57.
- Clutton-Brock, T.H. 2009b. Structure and function in mammalian societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **364** : 3229–3242.
- Clutton-Brock, T.H. & Parker, G.A. 1995. Punishment in animal societies. *Nature* **373** : 209–216.
- Conklin, J.R. & Battley, P.F. 2011. Impacts of wind on individual migration schedules of New Zealand bar-tailed godwits. *Behavioral Ecology* **22** : 854–861.
- Coppack, T. & Both, C. 2002. Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea* **90** : 369–378.
- Creel, S.R. 1990. How to measure inclusive fitness. *Proceedings of the Royal Society of London B* **241** : 229–231.
- Creel, S.R. & Waser, P.M. 1994. Inclusive fitness and reproductive strategies in dwarf mongooses. *Behavioral Ecology* **5** : 339–348.
- Cresswell, W. & McCleery, R. 2003. How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology* **72** : 356–366.
- Crick, H.Q.P. & Sparks, T.H. 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* **399** : 423–424.
- Curry, R.L. 1988. Influence of kinship on helping-behavior in Galapagos mockingbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **22** : 141–152.
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations - an update of the match mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* **26** : 249–293.
- Danchin, E., Charmantier, A., Champagne, F.A., Mesoudi, A., Pujol, B. & Blanchet, S. 2011. Beyond dna : integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews Genetics* **12** : 475–486.
- Danchin, E., Giraldeau, L.A. & Cézilly, F. 2005. *Ecologie comportementale*. Dunod.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. The Modern Library.
- Daunt, F., Afanasyev, V., Silk, J.R.D. & Wanless, S. 2006. Extrinsic and intrinsic determinants of winter foraging and breeding phenology in a temperate seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59** : 381–388.
- Dawson, A. 2008. Control of the annual cycle in birds : endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philosophical Transactions*

- tions of the Royal Society B-Biological Sciences* **363** : 1621–1633.
- Debat, V. & David, P. 2001. Mapping phenotypes : canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology and Evolution* **16** : 555–561.
- Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Réale, D. & Wright, J. 2010. Behavioural reaction norms : animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* **25** : 81–89.
- Dingemanse, N.J. & Réale, D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* **142** : 1165–1190.
- Dittmann, T. & Becker, P.H. 2003. Sex, age, experience and condition as factors affecting arrival date in prospecting common terns, *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour* **65** : 981.
- Dmitriew, C., Blows, M.W. & Rowe, L. 2010. Ontogenetic change in genetic variance in size depends on growth environment. *American Naturalist* **175** : 640–649.
- Dobson, F.S. 1979. An experimental study of dispersal in the California ground squirrel. *Ecology* **60** : 1103–1109.
- Dobson, F.S. 1981. An experimental examination of an artificial dispersal sink. *Journal of Mammalogy* **62** : 74–81.
- Dobson, F.S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* **30** : 1183–1192.
- Dobson, F.S. 1983. Agonism and territoriality in the California ground squirrel. *Journal of Mammalogy* **64** : 218–225.
- Dobson, F.S. 1988. The limits of phenotypic plasticity in life histories of Columbian ground squirrels. Dans : *Evolution of Life Histories of Mammals* (M.S. Boyce, éd.), pp. 193–210. Yale University Press, New Haven, CT.
- Dobson, F.S. 1990. Environmental influences on infanticide in Columbian ground-squirrels. *Ethology* **84** : 3–14.
- Dobson, F.S. 1995. Regulation of population-size - evidence from Columbian ground squirrels. *Oecologia* **102** : 44–51.
- Dobson, F.S., Badry, M.J. & Geddes, C. 1992. Seasonal activity and body mass of Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **70** : 1364–1368.
- Dobson, F.S. & Jones, W.T. 1985. Multiple causes of dispersal. *American Naturalist* **126** : 855–858.
- Dobson, F.S. & Kjelgaard, J.D. 1985a. The influence of food resources on life-history in Columbian ground-squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **63** : 2105–2109.
- Dobson, F.S. & Kjelgaard, J.D. 1985b. The influence of food resources on population-dynamics in Columbian ground-squirrels. *Canadian Journal*

- of Zoology* **63** : 2095–2104.
- Dobson, F.S. & Murie, J.O. 1987. Interpretation of intraspecific life history patterns : evidence from Columbian ground squirrels. *American Naturalist* **129** : 382–397.
- Dobson, F.S. & Oli, M.K. 2001. The demographic basis of population regulation in Columbian ground squirrels. *American Naturalist* **158** : 236–247.
- Dobson, F.S., Smith, A.T. & Gao, W.X. 1998. Social and ecological influences on dispersal and philopatry in the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Behavioral Ecology* **9** : 622–635.
- Dobson, F.S., Viblanc, V.A., Arnaud, C.M. & Murie, J.O. 2012. Kin selection in Columbian ground squirrels : direct and indirect fitness benefits. *Molecular Ecology* **21** : 524–531.
- Dobson, F.S., Way, B.M. & Baudoin, C. 2010. Spatial dynamics and the evolution of social monogamy in mammals. *Behavioral Ecology* **21** : 747–752.
- Dohm, M.R. 2002. Repeatability estimates do not always set an upper limit to heritability. *Functional Ecology* **16** : 273–280.
- Doligez, B. 2004. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology* **73** : 75–87.
- Donnelly, A., Caffarra, A. & O'Neill, B.F. 2011. A review of climate-driven mismatches between interdependent phenophases in terrestrial and aquatic ecosystems. *International Journal of Biometeorology* **55** : 805–817.
- Dugatkin, L.A. 2004. *Principles of animal behavior*. W. W. Norton & Company.
- Dunford, C. 1977. Kin selection for ground squirrel alarm calls. *American Naturalist* **111** : 782–785.
- Durant, J.M., Anker-Nilssen, T. & Stenseth, N.C. 2006. Ocean climate prior to breeding affects the duration of the nestling period in the Atlantic puffin. *Biology Letters* **2** : 628–631.
- Dänhardt, A. & Becker, P.H. 2011. Herring and sprat abundance indices predict chick growth and reproductive performance of common terns breeding in the Wadden Sea. *Ecosystems* **14** : 791–803.
- Edgell, T.C., Lynch, B.R., Trussell, G.C. & Palmer, A.R. 2009. Experimental evidence for the rapid evolution of behavioral canalization in natural populations. *American Naturalist* **174** : 434–440.
- Elliott, C. & Flinders, J. 1991. *Spermophilus columbianus*. *Mammalian Species* **372** : 1–9.
- Emlen, S.T. & Wrege, P.H. 1988. The role of kinship in helping decisions among white-fronted bee-eaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **23** :

- 305–315.
- Endler, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press.
- Engelhard, G.H. & Heino, M. 2006. Climate change and condition of herring (*Clupea harengus*) explain long-term trends in extent of skipped reproduction. *Oecologia* **149** : 593–603.
- Engh, A.L., Esch, K., Smale, L. & Holekamp, K.E. 2000. Mechanisms of maternal rank ‘inheritance’ in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour* **60** : 323–332.
- Ezard, T.H.G., Becker, P.H. & Coulson, T. 2007. Correlations between age, phenotype, and individual contribution to population growth in common terns. *Ecology* **88** : 2496–2504.
- Fairbanks, B.M. & Dobson, F.S. 2007. Mechanisms of the group-size effect on vigilance in Columbian ground squirrels : dilution versus detection. *Animal Behaviour* **73** : 115–123.
- Fairbanks, B.M. & Dobson, F.S. 2010. Kinship does not affect vigilance in Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology* **88** : 266–270.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Longman Inc.
- Festa-Bianchet, M. & Boag, D.A. 1982. Territoriality in adult female Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **60** : 1060–1066.
- Festa-Bianchet, M. & King, W.J. 1984. Behavior and dispersal of yearling Columbian ground-squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **62** : 161–167.
- Florant, G.L. & Healy, J.E. 2012. The regulation of food intake in mammalian hibernators : a review. *Journal of Comparative Physiology B* **182** : 451–467.
- Forslund, P. & Part, T. 1995. Age and reproduction in birds - hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* **10** : 374–378.
- Garant, D., Kruuk, L.E.B., McCleery, R.H. & Sheldon, B.C. 2007. The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female great tits. *Evolution* **61** : 1546–1559.
- Gardner, A. & West, S.A. 2007. Social evolution : the decline and fall of genetic kin recognition. *Current Biology* **17** : R810–R812.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21** : 394–407.
- Gibson, G. & Wagner, G. 2000. Canalization in evolutionary genetics : a stabilizing theory? *BioEssays* **22** : 372–380.
- Gienapp, P., Leimu, R. & Merila, J. 2007. Responses to climate change in

- avian migration time - microevolution versus phenotypic plasticity. *Climate Research* **35** : 25–35.
- Gienapp, P., Postma, E. & Visser, M.E. 2006. Why breeding time has not responded to selection for earlier breeding in a songbird population. *Evolution* **60** : 2381–2388.
- Gilmour, A.R., Gogel, B.J., Cullis, B.R. & Thompson, R. 2009. *ASReml User Guide Release 3.0*. VSN International Ltd.
- Gonzalez-Solis, J., Becker, P.H. & Wendeln, H. 1999. Divorce and asynchronous arrival in common terns, *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour* **58** : 1123–1129.
- Gonzalez-Solis, J., Sokolov, E. & Becker, P.H. 2001. Courtship feedings, copulations and paternity in common terns, *Sterna hirundo*. *Animal Behaviour* **61** : 1125–1132.
- Goodenough, A.E., Hart, A.G. & Elliot, S.L. 2011. What prevents phenological adjustment to climate change in migrant bird species? evidence against the “arrival constraint” hypothesis. *International Journal of Biometeorology* **55** : 97–102.
- Gordo, O. 2007. Why are bird migration dates shifting? a review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research* **35** : 37–58.
- Grafen, A. 1982. How not to measure inclusive fitness. *Nature* **298** : 425–426.
- Grafen, A. 1985. A geometric view of relatedness. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **2** : 28–90.
- Grafen, A. 2007. Detecting kin selection at work using inclusive fitness. *Proceedings of the Royal Society of London B* **274** : 713–719.
- Grafen, A. 2009. Formalizing darwinism and inclusive fitness theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **364** : 3135–3141.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28** : 1140–1162.
- Grether, G.F. 2005. Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation. *American Naturalist* **166** : E115–E123.
- Griggio, M., Matessi, G. & Marin, G. 2004. No evidence of extra-pair paternity in a colonial seabird, the common tern (*Sterna hirundo*). *Italian Journal of Zoology* **71** : 219–222.
- Groeger, J.P., Kruse, G.H. & Rohlf, N. 2010. Slave to the rhythm : how large-scale climate cycles trigger herring (*Clupea harengus*) regeneration in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science* **67** : 454–465.
- Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M., Durbec, J.P. & Jouventin, P. 1998. Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the

- Kerguelen islands. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **265** : 1001–1006.
- Gwinner, E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology* **199** : 39–48.
- Hadfield, J.D. 2008. Estimating evolutionary parameters when viability selection is operating. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275** : 723–734.
- Hamilton, W.D. 1964a. Genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology* **7** : 1–16.
- Hamilton, W.D. 1964b. Genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology* **7** : 17–52.
- Hamilton, W.D. 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature* **228** : 1218–1220.
- Hansen, T.F. 2006. The evolution of genetic architecture. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **37** : 123–157.
- Hanson, M.T. & Coss, R.G. 2001. Age differences in the response of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to conspecific alarm calls. *Ethology* **107** : 259–274.
- Hare, J.F. 1991. Intraspecific killing of preweaned young in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Canadian Journal of Zoology* **69** : 797–800.
- Hare, J.F. 1994. Group member discrimination by Columbian ground squirrels via familiarity with substrate-borne chemical cues. *Animal Behaviour* **47** : 803–813.
- Hare, J.F. & Atkins, B.A. 2001. The squirrel that cried wolf : reliability detection by juvenile Richardson's ground squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **51** : 108–112.
- Hare, J.F. & Murie, J.O. 1996. Ground squirrel sociality and the quest for the “Holy Grail” : does kinship influence behavioral discrimination by juvenile Columbian ground squirrels? *Behavioral Ecology* **7** : 76–81.
- Harrington, R., Clark, S.J., Welham, S.J., Verrier, P.J., Denholm, C.H., Hulle, M., Maurice, D., Rounsevell, M.D. & Cocu, N. 2007. Environmental change and the phenology of European aphids. *Global Change Biology* **13** : 1550–1564.
- Harrington, R., Woiwod, I. & Sparks, T. 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **14** : 146–150.
- Harris, M.A. & Murie, J.O. 1984. Inheritance of nest sites in female Columbian ground squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **15** : 97–102.
- Hatchwell, B.J. 2009. The evolution of cooperative breeding in birds : kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal*

- Society B-Biological Sciences* **364** : 3217–3227.
- Hipfner, J.M. 2008. Matches and mismatches : ocean climate, prey phenology and breeding success in a zooplanktivorous seabird. *Marine Ecology-Progress Series* **368** : 295–304.
- Hipfner, J.M., McFarlane-Tranquilla, L.A. & Addison, B. 2010. Experimental evidence that both timing and parental quality affect breeding success in a zooplanktivorous seabird. *Auk* **127** : 195–203.
- Hoffmann, A.A. & Sgro, C.M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470** : 479–485.
- Holmes, W.G. & Sherman, P.W. 1982. The ontogeny of kin recognition in 2 species of ground squirrels. *American Zoologist* **22** : 491–517.
- Holmes, W.G. & Sherman, P.W. 1983. Kin recognition in animals. *American Scientist* **71** : 46–55.
- Hoogland, J.L. 1995. *The Black-Tailed Prairie Dog*. The University of Chicago Press.
- Humphries, M.M., Thomas, D.W. & Kramer, D.L. 2003. The role of energy availability in mammalian hibernation : A cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology* **76** : 165–179.
- Inouye, D.W., Barr, B., Armitage, K.B. & Inouye, B.D. 2000. Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97** : 1630–1633.
- Intergovernmental Panel On Climate Change 2007. *Climate change 2007 : the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007*. Cambridge University Press.
- Jacobs, L.F. 1996. The economy of winter : Phenotypic plasticity in behavior and brain structure. *Biological Bulletin* **191** : 92–100.
- Jones, A.G. & Ratterman, N.L. 2009. Mate choice and sexual selection : What have we learned since Darwin? *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106** : 10001–10008.
- King, W.J. 1989a. Kin-differential behaviour of adult female Columbian ground squirrels. *Animal Behaviour* **38** : 354–356.
- King, W.J. 1989b. Spacing of female kin in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology* **67** : 91–95.
- King, W.J., Festa-Bianchet, M. & Hatfield, S.E. 1991. Determinants of reproductive success in female Columbian ground squirrels. *Oecologia* **86** : 528–534.
- King, W.J. & Murie, J.O. 1985. Temporal overlap of female kin in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16** : 337–341.

- Knott, S.A., Sibly, R.M., Smith, R.H. & Moller, H. 1995. Maximum-likelihood-estimation of genetic-parameters in life-history studies using the animal-model. *Functional Ecology* **9** : 122–126.
- Kokko, H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* **68** : 940–950.
- Komdeur, J. 1994. The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **256** : 47–52.
- Komdeur, J. & Hatchwell, B.J. 1999. Kin recognition : function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology and Evolution* **14** : 237–241.
- Kondo, N., Sekijima, T., Kondo, J., Takamatsu, N., Tohya, K. & Ohtsu, T. 2006. Circannual control of hibernation by HP complex in the brain. *Cell* **125** : 161–172.
- Kruuk, L.E.B. 2004. Estimating genetic parameters in natural populations using the ‘animal model’. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **359** : 873–890.
- Kruuk, L.E.B. & Hadfield, J.D. 2007. How to separate genetic and environmental causes of similarity between relatives. *Journal of Evolutionary Biology* **20** : 1890–1903.
- Kruuk, L.E.B. & Hill, W.G. 2008. Introduction. Evolutionary dynamics of wild populations : the use of long-term pedigree data. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275** : 593–596.
- Kruuk, L.E.B., Merila, J. & Sheldon, B.C. 2001. Phenotypic selection on a heritable size trait revisited. *American Naturalist* **158** : 557–571.
- Kruuk, L.E.B., Merila, J. & Sheldon, B.C. 2003. When environmental variation short-circuits natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* **18** : 207–209.
- Lande, R. & Arnold, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* **37** : 1210–1226.
- Lane, J.E., Kruuk, L.E.B., Charmantier, A., Murie, J.O., Coltman, D.W., Buoro, M., Raveh, S. & Dobson, F.S. 2011. A quantitative genetic analysis of hibernation emergence date in a wild population of Columbian ground squirrels. *Journal of Evolutionary Biology* **24** : 1949–1959.
- Lane, J.E., Kruuk, L.E.B., Charmantier, A., Murie, J.O. & Dobson, F.S. 2012. Delayed phenology and reduced fitness associated with climate change in a wild hibernator. doi :10.1038/nature11335.
- Lawson-Handley, L.J. & Perrin, N. 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology* **16** : 1559–1578.
- Legalliard, J.F. & Ferrière, R. 2005. *L'évolution de la coopération*, chap. 13, pp. 407–440. Dunod, Paris.

- Lehikoinen, E., Sparks, T.H. & Zalakevicius, M. 2004. Arrival and departure dates. Dans : *Birds and Climate Change* (A.P. Møller, W. Fielder & P. Berthold, éd.), vol. 35 de *Advances in Ecological Research*, pp. 1–31. Elsevier.
- Lehmann, L. & Keller, L. 2006. The evolution of cooperation and altruism - a general framework and a classification of models. *Journal of Evolutionary Biology* **19** : 1365–1376.
- Lehmann, L., Keller, L. & Sumpter, D.J.T. 2007. The evolution of helping and harming on graphs : the return of the inclusive fitness effect. *Journal of Evolutionary Biology* **20** : 2284–2295.
- Lehmann, L. & Rousset, F. 2010. How life history and demography promote or inhibit the evolution of helping behaviours. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* **365** : 2599–2617.
- Lessells, C.M. & Boag, P.T. 1987. Unrepeatable repeatabilities - a common mistake. *Auk* **104** : 116–121.
- Lidicker, W.Z. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. Dans : *Small Mammals : Their Productivity and Population Dynamics* (F.B. Golley, K. Petruszewicz & L. Ryszkowski, éd.), International Biological Programme, pp. 103–128. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lieth, H. 1974. *Phenology and seasonality modeling*. Springer-Verlag.
- Lourenco, P.M., Kentie, R., Schroeder, J., Groen, N.M., Hooijmeijer, J. & Piersma, T. 2011. Repeatable timing of northward departure, arrival and breeding in Black-tailed Godwits *Limosa l. limosa*, but no domino effects. *Journal of Ornithology* **152** : 1023–1032.
- Lucas, J.R., Creel, S.R. & Waser, P.M. 1996. How to measure inclusive fitness, revisited. *Animal Behaviour* **51** : 225–228.
- Ludwig, S.C. & Becker, P.H. 2008. Supply and demand : causes and consequences of assortative mating in common terns *Sterna hirundo*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62** : 1601–1611.
- Ludwigs, J.D. & Becker, P.H. 2002. The hurdle of recruitment : Influences of arrival date, colony experience and sex in the common tern *Sterna hirundo*. *Ardea* **90** : 389–399.
- Lukas, D. & Clutton-Brock, T.H. 2012. Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279** : 2151–2156.
- Lynch, M. & Walsh, B. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Inc.
- MacWhirter, R.B. 1992. Vocal and escape responses of Columbian ground squirrels to simulated terrestrial and aerial predator attacks. *Ethology* **91** : 311–325.

- Maher, C.R. & Lott, D.F. 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist* **143** : 1–29.
- Manning, C.J., Wakeland, E.K. & Potts, W.K. 1992. Communal nesting patterns in mice implicate mhc genes in kin recognition. *Nature* **360** : 581–583.
- Manno, T.G. & Dobson, F.S. 2008. Why are male Columbian ground squirrels territorial? *Ethology* **114** : 1049–1060.
- Manno, T.G., Nesterova, A.P., Debarbieri, L.M., Kennedy, S.E., Wright, K.S. & Dobson, F.S. 2007. Why do male Columbian ground squirrels give a mating call? *Animal Behaviour* **74** : 1319–1327.
- Manville, R.H. 1959. The Columbian ground squirrel in north-western montana. *Journal of Mammalogy* **40** : 26–45.
- Margonski, P., Hansson, S., Tomczak, M.T. & Grzebielec, R. 2010. Climate influence on baltic cod, sprat, and herring stock-recruitment relationships. *Progress in Oceanography* **87** : 277–288.
- Marjakangas, A., Valkeajarvi, P. & Ijas, L. 1997. Female black grouse *Tetrao tetrix* shift nest site after nest loss. *Journal of Ornithology* **138** : 111–116.
- Martin, J.G.A., Nussey, D.H., Wilson, A.J. & Réale, D. 2011. Measuring individual differences in reaction norms in field and experimental studies : a power analysis of random regression models. *Methods in Ecology and Evolution* **2** : 362–374.
- Mateo, J.M. 2003. Kin recognition in ground squirrels and others rodents. *Journal of Mammalogy* **84** : 1163–1181.
- Mathot, K.J. & Giraldeau, L.A. 2010. Within-group relatedness can lead to higher levels of exploitation : a model and empirical test. *Behavioral Ecology* **21** : 843–850.
- Maynard Smith, J.M. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* **201** : 1145–1147.
- McAdam, A.G. & Boutin, S. 2003. Variation in viability selection among cohorts of juvenile red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Evolution* **57** : 1689–1697.
- McGraw, J.B. & Caswell, H. 1996. Estimation of individual fitness from life-history data. *American Naturalist* **147** : 47–64.
- McGuigan, K. 2006. Studying phenotypic evolution using multivariate quantitative genetics. *Molecular Ecology* **15** : 883–896.
- McLean, I.G. 1982. The association of female kin in the arctic ground squirrel spermophilus parryii. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10** : 91–99.
- McNamara, J.M., Barta, Z. & Houston, A.I. 2004. Variation in behaviour promotes cooperation in the prisoner's dilemma game. *Nature* **428** : 745–

- 748.
- Meiklejohn, C.D. & Hartl, D.L. 2002. A single mode of canalization. *Trends in Ecology and Evolution* **17** : 468–473.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M. & Price, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* **10** : 710–717.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kuebler, K., Bissolli, P., Braslavska, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatcza, K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Penuelas, J., Pirinen, P., Remisova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S. & Züst, A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12** : 1969–1976.
- Merila, J., Kruuk, L.E.B. & Sheldon, B.C. 2001a. Cryptic evolution in a wild bird population. *Nature* **412** : 76–79.
- Merila, J., Sheldon, B.C. & Kruuk, L.E.B. 2001b. Explaining stasis : microevolutionary studies in natural populations. *Genetica* **112** : 199–222.
- Montoya, J.M. & Raffaelli, D. 2010. Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365** : 2013–2018.
- Moore, A.J., Brodie, E.D. & Wolf, J.B. 1997. Interacting phenotypes and the evolutionary process. 1. Direct and indirect genetic effects of social interactions. *Evolution* **51** : 1352–1362.
- Morbey, Y.E. & Ydenberg, R.C. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas : a review. *Ecology Letters* **4** : 663–673.
- Morrissey, M.B., Kruuk, L.E.B. & Wilson, A.J. 2010. The danger of applying the breeder's equation in observational studies of natural populations. *Journal of Evolutionary Biology* **23** : 2277–2288.
- Moyes, K., Nussey, D.H., Clements, M.N., Guinness, F.E., Morris, A., Morris, S., Pemberton, J.M., Kruuk, L.E.B. & Clutton-Brock, T.H. 2011. Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer population. *Global Change Biology* **17** : 2455–2469.
- Mueller, J.C., Pulido, F. & Kempenaers, B. 2011. Identification of a gene associated with avian migratory behaviour. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **278** : 2848–2856.
- Murie, J.O. 1995. Mating behavior of Columbian ground squirrels. I. Multiple mating by females and multiple paternity. *Canadian Journal of Zoology* **73** : 1819–1826.
- Murie, J.O. & Harris, M.A. 1982. Annual variation of spring emergence and breeding in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*).

- Journal of Mammalogy* **63** : 431–439.
- Murie, J.O. & Harris, M.A. 1988. Social interactions and dominance relationships between female and male Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **66** : 1414–1420.
- Murie, J.O., Stevens, S.D. & Leoppky, B. 1998. Survival of captive-born cross-fostered juvenile Columbian ground squirrels in the field. *Journal of Mammalogy* **79** : 1152–1160.
- Myers, R. 1990. *Classical and modern regression with applications*. 2nd edn. Boston, MA : P.W.S. Kent.
- Møller, A.P. 2001. Heritability of arrival date in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **268** : 203–206.
- Møller, A.P., Rubolini, D. & Lehikoinen, E. 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105** : 16195–16200.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data : a practical guide for biologists. *Biological Reviews* **85** : 935–956.
- Nakagawa, S. & Waas, J.R. 2004. ‘O sibling, where art thou?’ - a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. *Biological Reviews* **79** : 101–119.
- Navedo, J.G., Orizaola, G., Masero, J.A., Overdijk, O. & Sanchez-Guzman, J.M. 2010. Long-distance travellers stopover for longer : a case study with spoonbills staying in North Iberia. *Journal of Ornithology* **151** : 915–921.
- Neto, J.M. & Gosler, A.G. 2005. Breeding biology of Savi’s warbler *Luscinia luscinia* in Portugal. *Adea* **93** : 89–100.
- Neuhaus, P. 2000. Timing of hibernation and molt in female Columbian ground squirrels. *Journal of Mammalogy* **81** : 571–577.
- Neuhaus, P. 2006. Causes and consequences of sex-biased dispersal in Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Behaviour* **143** : 1013–1031.
- Neuhaus, P., Broussard, D.R., Murie, J.O. & Dobson, F.S. 2004. Age of primiparity and implications of early reproduction on life history in female Columbian ground squirrels. *Journal of Animal Ecology* **73** : 36–43.
- Nisbet, I.C.T. 1973. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature* **241** : 141–142.
- Nisbet, I.C.T., Apanius, V. & Friar, M.S. 2002. Breeding performance of very old common terns. *Journal of Field Ornithology* **73** : 117–124.
- Nisbet, I.C.T. & Cam, E. 2002. Test for age-specificity in survival of the common tern. *J. Appl. Stat.* **29** : 65–83.

- Nowak, M.A. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *Science* **314** : 1560–1563.
- Nunes, S., Zugger, P.A., Engh, A.L., Reinhart, K.O. & Holekamp, K.E. 1997. Why do female belding's ground squirrels disperse away from food resources? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40** : 199–207.
- Nussey, D.H., Clutton-Brock, T.H., Elston, D.A., Albon, S.D. & Kruuk, L.E.B. 2005a. Phenotypic plasticity in a maternal trait in red deer. *Journal of Animal Ecology* **74** : 387–396.
- Nussey, D.H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M. & Gaillard, J.M. 2008. Measuring senescence in wild animal populations : towards a longitudinal approach. *Functional Ecology* **22** : 393–406.
- Nussey, D.H., Kruuk, L.E.B., Donald, A., Fowlie, M. & Clutton-Brock, T.H. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters* **9** : 1342–1350.
- Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P. & Visser, M.E. 2005b. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* **310** : 304–306.
- Nussey, D.H., Wilson, A.J. & Brommer, J.E. 2007. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology* **20** : 831–844.
- Oli, M.K. 2003. Hamilton goes empirical : estimation of inclusive fitness from life-history data. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **270** : 307–311.
- Oli, M.K. & Armitage, K.B. 2008. Indirect fitness benefits do not compensate for the loss of direct fitness in yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy* **89** : 874–881.
- Olsson, M. & Shine, R. 2003. Female-biased natal and breeding dispersal in an alpine lizard, *Niveoscincus microlepidotus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **79** : 277–283.
- Orr, H.A. 2009. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics* **10** : 531–539.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **37** : 637–669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421** : 37–42.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* **308** : 1912–1915.
- Pigliucci, M. 1996. How organisms respond to environmental changes : from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology and Evolution* **11** : 168–173.

- Postma, E. & Charmantier, A. 2007. What ‘animal models’ can and cannot tell ornithologists about the genetics of wild populations. *Journal of Ornithology* **148** : S633–S642.
- Potti, J. 1998. Arrival time from spring migration in male pied flycatchers : Individual consistency and familial resemblance. *Condor* **100** : 702–708.
- Price, K. & Boutin, S. 1993. Territorial bequeathal by red squirrels. *Behavioral Ecology* **4** : 144–150.
- Pulido, F. 2007a. The genetics and evolution of avian migration. *Bioscience* **57** : 165–174.
- Pulido, F. 2007b. Phenotypic changes in spring arrival : evolution, phenotypic plasticity, effects of weather and condition. *Climate Research* **35** : 5–23.
- Pulido, F. & Berthold, P. 2003. Quantitative genetic analysis of migratory behaviour. Dans : *Avian Migration*. Springer-Verlag.
- Pulido, F. & Berthold, P. 2004. Microevolutionary response to climatic change. Dans : *Birds and Climate Change* (A.P. Møller, W. Fielder & P. Berthold, édés.), vol. 35 de *Advances in Ecological Research*, pp. 151–183. Elsevier.
- Pulido, F., Berthold, P., Mohr, G. & Querner, U. 2001. Heritability of the timing of autumn migration in a natural bird population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **268** : 953–959.
- Pulido, F. & Widmer, M. 2006. Are long-distance migrants constrained in their evolutionary response to environmental change? Causes of variation in the timing of autumn migration in a blackcap (*S-atricapilla*) and two garden warbler (*Sylvia borin*) populations. Dans : *Bird Hormones and Bird Migrations : Analyzing Hormones in Droppings and Egg Yolks and Assessing Adaptations in Long-Distance Migration*. Wiley-Blackwell.
- Queller, D.C. 1996. The measurement and meaning of inclusive fitness. *Animal Behaviour* **51** : 229–232.
- Qvarnström, A., Brommer, J.E. & Gustafsson, L. 2006. Testing the genetics underlying the co-evolution of mate choice and ornament in the wild. *Nature* **441** : 84–86.
- Rausher, M.D. 1992. The measurement of selection on quantitative traits - biases due to environmental covariances between traits and fitness. *Evolution* **46** : 616–626.
- Raveh, S., Heg, D., Dobson, F.S., Coltman, D.W., Gorrell, J.C., Balmer, A. & Neuhaus, P. 2010. Mating order and reproductive success in male Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*). *Behavioral Ecology* **21** : 537–547.
- Raveh, S., Heg, D., Viblanc, V.A., Coltman, D.W., Gorrell, J.C., Dobson, F.S., Balmer, A. & Neuhaus, P. 2011. Male reproductive tactics to increase

- paternity in the polygynandrous Columbian ground squirrel (*Urocitellus columbianus*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **65** : 695–706.
- Raynaud, J. & Dobson, F.S. 2011. Scent communication by female Columbian ground squirrels, *Urocitellus columbianus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65** : 351–358.
- Rayor, L.S. & Armitage, K.B. 1991. Social behavior and space-use of young of ground-dwelling squirrel species with different levels of sociality. *Ethology Ecology and Evolution* **3** : 185–205.
- Rebke, M., Coulson, T., Becker, P.H. & Vaupel, J.W. 2010. Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107** : 7841–7846.
- Redmond, L.J., Murphy, M.T., C., D.A. & Sexton, K. 2009. Public information facilitates habitat selection of a territorial species : the eastern kingbird. *Animal Behaviour* **77** : 457–463.
- Reed, T.E., Warzybok, P., Wilson, A.J., Bradley, R.W., Wanless, S. & Sydeman, W.J. 2009. Timing is everything : flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. *Journal of Animal Ecology* **78** : 376–387.
- Rguibi-Idrissi, H., Julliard, R. & Bairlein, F. 2003. Variation in the stopover duration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* in Morocco : effects of season, age and site. *Ibis* **145** : 650–656.
- Robson, D. & Barriocanal, C. 2011. Ecological conditions in wintering and passage areas as determinants of timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds. *Journal of Animal Ecology* **80** : 320–331.
- Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. 2011. Path analysis of the genetic integration of traits in the sand cricket : a novel use of BLUPs. *Journal of Evolutionary Biology* **24** : 1857–1869.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **38** : 231–253.
- Réale, D., McAdam, A.G., Boutin, S. & Berteaux, D. 2003. Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **270** : 591–596.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* **82** : 291–318.
- Sandvik, H., Erikstad, K.E., Barrett, R.T. & Yoccoz, N.G. 2005. The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology* **74** : 817–831.
- Schaper, S.V., Dawson, A., Sharp, P.J., Gienapp, P., Caro, S.P. & Visser, M.E. 2012. Increasing temperature, not mean temperature, is a cue for avian timing of reproduction. *American Naturalist* **179** : E55–E69.

- Scharloo, W. 1991. Canalization - Genetic and developmental aspects. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22** : 65–93.
- Schauroth, C. & Becker, P.H. 2008. Post-fledging body mass increase in common terns *Sterna hirundo* : influence of age, sex and year. *Ibis* **150** : 50–58.
- Scheiner, S.M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24** : 35–68.
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. 1995. Gene-regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology* **9** : 154–168.
- Schwanz, L.E. 2006. Annual cycle of activity, reproduction, and body mass in Mexican ground squirrels (*Spermophilus mexicanus*). *Journal of Mammalogy* **87** : 1086–1095.
- Schwenk, K. 1995. A utilitarian approach to evolutionary constraint. *Zoology* **98** : 251–262.
- Sgro, C.M. & Hoffmann, A.A. 2004. Genetic correlations, tradeoffs and environmental variation. *Heredity* **93** : 241–248.
- Sheldon, B.C., Kruuk, L.E.B. & Merila, J. 2003. Natural selection and inheritance of breeding time and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution* **57** : 406–420.
- Sherman, P.W. 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science* **197** : 1246–1253.
- Sherman, P.W. 1981. Kinship, demography, and belding's ground squirrel nepotism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8** : 251–259.
- Sherman, P.W. 1985. Alarm calls of belding's ground squirrels *Spermophilus beldingi* to aerial predators : nepotism or self-preservation? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17** : 313–324.
- Silk, J.B. 2009. Nepotistic cooperation in non-human primate groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **364** : 3243–3254.
- Singh, J., Budki, P., Rani, S. & Kumar, V. 2012. Temperature alters the photoperiodically controlled phenologies linked with migration and reproduction in a night-migratory songbird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279** : 509–515.
- Solomon, N.G. 2003. A reexamination of factors influencing philopatry in rodents. *Journal of Mammalogy* **84** : 1182–1197.
- Starck, J.M. & Ricklefs, R.E. 1998. *Avian Growth and Development*. Oxford University Press.
- Stearns, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity - phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. *Bioscience* **39** : 436–445.

- Stearns, S.C. & Kawecki, T.J. 1994. Fitness sensitivity and the canalization of life-history traits. *Evolution* **48** : 1438–1450.
- Stefanescu, C., Penuelas, J. & Filella, I. 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology* **9** : 1494–1506.
- Steiner, A. 1972. Mortality resulting from intraspecific fighting in some ground squirrel populations. *Journal of Mammalogy* **53** : 601–603.
- Stenseth, N.C. & Mysterud, A. 2002. Climate, changing phenology, and other life history and traits : nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99** : 13379–13381.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.S. & Lima, M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297** : 1292–1296.
- Stevens, S.D. 1998. High incidence of infanticide by lactating females in a population of Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Canadian Journal of Zoology* **76** : 1183–1187.
- Stevenson, I.R. & Bryant, D.M. 2000. Avian phenology - climate change and constraints on breeding. *Nature* **406** : 366–367.
- Stewart, R.L.M., Francis, C.M. & Massey, C. 2002. Age-related differential timing of spring migration within sexes in passerines. *The Wilson Bulletin* **114** : 264–271.
- Svendsen, G.E. & Armitage, K.B. 1973. Mirror-image stimulation applied to field behavioral studies. *Ecology* **54** : 623–627.
- Szostek, K.L. & Becker, P.H. 2012. Terns in trouble : demographic consequences of low breeding success and recruitment on a common tern population in the German Wadden Sea. *Journal of Ornithology* **155** : 313–326.
- Taylor, P.D. & Grafen, A. 2010. Relatedness with different interaction configurations. *Journal of Theoretical Biology* **262** : 391–397.
- Thackeray, S.J., Sparks, T.H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P.J., Bell, J.R., Botham, M.S., Brereton, T.M., Bright, P.W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T.H., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J.M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I.D., Jones, J.T., Leech, D.I., Roy, D.B., Scott, W.A., Smith, M., Smithers, R.J., Winfield, I.J. & Wanless, S. 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* **16** : 3304–3313.
- Tottrup, A.P., Rainio, K., Coppack, T., Lehikoinen, E., Rahbek, C. & Thorup, K. 2010. Local temperature fine-tunes the timing of spring migration in birds. *Integrative and Comparative Biology* **50** : 293–304.
- Trivers, R.L. 1971. Evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46** : 35–&.

- Téplitsky, C., Mills, J.A., Yarrall, J.W. & Merila, J. 2010. Indirect genetic effects in a sex-limited trait : the case of breeding time in red-billed gulls. *Journal of Evolutionary Biology* **23** : 935–944.
- Téplitsky, C., Mouawad, N.G., Balbontin, J., de Lope, F. & Møller, A.P. 2011. Quantitative genetics of migration syndromes : a study of two barn swallow populations. *Journal of Evolutionary Biology* **24** : 2025–2039.
- van de Pol, M., Heg, D., Bruinzeel, L.W., Kuijper, B. & Verhulst, S. 2006. Experimental evidence for a causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behavioral Ecology* **17** : 982–991.
- van de Pol, M. & Verhulst, S. 2006. Age-dependent traits : A new statistical model to separate within- and between-individual effects. *American Naturalist* **167** : 766–773.
- van de Pol, M. & Wright, J. 2009. A simple method for distinguishing within-versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour* **77** : 753–758.
- van Oers, K., de Jong, G., van Noordwijk, A.J., Kempenaers, B. & Drent, P.J. 2005. Contribution of genetics to the study of animal personalities : a review of case studies. *Behaviour* **142** : 1191–1212.
- Verbeek, M.E.M., Boon, A. & Drent, P.J. 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* **133** : 945–963.
- Verhulst, S. & Nilsson, J.A. 2008. The timing of birds' breeding seasons : a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **363** : 399–410.
- Via, S. 1993. Adaptive phenotypic plasticity - Target or by-product of selection in a variable environment. *American Naturalist* **142** : 352–365.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., Dejong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D. & Vantienderen, P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity - Consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* **10** : 212–217.
- Viblanc, V.A., Arnaud, C.M., Dobson, F.S. & Murie, J.O. 2010. Kin selection in Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*) : littermate kin provide individual fitness benefits. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **277** : 989–994.
- Visser, M.E. 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275** : 649–659.
- Visser, M.E. & Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change : the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **272** : 2561–2569.
- Visser, M.E., Both, C. & Lambrechts, M.M. 2004. Global climate change

- leads to mistimed avian reproduction. Dans : *Birds and Climate Change* (A.P. Møller, W. Fielder & P. Berthold, édés.), vol. 35 de *Advances in Ecological Research*, pp. 89–110. Elsevier.
- Visser, M.E., Caro, S.P., van Oers, K., Schaper, S.V. & Helm, B. 2010. Phenology, seasonal timing and circannual rhythms : towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365** : 3113–3127.
- Visser, M.E., Schaper, S.V., Holleman, L.J.M., Dawson, A., Sharp, P., Gienapp, P. & Caro, S.P. 2011. Genetic variation in cue sensitivity involved in avian timing of reproduction. *Functional Ecology* **25** : 868–877.
- Visser, M.E., van Noordwijk, A.J., Tinbergen, J.M. & Lessells, C.M. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **265** : 1867–1870.
- Waddington, C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* **150** : 563–565.
- Wagner, G.P., Booth, G. & Bagheri, H.C. 1997. A population genetic theory of canalization. *Evolution* **51** : 329–347.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416** : 389–395.
- Waser, P.M. & Jones, W.T. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *Quarterly Review of Biology* **58** : 355–390.
- Waterman, J.M. 1984. Infanticide in the Columbian ground squirrel, *Spermophilus columbianus*. *Journal of Mammalogy* **65** : 137–138.
- Waterman, J.M. 1986. Behaviour and use of space of yearling Columbian ground squirrels, *Spermophilus columbianus*. *Canadian Journal of Zoology* **64** : 1121–1127.
- Watson, M.J., Spendelow, J.A. & Hatch, J.J. 2012. Post-fledging brood and care division in the roseate tern (*Sterna dougallii*). *Journal of Ethology* **30** : 29–34.
- Wauters, L.A., Lens, L. & Dhondt, A.A. 1995. Variation in territory fidelity and territory shifts among red squirrel, *Sciurus vulgaris*, females. *Animal Behaviour* **49** : 187–193.
- Wendeln, H. 1997. Body mass of female common terns (*Sterna hirundo*) during courtship : relationship to male quality, egg mass, diet, laying date and age. *Colonial Waterbirds* **20** : 235–243.
- West, S.A., Griffin, A.S. & Gardner, A. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology* **17** : R661–R672.
- West Eberhard, M.J. 1975. The evolution of social behaviour by kin selection. *Quarterly Review of Biology* **50** : 1–33.

- Wiggett, D. & Boag, D.A. 1992. The resident fitness hypothesis and dispersal by yearling female Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* **70** : 1984–1994.
- Wilson, A.J., Geling, U., Perron, M.C. & Réale, D. 2009. Indirect genetic effects and the evolution of aggression in a vertebrate system. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276** : 533–541.
- Wilson, A.J., Kruuk, L.E.B. & Coltman, D.W. 2005. Ontogenetic patterns in heritable variation for body size : Using random regression models in a wild ungulate population. *American Naturalist* **166** : E177–E192.
- Wilson, A.J., Pemberton, J.M., Pilkington, J.G., Coltman, D.W., Mifsud, D.V., Clutton-Brock, T.H. & Kruuk, L.E.B. 2006. Environmental coupling of selection and heritability limits evolution. *PLoS Biology* **4** : 1270–1275.
- Wilson, A.J., Reale, D., Clements, M.N., Morrissey, M.M., Postma, E., Walling, C.A., Kruuk, L.E.B. & Nussey, D.H. 2010. An ecologist's guide to the animal model. *Journal of Animal Ecology* **79** : 13–26.
- Wilson, A.J. & Réale, D. 2006. Ontogeny of additive and maternal genetic effects : Lessons from domestic mammals. *American Naturalist* **167** : E23–E38.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology : The New Synthesis*. Harvard University Press.
- Winkler, D.W., Dunn, P.O. & McCulloch, C.E. 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99** : 13595–13599.
- Wolf, J.B., Brodie, E.D., Cheverud, J.M., Moore, A.J. & Wade, M.J. 1998. Evolutionary consequences of indirect genetic effects. *Trends in Ecology and Evolution* **13** : 64–69.
- Wolf, S.G., Sydeman, W.J., Hipfner, J.M., Abraham, C.L., Tershy, B.R. & Croll, D.A. 2009. Range-wide reproductive consequences of ocean climate variability for the seabird Cassin's Auklet. *Ecology* **90** : 742–753.

Abstract In evolutionary ecology, behaviours associated with reproduction are particularly interesting because of their impact on reproductive success, and thus their close link to individual fitness. Using long-term individual monitoring of natural populations of a hibernating rodent and a migratory seabird, the aims of this PhD were 1) to determine presence of kin selection and relationship between social environment and philopatry in Columbian ground squirrels (*Urocitellus columbianus*) and 2) estimate the evolutionary potential of the migratory and reproductive phenology in common terns (*Sterna hirundo*).

While long-distance dispersal has been well studied in numerous taxa, our understanding of within-colony movements is still limited, particularly with respect to the social environment. However, spatial organization of kin can be strongly related to the evolution of nepotistic cooperation, which requires kin selection as a necessary condition. My studies show that female Columbian ground squirrels that cooperate with kin have higher inclusive fitness, revealing a strong influence of kin selection. Females are strongly philopatric within the colony and short-distance movements seemed to be linked to sharing of space with kin. Philopatry and spatial accommodation promote strong proximity between kin, which is the basis of their cooperation. These results offer promising research perspectives for the exploration of proximate and ultimate mechanisms of cooperation, particularly linked with the evolution of personality.

In the context of climate change, numerous studies in birds document advances of avian phenology. The study of a declining population of common terns exhibiting a progressive delay of laying dates indicates the importance of evaluating expected evolutionary changes, as well as constraints on migratory and reproductive phenology. My studies found a decrease of the phenotypic and additive genetic variances in arrival date from spring migration with advancing reproductive stage. This result reveals an original case of strong past selection for canalization of a behavioural trait, perhaps representing an evolutionary constraint. Also, while phenology of reproduction is classically considered a female-specific trait, analyses show an indirect environmental effect of male on laying date, linked to the need of partners to be synchronized when arriving from spring migration. In spite of, on one hand, lack of genetic constraints, and on the other hand, significant heritability and genetic variance, expected evolutionary changes for earlier laying dates are limited due to a weak selection. Similarly, the evolutionary potential of arrival date from spring migration is limited. Future research exploring phenotypic plasticity and the mismatch between the phenology of terns and their prey might explain the delay of the reproduction phenology, in contrast with our expectations.

Keywords evolutionary potential, kin selection, reproductive behaviours, phenology, common tern (*Sterna hirundo*), Columbian ground squirrel (*Urocitellus columbianus*)

Résumé En écologie évolutive, les comportements de reproduction sont particulièrement intéressants de part leur impact sur le succès reproducteur et donc leur lien étroit avec la valeur sélective individuelle. En s'appuyant sur des suivis individuels à long-terme de populations naturelles d'un rongeur hibernant et d'un oiseau marin migrateur, cette thèse a eu pour objectif 1) de déterminer la présence de sélection de parentèle et le lien entre l'environnement social et la philopatrie chez le spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*) et 2) d'estimer le potentiel évolutif de la phénologie de la migration et de la reproduction chez la sterne pierregarin (*Sterna hirundo*).

Alors que la dispersion à longue distance a été largement étudiée chez de nombreux taxa, notre compréhension des mouvements au sein d'une colonie, en particulier en tenant compte de l'environnement social, reste limitée. Pourtant l'organisation spatiale des individus apparentés peut être fortement liée à l'évolution de la coopération, qui a pour condition nécessaire la présence de sélection de parentèle. Les travaux de cette thèse montrent que les femelles spermophiles du Columbia coopérant avec des apparentées ont une valeur sélective inclusive plus élevée que les autres femelles, révélant une forte influence de la sélection de parentèle. Les femelles sont fortement philopatrides au sein de la colonie et les mouvements à courte distance semblent liés à un partage de l'espace avec les apparentées. La philopatrie et les ajustements spatiaux permettent une forte proximité entre apparentées, qui est à la base de leur coopération. Ces résultats ouvrent des perspectives prometteuses pour explorer les mécanismes proximaux et ultimes de la coopération, en particulier en lien avec l'évolution des personnalités.

Dans le contexte des changements climatiques, de nombreuses études chez les oiseaux documentent un avancement de la phénologie. L'étude d'une population déclinante de sternes pierregarins montrant un retard progressif des dates de ponte soulève l'importance d'évaluer les changements évolutifs attendus ainsi que les contraintes évolutives pour la phénologie de la migration et de la reproduction. Ces travaux montrent une diminution des variances phénotypique et génétique additive de la date d'arrivée de la migration printanière avec l'avancement du stade reproducteur. Ce résultat révèle un cas original de forte sélection passée pour la canalisation d'un trait comportemental, pouvant représenter une contrainte évolutive pour ce caractère. En outre, alors que la phénologie de la reproduction est classiquement considérée comme un caractère femelle-spécifique, l'analyse révèle un effet environnemental indirect du mâle sur la date de ponte, lié à la nécessité d'une synchronisation entre les partenaires pour l'arrivée de la migration printanière. Malgré d'une part l'absence de contraintes génétiques et d'autre part une héritabilité et une variance génétique additives significatives, les changements évolutifs attendus pour des dates de ponte plus précoces sont restreints du fait d'une sélection faible. De même, le potentiel évolutif de la date d'arrivée de la migration est limité. Des recherches futures explorant la plasticité phénotypique et la désynchronisation entre la phénologie des sternes et leurs proies pourraient expliquer le retard de la phénologie de la reproduction en contraste avec nos prédictions.

Mots-clés potentiel évolutif, sélection de parentèle, comportements de reproduction, phénologie, sterne pierregarin (*Sterna hirundo*), spermophile du Columbia (*Urocitellus columbianus*)