UNIVERSITE ECOLOGIE BRETAGNE GEOSCIENCES LOIRE AGRONOMIE ALIMENTATION

UNIVERSITÉ DE RENNES 1

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES 1
COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 600
Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation
Spécialité : ***Ecologie, Evolution***

Par

Rémi CHAMBON

Dynamiques spatio-temporelles individuelles chez une sous-population migratrice partielle d'une espèce limicole pionnière, l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*)

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 12 décembre 2018
Unité de recherche : EA 7462 G-TUBE
Thèse dirigée par : Frédéric YSNEL, Sébastien DUGRAVOT et Guillaume GELINAUD

Rapporteurs avant soutenance :

Romain JULLIARD	PR, CESCO – MNHN, Paris
Roger PRADEL	DR, CEFE – CNRS, Montpellier

Composition du Jury :

Président	
Marie TRABALON	PR, EthoS – CNRS, Rennes
Rapporteurs	
Romain JULLIARD	PR, CESCO – MNHN, Paris
Roger PRADEL	DR, CEFE – CNRS, Montpellier
Examinateurs	
Blandine DOLIGEZ	CR (HDR), LBBE – CNRS, Lyon
Pascaline LE GOUAR	MCF, ECOBIO – CNRS, Rennes
Directeur	
Frédéric YSNEL	MCF (HDR), G-TUBE, Rennes

« *Les espèces qui survivent ne sont pas les plus fortes,*

ni les plus intelligentes,

mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. »

(Charles Darwin)

« La connaissance s'acquiert par l'expérience,

tout le reste n'est que de l'information. »

(Albert Einstein)



Photographie d'une Avocette élégante (Recurvirostra avosetta) juvénile,

prise par Emmanuel de Margerie dans le Golfe du Morbihan.

Remerciements :

Puisque toute histoire a un commencement, mes premiers remerciements vont à Marie-Hélène Chappoux qui a su me transmettre avec brio sa passion pour la Biologie et l'Ecologie lors de mes années passées au lycée agricole de Marmilhat, à Lempdes. Bien évidemment, cela m'a conduit à intégrer par la suite un cursus d'études supérieures en Biologie à l'Université ! Je tiens alors à remercier toute l'équipe des enseignants-chercheurs de l'Université Jean Monnet de Saint-Etienne, et tout particulièrement l'Equipe de Neuro-Ethologie Sensorielle (E.N.E.S. – U.M.R. 9197 : Joël Attia, Marilyn Beauchaud, Alain Blanc, Florence Levrero, Nicolas Mathevon, Frédéric Sèbe, Clémentine Vignal, et les anciens doctorants) pour avoir confirmé et significativement développé mon intérêt pour la recherche en comportement animal. Je tiens également à remercier ceux qui ont été mes maîtres de stage durant ces années. Ainsi, j'adresse un grand merci à Tudor Draganoiu du Laboratoire d'Ethologie Cognition et Développement (L.E.C.D.) de l'Université Paris Nanterre, pour son formidable encadrement lors de mon stage de Master 2, et qui développa fortement mon intérêt scientifique et personnel pour l'avifaune. J'en profite pour remercier Elodie Schloesing avec qui j'ai partagé de nombreuses semaines de terrain à l'occasion de ce stage, et je te souhaite bon courage pour la suite !

Puisqu'après le Master vient le Doctorat, j'en viens à remercier les personnes que j'ai côtoyées durant mes années de Thèse à l'Université de Rennes 1. Mais dans un premier temps, je remercie grandement Nathalie Théret et Marie Trabalon pour leur implication dans la direction et gestion de l'Ecole Doctorale Vie Agronomie et Santé (V.A.S.). Je remercie Frédéric Ysnel pour m'avoir accueilli au sein de son équipe après avoir accepté de superviser mon travail en tant que directeur de Thèse. Bien-évidemment, je remercie chaleureusement Sébastien Dugravot qui co-encadra mon travail : merci pour ta disponibilité, ta grande sympathie et ton soutien continu ! Par ailleurs, je remercie sincèrement Guillaume Gélinaud, conservateur de la réserve naturelle des marais de Séné (association Bretagne Vivante), sans qui ma Thèse de Doctorat n'aurait pu exister. Merci à toi d'avoir accepté de co-encadrer ma Thèse qui se basa en grande partie sur les données que tu as acquises et centralisées depuis de nombreuses années. Je remercie également tous les ornithologues bénévoles et professionnels qui ont contribué à la collecte de ces données (Jean-Christophe Lemesle, Alain Gentric et bien d'autres encore). Merci à Frédéric Touzalin pour sa contribution considérable

au programme, pour m'avoir accueilli lors des sessions de terrain, pour avoir partagé ses connaissances, et pour tous les bons moments.

Je remercie également Denis Poinsot et Maxime Hervé pour le partage de leurs connaissances et pour leur accompagnement dans le cadre des enseignements que j'ai effectués lors de ma dernière année de Thèse. Pour leur sympathie, leur disponibilité et leur pédagogie, je remercie les membres du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (C.E.F.E. – U.M.R. 5175) de Montpellier ayant animé la formation M.I.H.S.U. (« Modelling Individual Histories with State Uncertainty ») en 2017. Par ailleurs, je suis particulièrement reconnaissant envers Jean-Marc Paillisson, du laboratoire Ecobio (U.M.R. 6553) de l'Université de Rennes 1, pour nos nombreuses discussions et pour son aide très précieuse. Puis, un énorme merci à tous les colocataires du couloir du deuxième étage du bâtiment 25 du campus de Beaulieu (Nadège Bélouard, Véronique Béquet, Timothée Besse, Alexandre Carpentier, Cyril Courtial, Pierre Devogel, El-Aziz Djoudi, Virginie Dos Santos, Géraldine Dubourg, Frédéric Fonteneau, Donatien François, Mathieu Lagarde, Nicolas Lefébure, Jean-François Mboumba, Maryline Meril-Steinhart, Loïs Morel, Julien Pétillon, Lionel Picard et Loïc Valéry), ainsi qu'à celles et ceux du laboratoire d'Ethologie Animale et Humaine (EthoS – U.M.R. 6552 : notamment Vanessa André, Marjorie Cellier, Morgane Chrétien, Camille Coye, Pierre Deleporte, Antoine L'azou, Stéphane Louazon, Emmanuel de Margerie et Mathilde Stomp). Ce fut très sympa de goûter à la légendaire hospitalité bretonne en votre compagnie, en particulier place Sainte-Anne (et ce, de très nombreuses fois) !

Enfin, je ne peux que remercier ma famille proche, et notamment mes parents pour m'avoir soutenu tout au long de mes (longues) études. Je remercie également ma compagne et mes amis de longue date tels que Mélissa Thomas (j'espère que tu ne m'as pas oublié dans tes remerciements de Thèse ^^) et Hermann Petera pour leur présence et leur soutien infaillible. Nathan Ingrao le géologue, merci pour tes dessins ! Par ailleurs, je tiens à remercier les membres du jury ayant accepté d'évaluer mon travail avec enthousiasme.

Puisque le Doctorat est non seulement un diplôme, mais également une aventure humaine, merci à tous ceux qui ont croisé mon chemin au cours de ces années !

Préambule :

Ce manuscrit de Thèse est le fruit d'un travail de 28 mois réalisé au sein de l'E.A. Biodiversité et Gestion des Territoires de l'Université de Rennes 1, sous la direction de Frédéric Ysnel, et le co-encadrement de Sébastien Dugravot et Guillaume Gélinaud (initiateur du projet relatif à cette Thèse). Durant cette période, mon occupation principale consistait à valoriser une base de données de type Capture-Marquage-Recapture dont le modèle d'étude était l'Avocette élégante (*i.e.* identification de questions biologiques pertinentes et adaptées sur la base de la littérature spécialisée, gestion et ajustement des données brutes, réalisation des analyses statistiques, rédaction d'articles scientifiques, et communication des travaux à un public scientifique ou non lors de rencontres organisées). Dans ce cadre, j'ai également participé à plusieurs sessions de terrain en période de reproduction et en période hivernale (total cumulé estimé à environ quatre mois) afin de me familiariser avec l'écologie de l'espèce, et avec l'objectif de contribuer à la collecte, toujours d'actualité, des données individuelles (*i.e.* capture et marquage de nouveaux individus, puis identification, localisation et observation d'individus déjà marqués).

La principale valorisation des résultats se fit sous la forme d'articles scientifiques. Au total, quatre articles ont été rédigés et sont présentés dans ce document, du **Chapitre II** au **Chapitre V**, à raison d'un article par chapitre. Le statut de publication (*i.e.* publié, accepté, en révision majeure ou mineure, soumis ou en préparation) de chaque article, à la date de soumission du présent document, est disponible au début des **Chapitres II** à **V**. Le **Chapitre I** constitue une synthèse générale des travaux qui ont été réalisés au cours de la période de Thèse, rédigée en français et avec une structure correspondant globalement au modèle standard d'un article scientifique (*i.e.* Résumé, Introduction, Matériel et Méthodes, Résultats, Discussion, Conclusion et Références). Ce choix de structure a été fait afin de favoriser l'accessibilité des tenants et aboutissants des études présentées à des lecteurs non-spécialistes ou non-scientifiques. En effet, au-delà de l'objectif pédagogique relatif à l'écriture de ce manuscrit dans le cadre de l'obtention du diplôme de Doctorat en Ecologie et Evolution, je souhaite que ce document puisse être compréhensible et utilisable par des personnes francophones étant par exemple impliquées dans la gestion de sites de reproduction ou d'hivernage (*e.g.* réserves naturelles ou sites Natura 2000) utilisés par l'Avocette élégante ou d'autres espèces laro-limicoles aux exigences écologiques comparables. En effet, les questions

traitées et les résultats obtenus dans les quatre articles présentés dans ce document s'inscrivent dans des problématiques de science fondamentale et appliquée. Ainsi, la lecture seule du **Chapitre I** permet de mesurer la pertinence des questions biologiques explorées, de comprendre les hypothèses considérées et les principales méthodes employées pour les tester, de lier les différents résultats majeurs, et d'avoir un regard critique sur les apports des études réalisées. Les chapitres supplémentaires (**Chapitres II** à **V**) offrent quant à eux un accès à une description plus poussée et détaillée des hypothèses testées, des données utilisées, des méthodes d'analyses et des résultats relatifs à chaque question biologique explorée.

Table des matières :

Chapitre I 1

1. Introduction..... 3

1.1. Dynamiques de populations et comportements individuels 3
1.2. Deux périodes d'importance chez les espèces aviaires et suivis individuels 5
1.3. Période hivernale : focus sur la migration partielle 6

1.3.1. Diversité du comportement hivernal et migration partielle 6
1.3.2. Contrôle de la migration partielle.....7
1.3.3. Conséquences du comportement hivernal.....10
1.3.4. Nécessité d'étudier les comportements hivernaux individuels sur le long terme.....13

1.4. Période de reproduction : fidélité au site et dispersion..... 14

1.4.1. Définition du phénomène de dispersion 14
1.4.2. Déterminants de la sélection du site de reproduction 15
1.4.3. Nécessité de l'étude de la sélection du site de reproduction à l'échelle individuelle sur le long terme.....19

1.5. Changements globaux et espèces limicoles 20

1.5.1. Réchauffement climatique et transformation des habitats 20
1.5.2. Perturbation des habitats côtiers utilisés par les espèces limicoles 20
1.5.3. Nécessité de l'évaluation des actions de gestion des habitats.....22

1.6. L'Avocette élégante comme modèle d'étude 23

1.6.1. Plusieurs populations à l'échelle du globe.....23
1.6.2. Population d'Europe de l'Ouest et sous-populations.....24
1.6.3. Sous-population française du littoral Manche-Atlantique 25
1.6.4. Utilisation de l'habitat au cours du cycle annuel.....27
1.6.5. Un modèle d'étude pertinent.....29

1.7. Productions scientifiques, questions biologiques, hypothèses et prédictions 32

1.7.1. Choix du premier comportement hivernal (Chapitre II – Article 1).....33
1.7.2. Fidélité au comportement hivernal (Chapitre III – Article 2) 34
1.7.3. Fidélité au site de reproduction (Chapitre IV – Article 3).....34
1.7.4. Efficacité de la création d'îlots de nidification (Chapitre V – Article 4).....35

2. Matériel et Méthodes 37

2.1. Collecte des données..... 37

2.1.1. Origine des données.....37
2.1.2. Sites natals.....37
2.1.3. Marquage individuel.....39
2.1.4. Suivis individuels en période hivernale et comportements hivernaux.....45
2.1.5. Suivis individuels en période de reproduction et sélection du site de reproduction.....47
2.1.6. Création d'îlots de nidification comme mesure de gestion des habitats de reproduction 48

2.2. Analyse des données 50

2.2.1. Généralités.....50
2.2.2. Choix du premier comportement hivernal.....50

2.2.3. Fidélité au comportement hivernal et au site de reproduction 50
2.2.4. Efficacité de la création d'îlots de nidification 56

3. Résultats 58

3.1. Choix du premier comportement hivernal 58
3.2. Fidélité au comportement hivernal 58
3.3. Fidélité au site de reproduction 59
3.4. Efficacité de la création d'îlots de nidification 61

4. Discussion 63

4.1. Dynamiques spatio-temporelles individuelles 63

4.1.1. Description, déterminants et fidélité au comportement hivernal 63
4.1.2. Evolution du comportement migratoire et migration partielle 69
4.1.3. Sélection du site de reproduction 73
4.1.4. Dynamique de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français 76

4.2. Critique des données individuelles de type C.M.R. issues de programmes de baguage 78

4.2.1. Principaux atouts du baguage dans le cadre d'études de type C.M.R. 78
4.2.2. Principaux effets non-désirés inhérents au baguage pour les programmes de C.M.R. 79
4.2.3. Limites des programmes personnels de baguage 81
4.2.4. Utilisation de méthodes complémentaires dans les études de suivis individuels 84

4.3. Contribution à l'élaboration d'un cadre de gestion pour la conservation de l'espèce 86

4.3.1. Des sites à préserver et à gérer 86
4.3.2. Mesures dédiées aux sites d'hivernage 88
4.3.3. Actions de gestion pour les sites de reproduction 90

4.4. Synthèse de quelques perspectives de recherche d'intérêt 94

5. Conclusion 96
6. Références 97

Chapitre II 115

1. Abstract 117
2. Introduction 118
3. Methods 121

3.1. Study sites and fieldwork 121

3.1.1. Breeding colonies 121
3.1.2. Capture and ringing 122
3.1.3. Winter re-sightings 122

3.2. Data selection 123
3.3. Statistical analyses 124

3.3.1. Distribution pattern of wintering birds 124
3.3.2. Correlates to wintering tactics 125

4. Results 127

4.1. Distribution pattern of wintering birds 127
4.2. Correlates to wintering tactics 128

5. Discussion 131
6. Conclusion 134
7. Acknowledgements 135
8. References 136
9. Supplementary Material 139

9.1. Appendix 1: Re-sighting locations and wintering regions 139
9.2. Appendix 2: Hatching date estimation and categorization 140

Chapitre III 143

1. Abstract 145
2. Introduction 146
3. Methods 149

3.1. Data collection and selection 149
3.2. Multisite capture-recapture modelling 151
3.3. Ethical note 154

4. Results 155

4.1. Final multi-parameter model 155
4.2. Estimates 156

5. Discussion 158
6. Acknowledgements 162
7. References 163
8. Supplementary Material 167

8.1. Appendix 1: Elementary probability matrices 167
8.2. Appendix 2: Goodness-of-fit (GOF) results 168
8.3. Appendix 3: Tested models 169
8.4. Appendix 4: Site-fidelity index 170
8.5. Appendix 5: Model selection results 171

Chapitre IV 173

1. Abstract 175
2. Introduction 176
3. Methods 179

3.1. Breeding sites and ringed birds 179
3.2. Individual encounter histories 180
3.3. Multisite capture-recapture modelling 182
3.4. Site fidelity and wintering tactic 184

4. Results 186

4.1. Description of the individual encounter histories 186
4.2. Final multi-parameter model 186
4.3. Site fidelity and wintering tactic 187

5. Discussion 190
6. Acknowledgements 193
7. References 194
8. Supplementary Material 199

8.1. Appendix 1: Inter-site distances (km) 199
8.2. Appendix 2: Re-sightings map 200
8.3. Appendix 3: Elementary probability matrices 201
8.4. Appendix 4: Goodness-of-fit (GOF) results 203
8.5. Appendix 5: Tested models 204
8.6. Appendix 6: Model selection results 205
8.7. Appendix 7: Detailed settlement probabilities 207

Chapitre V 209

1. Abstract 211
2. Introduction 212
3. Methods 214

3.1. Study area 214
3.2. Management actions 215
3.3. Banding survey 216
3.4. Field procedures 216
3.5. Data analyses 216

3.5.1. Before-After-Control-Impact design 216
3.5.2. Comparison with the reference ponds. 217
3.5.3. Selection of the control and reference ponds. 217
3.5.4. Evolution of nesting response across the years in the managed ponds. 218
3.5.5. Relative importance of nests built in the managed ponds. 218
3.5.6. Management and environmental variables. 218
3.5.7. Individual data from marked birds. 219

4. Results 220

4.1. Before-After-Control-Impact design 220
4.2. Comparison with the reference ponds 220
4.3. Evolution of nesting response across the years in the managed ponds 220
4.4. Relative importance of nests built in the managed ponds 222
4.5. Management and environmental variables 222
4.6. Individual data from marked birds 223

5. Discussion 224
6. Acknowledgements 226
7. References 227

Chapitre I

SYNTHESE

Dynamiques spatio-temporelles individuelles chez une sous-population migratrice partielle d'une espèce limicole pionnière, l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*)

Chambon*, R.

(2018)

*E.A. 7462 G-TUBE – Site Rennais: Biodiversité et Gestion des Territoires, Université de Rennes 1, Rennes, France.

*E-mail : remi.chambon.1@gmail.com

1. Introduction

1.1. Dynamiques de populations et comportements individuels

La distribution et l'abondance globale d'une espèce animale peuvent fournir d'importantes informations concernant ses exigences écologiques et les menaces relatives à sa conservation (Bibby *et al.* 2000, Colwell 2010) et résultent de la dynamique de ses populations constitutives (McCrea & Morgan 2014, Royle *et al.* 2014). Ces dynamiques populationnelles sont elles-mêmes influencées par un ensemble de paramètres démographiques, à savoir la natalité, l'immigration, la mortalité et l'émigration (**Figure 1** ; Rockwood 2006, Princée 2016). Bien que les suivis populationnels (*e.g.* données d'absence/présence et dénombrements) constituent une source d'informations descriptives précieuse concernant les évolutions de l'occupation des habitats et de l'abondance des espèces concernées, l'estimation des paramètres démographiques populationnels et l'étude des comportements individuels sont essentielles à la compréhension de ces variations observées (**Figure 1** ; Cappuccino & Price 1995, Royle *et al.* 2014).

L'étude des dynamiques spatio-temporelles individuelles, ici définie comme l'étude des distributions individuelles et de leurs variations à travers l'espace et le temps (*e.g.* changement de site de reproduction entre années successives), constitue un axe d'investigation majeur dans ce contexte (**Figure 1**). Effectivement, les sites utilisés par les individus d'une espèce donnée définissent spatialement la distribution de ses populations. De plus, l'hétérogénéité relative aux conditions environnementales rencontrées localement par les individus au sein de ces sites, ou encore lors des mouvements intersites, peuvent affecter immédiatement ou ultérieurement certains de leurs traits phénotypiques, ainsi que leur fitness (*i.e.* combinaison de composantes de survie et de reproduction ; Birkhead 1977, Osborne & Osborne 1980, Reid *et al.* 2003, Lescroël *et al.* 2009, Harrison *et al.* 2010), et par conséquent la dynamique de leur population (Van Noordwijk & de Jong 1986, Benton *et al.* 2006, Norris & Marra 2007, Vindenes *et al.* 2008, Clutton-Brock & Sheldon 2010, Dochtermann & Gienger 2012). Dans ce contexte, l'étude des distributions individuelles viserait idéalement à réaliser une analyse descriptive et estimative des patrons de distribution, ainsi qu'à étudier les déterminants et conséquences leur étant associés, en se basant sur des suivis individuels.

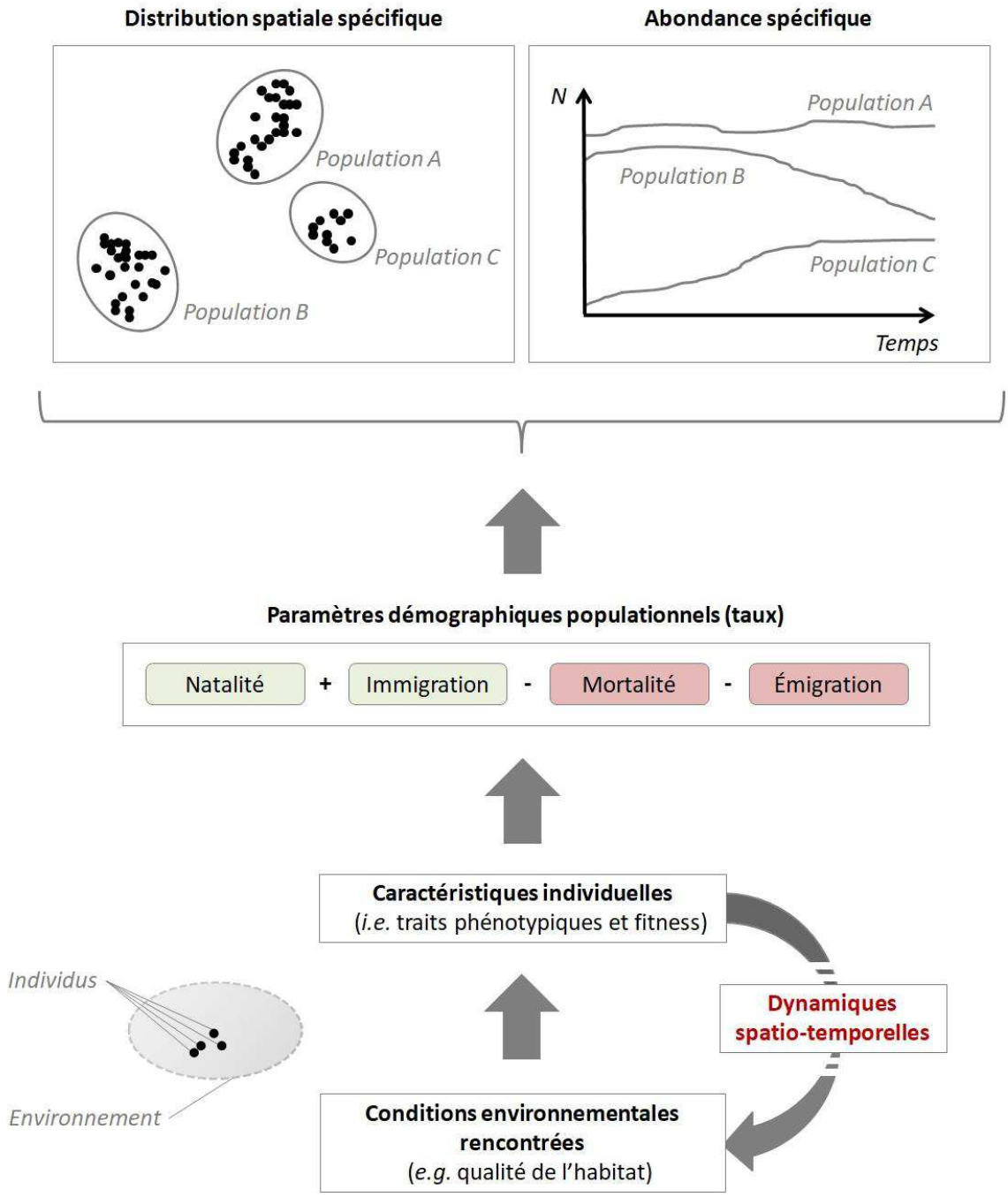


Figure 1. Effet des dynamiques spatio-temporelles individuelles sur les paramètres démographiques populationnels influençant alors la distribution spatiale et l'abondance des populations d'une espèce donnée. A l'échelle individuelle, certaines conditions environnementales pourront influencer diverses caractéristiques telles que les traits phénotypiques (*e.g.* condition corporelle) et la fitness (*e.g.* succès reproducteur), induisant alors des comportements de déplacements entre les saisons et années (*i.e.* dynamiques spatio-temporelles individuelles). Ces mouvements vont ensuite soumettre les individus à des conditions environnementales particulières, pouvant à leur tour modifier certains de leurs traits phénotypiques, ainsi que leur fitness. La somme de ces conséquences à l'échelle individuelle définira les taux (*i.e.* estimation et structuration) des paramètres démographiques populationnels, entrainant alors un certain patron de distribution et d'abondance à l'échelle de l'espèce.

1.2. Deux périodes d'importance chez les espèces aviaires et suivis individuels

Les oiseaux constituent un taxon de Vertébrés Tétrapodes relativement vaste (plus de 10 000 espèces recensées ; Brusatte *et al.* 2015) et sont particulièrement célèbres pour leur mobilité (Dingle 1980, Newton 2008). En effet, la capacité de vol leur a permis d'occuper différentes niches écologiques, en colonisant de nombreux habitats (Dingle 1996, Dingle & Drake 2007). Leur large distribution résulte principalement de leur faculté à réaliser des déplacements cruciaux pour leur survie, palliant alors les conséquences relatives à la variation des conditions environnementales au cours des saisons (*i.e.* mouvements migratoires ; Gauthreaux 1982, Ketterson & Nolan 1982, Berthold 2001, Dingle 1996, Dingle & Drake 2007, Newton 2008). Parmi les espèces peuplant notamment la région biogéographique du Paléarctique Ouest, le cycle annuel des individus se divise typiquement en deux grandes périodes principales, impliquant des conditions environnementales distinctes (Newton 2008, Zucca 2010) : la période hivernale et la période de reproduction. De façon générale, les sites pouvant accueillir les individus d'une espèce aviaire donnée au cours de leur cycle annuel peuvent être multiples et impliquer diverses conditions environnementales locales susceptibles d'impacter leur fitness (Norris *et al.* 2004, Newton 2008, Lok *et al.* 2011), et par conséquent la dynamique de leur population (Sæther & Bakke 2000a, 2000b, Newton 2006). Ainsi, chez les oiseaux, l'étude des distributions individuelles au cours des périodes hivernales et de reproduction présente à la fois des enjeux de science fondamentale et des enjeux de conservation (Coulson 1984, Cooch & Cooke 1991, Regehr 2003, Phillips *et al.* 2005, Trebilco *et al.* 2008, Pearce & Petersen 2009, Shillinger *et al.* 2012).

Toutefois, l'étude des comportements individuels implique la sélection d'outils adaptés aux questions biologiques, à l'écologie de l'espèce et aux avancées technologiques (Robinson *et al.* 2010). Dans le cadre de l'étude des dynamiques spatio-temporelles individuelles, il est nécessaire de pouvoir suivre un nombre conséquent d'individus identifiables sur un nombre optimal de sites leur étant favorables tout au long du cycle annuel, et ce, durant plusieurs années successives. Certains outils permettent d'assigner ponctuellement des zones d'hivernage ou de reproduction à des individus capturés, sur la base de méthodes indirectes, telles que l'analyse des ratios d'isotopes stables (Bearhop *et al.* 2004, Oppel & Powell 2008). D'autres, comme les traceurs G.P.S. et les enregistreurs de géolocalisation (« geolocator loggers »), permettent un suivi précis et continu des mouvements individuels ainsi que la

détermination des sites occupés (Bächler *et al.* 2010, McKinnon *et al.* 2013, Jodice *et al.* 2015, Ouwehand *et al.* 2015, Northrup *et al.* 2018). Cependant, ces méthodes limitent fortement les effectifs suivis et ne peuvent être applicables à toutes les espèces. De plus, la collecte des données est souvent liée à une période de suivi relativement restreinte et la récupération des données est la plupart du temps conditionnelle au retour des individus ayant survécu (Fiedler 2009). Le baguage couleur, quant à lui, permet de marquer efficacement un nombre important d'individus, avec un coût financier relativement modeste. Il permet d'identifier ces individus *a posteriori*, tout en les localisant précisément au cours de leur cycle annuel et en leur associant des observations comportementales d'intérêt, moyennant un travail de terrain toutefois conséquent (Gunnarsson *et al.* 2005). Ce type de marquage et de suivi individuel permet alors de construire des bases de données de type Capture-Marquage-Recapture (C.M.R.).

1.3. Période hivernale : focus sur la migration partielle

1.3.1. Diversité du comportement hivernal et migration partielle

Chez les oiseaux, le comportement hivernal, et plus particulièrement le comportement de migration, a fortement retenu l'attention du monde de la recherche scientifique depuis le milieu du 20ème siècle (Greenberg & Marra 2005). Globalement, les populations aviaires affichent une diversité de tendances, sur la base du comportement hivernal des individus les constituant (Newton 2008, Zucca 2010). Cependant, il est possible de catégoriser typiquement cette variabilité populationnelle en trois catégories. Cette distinction se base sur les comportements individuels majoritaires observés au sein de chaque population et ne tiennent pas compte des comportements individuels assimilables à des cas anecdotiques. Ainsi, tous les individus issus de populations strictement résidentes (ou sédentaires), hivernent au sein de la région qu'ils utilisent en période de reproduction, alors que l'ensemble des individus issus de populations strictement migratrices hivernent sur des quartiers distants. Puis, dans le cas de la migration partielle, certains individus d'une population donnée hivernent au sein de son aire de reproduction alors que les autres migrent vers des quartiers lointains. A titre d'exemple, en Europe occidentale, les populations strictement sédentaires sont minoritaires et réunissent principalement des espèces forestières telles que les Pics et les Sitelles, ou bien même de nombreuses espèces de Gallinacés (Zucca 2010). Les populations européennes de

Pouillots fitis (*Phylloscopus trochilus*), quant à elles, sont considérées comme strictement migratrices, avec des individus migrant sur une distance variant entre 5 000 et 9 500 km afin de rallier les quartiers d'hivernage africains, à raison d'environ 85 km de distance parcourue par jour (Zucca 2010). Finalement, la migration partielle est généralement prédominante dans les régions tempérées avec des distances de migration souvent plus modérées (Newton 2008, Zucca 2010). Par ailleurs, les débats relatifs à la détermination des processus ayant conduit à l'apparition du comportement de migration, et à l'évolution des tendances migratrices entre les populations ne sont toujours pas clos (Cox 1985, Rappole 1995, Safriel 1995, Chesser & Levey 1998, Berthold 1999, Bell 2000, Rappole & Jones 2002, Salewski & Bruderer 2007, Bruderer & Salewski 2008). Dans ce contexte, le phénomène de migration partielle se trouve être particulièrement intéressant pour étudier les déterminants et conséquences du comportement hivernal à l'échelle individuelle et populationnelle (Chapman *et al.* 2011).

1.3.2. Contrôle de la migration partielle

Dans un cadre de migration partielle, le contrôle du comportement hivernal peut être situé le long d'un continuum dont les deux extrémités se réfèrent respectivement à une migration partielle obligatoire et facultative (**Figure 2** ; Lack 1943, Biebach 1983, Lundberg 1987, Lundberg 1988, Berthold 2001, Newton 2008, Chapman *et al.* 2011, Dingle 2014, Hegemann *et al.* 2015). Pour la migration partielle obligatoire, un déterminisme génétique mène à la coexistence de deux stratégies hivernales (Biebach 1983, Lundberg 1988, Berthold 2001). A l'opposé, la migration partielle facultative est considérée comme étant une stratégie conditionnelle menant à deux écophénotypes appelés tactiques (Ketterson & Nolan 1983, Lundberg 1987, Lundberg 1988, Alcock 2013). Plus clairement, c'est la combinaison de conditions environnementales (*e.g.* phénomène densité-dépendent et sévérité de l'hiver) et de caractéristiques individuelles (*e.g.* condition corporelle et statut de dominance) qui conduisent à la coexistence de deux tactiques hivernales (**Figure 2** ; Ketterson & Nolan 1976, Gauthreaux 1982, Lundberg 1985, Kaitala *et al.* 1993, Hötker 1998, Pérez-Tris & Telleria 2002, Chapman *et al.* 2011, Hegemann *et al.* 2015).

Les facteurs impliqués dans le contrôle de la migration partielle facultative, ainsi que l'influence de ces facteurs (*i.e.* patron et degré d'influence), peuvent tout particulièrement varier selon l'âge des individus (**Figure 2**). Notamment, la distinction des individus de première

année et des individus plus âgés s'avère être pertinente dans ce contexte. En effet, pour les premiers, quitter ou non son aire natale et rejoindre alors éventuellement un autre site pour passer l'hiver, se trouve être une des premières décisions cruciales à prendre au cours de leurs premiers mois de vie (Sans-Aguilar *et al.* 2012). Ainsi, contrairement aux individus plus âgés, ces jeunes n'ont encore aucune expérience concernant l'évènement d'hivernage, et certaines caractéristiques associées à leur éclosion peuvent influencer leur premier comportement hivernal. La date d'éclosion et la condition corporelle au moment de l'envol peuvent être considérées comme deux déterminants principaux du comportement hivernal chez les oiseaux de première année (Schwabl & Silverin 1990, Colwell *et al.* 2010). Chez la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), Smith & Nilsson (1987) ont montré que les mâles éclos tardivement ont une plus forte probabilité d'adopter un comportement migrateur au premier hiver par rapport aux individus éclos plus tôt dans la saison de reproduction. La compétition interindividuelle pour les ressources alimentaires a notamment été suggérée pour expliquer ce résultat. Ainsi, les oiseaux éclos en début de saison auraient un avantage en termes de dominance et d'occupation des territoires disponibles (« dominance hypothesis »), contraignant alors les individus éclos tardivement à migrer (Smith & Nilsson 1987, Schwabl & Silverin 1990). Chez le Pluvier neigeux (*Charadrius nivosus*), Colwell *et al.* (2007) ont montré que la probabilité de migration au premier hiver est plus élevée chez les individus éclos précocement. Sur la base du comportement grégaire de l'espèce, les auteurs ont suggéré que l'influence de la date d'éclosion pouvait être liée à un déterminant social. Ainsi, les jeunes pluviers à l'envol, éclos en début de saison de reproduction, développeraient leur tendance migratrice en quittant précocement leur colonie d'origine à la recherche de groupes postnuptiaux, tandis que les adultes sont encore en train de se reproduire au sein de ces colonies natales (Colwell *et al.* 2007, Colwell 2010). Enfin, Barbraud *et al.* (2003) ont montré que les jeunes Flamants roses (*Phoenicopterus ruber*) présentant une bonne condition physique au moment de l'envol ont une plus grande probabilité de quitter leur région natale au premier hiver et de parcourir de grandes distances afin de rejoindre leurs quartiers d'hivernage, par rapport aux jeunes présentant une condition physique plus faible.

De plus, chez de nombreuses espèces, la distribution hivernale des jeunes se distingue de celle des adultes, et la fidélité au site d'hivernage varie alors avec l'âge (**Figure 2** ; Cristol *et al.* 1999, Marchi *et al.* 2010, Sanz-Aguilar *et al.* 2012). Plusieurs hypothèses ont été proposées

afin d'expliquer ces variations. Sous l'hypothèse de dominance, la dominance exercée par les adultes (*e.g.* réquisition des ressources alimentaires se faisant rares) forcerait les jeunes individus, majoritairement subordonnés, à adopter un comportement de migration (Gauthereaux 1978, 1982, Townshend 1985, Smith & Nilsson 1987, Schwabl & Silverin 1990, Cristol *et al.* 1999, Newton 2008). Ainsi, la probabilité de migrer, et par conséquent la fidélité à la tactique migratrice, diminueraient avec l'âge, sur la base d'une augmentation du statut de dominance avec l'expérience (Townshend 1985). Par ailleurs, une hypothèse liée à la date d'arrivée des individus reproducteurs sur les sites de nidification a été également avancée (« arrival-time hypothesis » ; Myers 1981). Celle-ci suggère que les oiseaux hivernant au plus proche des sites de reproduction de leur population bénéficient d'une date d'arrivée précoce et avantageuse sur ces sites (*e.g.* utilisation d'un emplacement de nidification plus favorable et appariement avec des individus de meilleure qualité ; Ketterson & Nolan 1983, Møller 1994, Smith & Moore 2005, Newton 2008). Cette hypothèse prédit alors une diminution de la probabilité de migrer et de la fidélité à la tactique migratrice, avec l'âge jusqu'à maturité sexuelle. Par exemple, il a été montré que les jeunes Goélands marins (*Larus fuscus*) changent progressivement leur comportement hivernal durant les trois premières années de leur vie, pour hiverner à distance décroissante des sites de reproduction (Marques *et al.* 2010). Plus généralement, les prédictions qui dérivent des deux hypothèses présentées précédemment sont convergentes. Sous cette convergence, la dominance pourrait constituer une composante des mécanismes proximaux influençant le comportement hivernal (Gauthreaux 1982 dans Ketterson & Nolan 1983).

Cependant, tous ces résultats tendent à suggérer une modulation des déterminants du comportement hivernal (*i.e.* variation des facteurs clefs et de leur patron et degré d'influence), par certaines dimensions de l'écologie de l'espèce considérée, telles que son système social et son régime alimentaire (**Figure 2**). Par exemple, de nombreuses espèces de passereaux maintiennent un comportement territorial durant l'hiver (*e.g.* chez le Rougegorge familier, *Erithacus rubecula*: Schwabl & kriner 1991 ; chez la Paruline à capuchon, *Wilsonia citrina*: Stutchbury 1994 ; ou encore chez le Rougequeue noir, *Phoenicurus ochruros*: Cuadrado 1995). Ce comportement leur permet d'assurer l'acquisition de ressources alimentaires relativement rares en hiver, ainsi que l'acquisition d'un territoire de reprodution. C'est alors la forte compétition interindividuelle pour l'acquisition de ces ressources durant l'hiver, associée aux

comportements agonistiques qui en résultent, qui conduit généralement à la tactique résidente pour les individus dominants et à la migration pour les subordonnés, sous l'hypothèse de dominance (Smith & Nilsson 1987, Chapman *et al.* 2011). De plus, sous l'hypothèse liée à la date d'arrivée sur les sites de reproduction, le patron de variation prédit serait plus particulièrement attendu pour le sexe territorial, soit chez les mâles pour de nombreuses espèces aviaires. Ainsi, ces éléments soulignent l'influence du système social (*e.g.* degré de territorialité, biais du sexe et intensité des interactions agonistiques ; Schwabl & Silverin 1990) et de l'abondance des ressources alimentaires durant l'hiver, sur le contrôle de la migration partielle facultative.

Finalement, la mesure de la fidélité au comportement hivernal au cours de la vie des individus, et l'identification des corrélats de ce paramètre, peuvent contribuer à la compréhension du contrôle du comportement hivernal dans un système de migration partielle. En effet, dans le cas d'une migration partielle obligatoire, chaque stratégie restera stable au cours de la vie des individus (Lundberg 1988), alors que dans le cas d'une migration partielle facultative, les deux tactiques hivernales pourront éventuellement alterner au cours de la vie des individus, selon les conditions environnementales (*e.g.* rigueur de l'hiver) et intrinsèques (*e.g.* âge et condition physique ; Lundberg 1988, Alcock 2013).

1.3.3. Conséquences du comportement hivernal

Le concept de connectivité migratoire désigne les liens spatiaux existant entre la période de reproduction et la période hivernale (Webster *et al.* 2002). La force de ces liens peut alors varier selon un gradient (Ambrosini *et al.* 2009), d'une connectivité diffuse pour laquelle le mélange d'individus d'origines différentes (*i.e.* différentes aires de reproduction) au sein des aires d'hivernage est maximal (Knick *et al.* 2014), à une connectivité forte pour laquelle ce degré de mixité est minimal (Macdonald *et al.* 2012, Hahn *et al.* 2013). Le degré de connectivité migratoire peut alors moduler l'hétérogénéité des conditions environnementales rencontrées au cours de l'hiver par les individus issus d'une même population reproductrice. Dans les systèmes à migration partielle, quelque soit le degré de connectivité pour les individus migrateurs, la coexistence de deux comportements hivernaux accroît significativement la potentialité d'une hétérogénéité marquée concernant ces conditions environnementales (Newton 2008, Chapman *et al.* 2011). Ainsi, les conséquences de cette

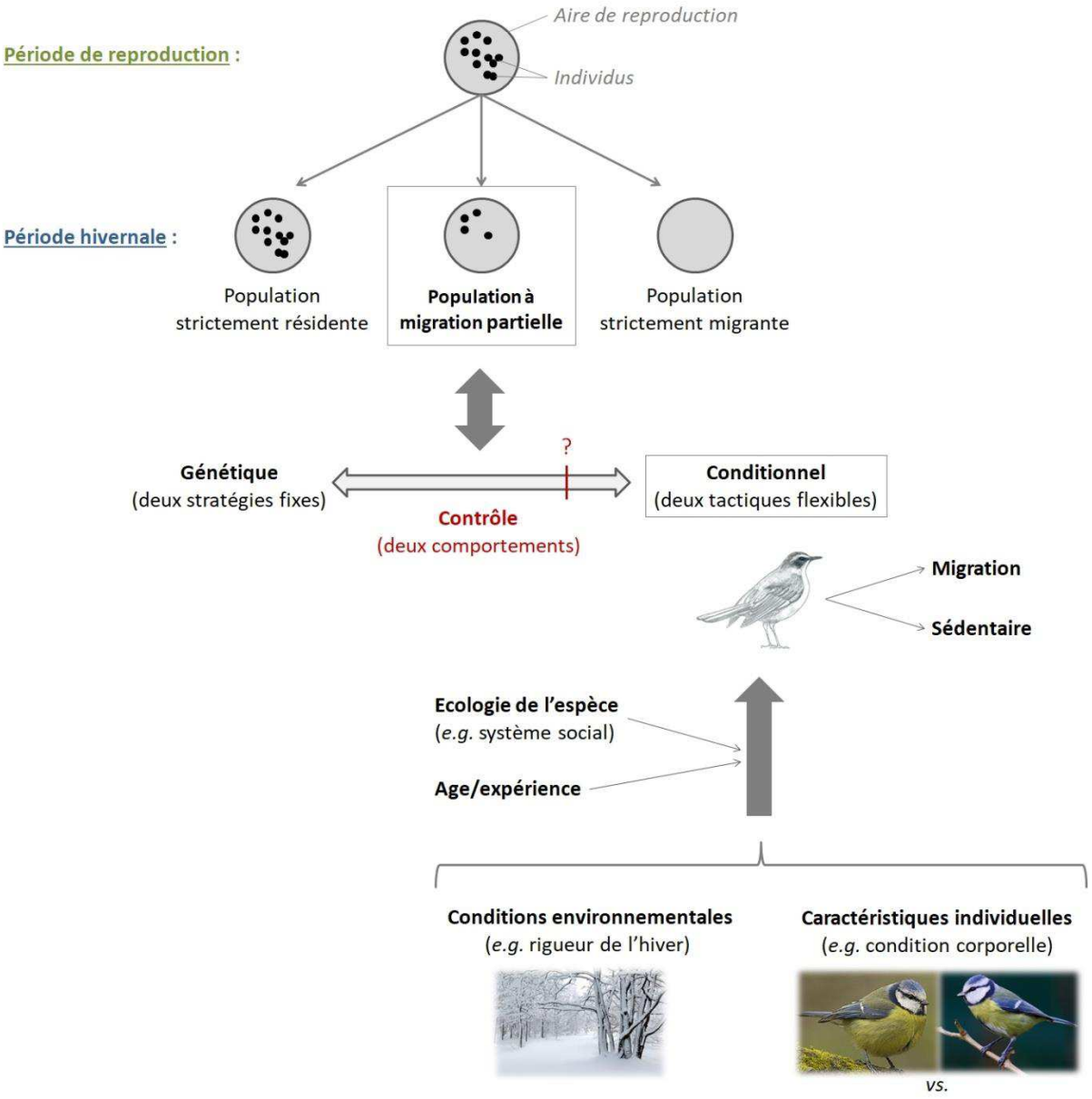


Figure 2. Distinction entre trois types de population (strictement résidente, à migration partielle et strictement migratrice) sur la base des comportements hivernaux individuels (*i.e.* migration ou sédentarité), avec un focus sur le contrôle conditionnel du phénomène de migration partielle (migration partielle facultative). Dans un cas de migration partielle facultative, le choix du comportement hivernal pourra être influencé par la combinaison de conditions environnementales (*e.g.* sévérité de l'hiver) et de caractéristiques individuelles (*e.g.* condition corporelle), avec une modulation des patrons d'influence exercée par l'écologie de l'espèce (*e.g.* système social), ainsi que par l'âge/expérience des individus. Par exemple, la date d'éclosion (variable individuelle) aura potentiellement un effet sur le premier hiver uniquement (modulation par l'âge), et l'expérience pourra potentiellement accroitre la capacité des individus à adopter un comportement résident par l'augmentation de leur statut de dominance. La part de contrôle génétique est quant à elle supposée variable, voir inexistante à l'extrême du contrôle conditionnel.

variation interindividuelle concernant les conditions d'hivernage doivent être considérées au niveau individuel puis populationnel. Plus concrètement, les coûts énergétiques associés aux trajets effectués entre les zones d'hivernage et les zones de reproduction, ainsi que les conditions environnementales rencontrées localement au niveau des sites d'hivernage, sont connus pour impacter, souvent de façon différée dans le temps, la survie des individus (**Figure 3** ; Peach *et al.* 1991, Schaub *et al.* 2005, Lok 2013), leur reproduction (**Figure 3** ; Norris *et al.* 2004, Saino *et al.* 2004, Reudink *et al.* 2009), et le taux de croissance de leur population (Sæther & Bakke 2000, Newton 2006). Dans ce cadre, le terme d'interaction saisonnière est alors employé pour désigner l'impact des conditions environnementales rencontrées durant la période hivernale, sur le succès reproducteur futur des individus (Webster & Marra 2005). Toutefois, la survie individuelle peut-être considérée comme la composante de fitness influençant le plus la croissance des populations chez les espèces longévives (Crone 2001) et comme étant un bon indicateur de la qualité des sites d'hivernage (Peach *et al.* 1991, Schaub *et al.* 2005).

L'étude de la fidélité des individus à leur comportement hivernal, et à un site d'hivernage, au cours de leur vie (McNeil 1982, Robertson & Cooke 1999, King & Hutchinson 2001, Lindberg *et al.* 2007, Sans-Aguilar *et al.* 2012, Cresswell 2014, Murphy *et al.* 2017), s'avère être d'importance majeure dans ce contexte. Effectivement, chez les espèces longévives et itéropares, cette fidélité peut moduler les conséquences relatives au comportement hivernal adopté et au site d'hivernage sélectionné (Bearhop *et al.* 2004, Gunnarsson *et al.* 2005, Iverson & Esler 2006, Newton 2008, Cresswell 2014). Plus généralement, la migration partielle peut être considérée comme étant une stratégie évolutive stable dans le cas de la migration partielle obligatoire, impliquant alors des coûts équivalents entre chaque morphe de la population (Gauthereaux 1982). Au contraire, dans le cas de la migration partielle facultative, considérée comme une stratégie conditionnelle, l'équivalence des coûts associés à chaque comportement ne serait pas forcément requise, et un des comportements aurait pu évoluer de façon à maximiser la fitness des individus selon la combinaison d'états internes et externes (Lundberg 1987, Gillis *et al.* 2008). Par exemple, sous l'hypothèse de dominance, la migration serait la meilleure option pour les jeunes individus afin de limiter les coûts associés à la compétition avec les adultes dominants et hivernants sur les aires de reproduction (Gauthereaux 1982, Cristol *et al.* 1999, Newton 2008).

Cependant, les jeunes migrateurs inexpérimentés doivent faire face en retour à d'éventuels coûts associés au comportement de migration (*i.e.* coûts associés aux trajets et aux conditions d'hivernage ; Lok *et al.* 2011, Sanz-Aguilar *et al.* 2012, Lok *et al.* 2015). Ainsi, la survie des jeunes migrateurs peut être plus faible que celle des individus résidents, dans cet exemple.

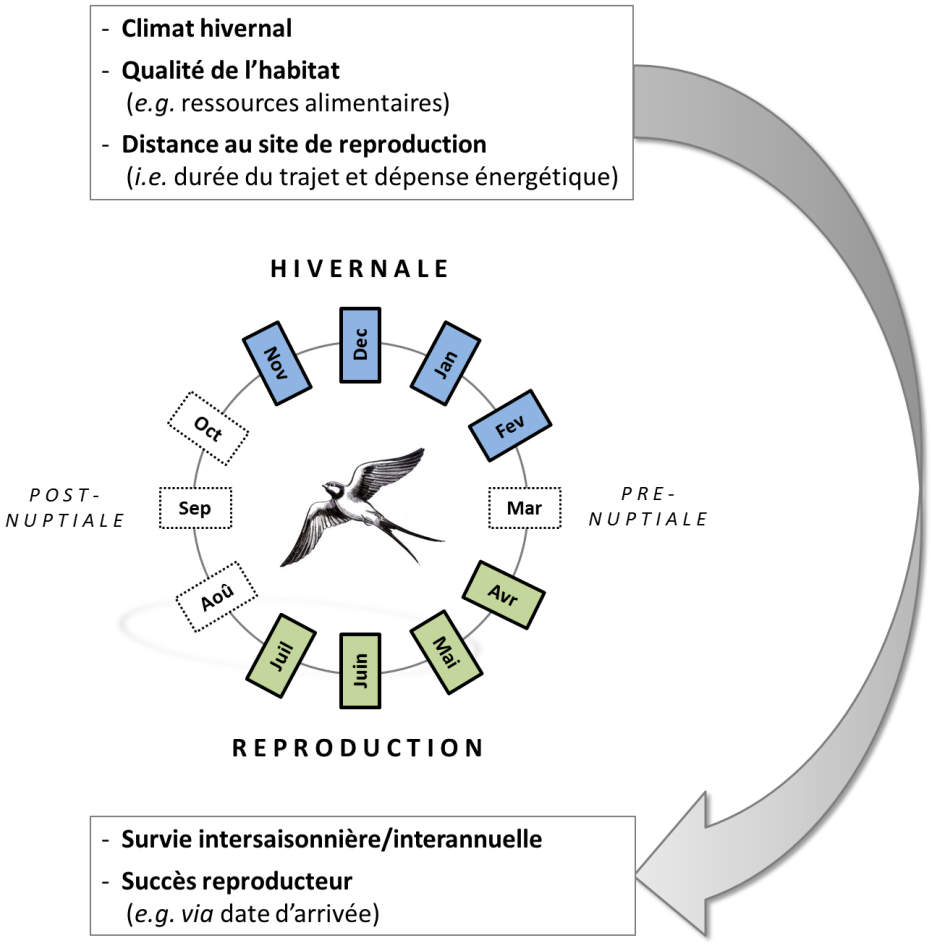


Figure 3. Conséquences potentielles de la sélection du site d'hivernage sur la fitness des individus. Le climat (*i.e.* sévérité de l'hiver), la qualité des habitats hivernaux (*e.g.* qualité et abondance des ressources alimentaires, risque de prédation et dérangements) et la distance au site de reproduction (*i.e.* coûts énergétiques liés au trajet) pourront effectivement impacter la survie intersaisonnière et interannuelle des individus, ainsi que leur succès reproducteur futur. La délimitation de la période hivernale (en bleu) et de reproduction (en vert) a été définie ici sur la base du cycle annuelle des Hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*) européennes, à titre d'exemple.

1.3.4. Nécessité d'étudier les comportements hivernaux individuels sur le long terme

Etudier les déterminants du choix du premier comportement hivernal et la fidélité au comportement et au site hivernal à l'échelle individuelle et sur le long terme (*i.e.* durant la vie ou durant une partie conséquente de la vie des individus), constituent des axes d'investigation

indispensables afin de contribuer à la compréhension du contrôle de la migration partielle chez les espèces aviaires. Outre cette dimension d'ordre fondamental, l'étude de ces patrons de distributions individuelles est nécessaire dans une approche plus appliquée afin de considérer les conséquences relatives aux comportements individuels, et de prédire l'évolution des tendances populationnelles. Cependant, très peu d'études se sont focalisées sur ces questions à l'échelle du comportement hivernal (*e.g.* Sanz-Aguilar *et al.* 2012). Les contraintes relatives à la collecte des données nécessaires à ces investigations constituent un frein majeur pouvant alors expliquer le manque d'études couvrant l'ensemble de ces questions. En effet, étudier la migration partielle implique de collecter des données sur un nombre important de sites, à distance variable les uns des autres, et sur la base d'un nombre conséquent d'individus marqués. De plus, il est nécessaire d'étudier les comportements d'individus bagués avant leur premier hiver afin d'explorer l'influence de certaines conditions d'éclosion (*e.g.* date) et plus généralement l'effet de l'âge sur le comportement hivernal. D'autre part, très peu de travaux ont été réalisés sur des jeux de données issus d'observations collectées sur une aire suffisamment vaste (ou sur un ensemble de sites suffisamment conséquent) pour permettre de tendre vers des estimations de survie réelle. En effet, le paramètre de survie peut être fortement sous-estimé (alors qualifié de survie locale/apparente) par une proportion relativement importante d'individus vivants mais utilisant des aires non-prospectées (Sandercock 2006).

1.4. Période de reproduction : fidélité au site et dispersion

1.4.1. Définition du phénomène de dispersion

A chaque période de reproduction, les oiseaux se trouvent confrontés au choix du site où ils concentreront leurs efforts pour la transmission de leurs gênes aux générations futures. Le site de reproduction sélectionné peut alors varier d'une année à l'autre, à l'échelle individuelle (**Figure 4**). De façon générale, les mouvements de dispersion se catégorisent en deux types dans ce contexte (**Figure 4** ; Greenwood *et al.* 1979, Clobert *et al.* 2001). Le premier, la dispersion natale, se réfère à la première tentative de reproduction des individus et à la sélection d'un site autre que leur site d'éclosion. Le second, quant à lui, est couramment appelée dispersion reproductrice et implique un changement de site entre deux périodes de

reproduction consécutives chez les adultes expérimentés (*i.e.* ayant déjà tenté de se reproduire).

La décision de changer de site d'une année à l'autre peut avoir d'importantes conséquences sur la fitness des individus, puis sur la structure et la dynamique des populations, ainsi que sur la distribution des espèces d'une façon plus générale (Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982, Lande & Barrowclough 1987, Forero *et al.* 1999, Clobert *et al.* 2001, Doligez & Pärt 2008, Nathan *et al.* 2008, Ortego *et al.* 2008, Germain *et al.* 2017, Tenan *et al.* 2017). L'étude de ce trait d'histoire de vie contribue à la compréhension de l'écologie générale d'une espèce et à la prédiction de changements futurs (Clobert *et al.* 2009, Nathan *et al.* 2008). Les déterminants de la dispersion suggèrent un continuum allant d'une base génétique à une combinaison de caractéristiques individuelles et d'influences environnementales (Forero *et al.* 1999, Dingemanse *et al.* 2003, Hansson *et al.* 2003, Serrano *et al.* 2003, Pasinelli *et al.* 2004, Møller *et al.* 2006, Boulinier *et al.* 2008, Calabuig *et al.* 2008a, 2008b). Toutefois, la dispersion natale et reproductrice ne sont pas soumises aux mêmes contraintes et sont alors habituellement étudiées séparément. En effet, les individus se reproduisant pour la première fois n'ont aucune expérience passée concernant les exigences relatives à l'évènement de reproduction.

1.4.2. Déterminants de la sélection du site de reproduction

En dépit de leur capacité à parcourir de grandes distances (Dingle 1980, Newton 2008, Zucca 2010), les taux et distances de dispersion sont parfois relativement modérés chez les oiseaux (Wheelwright & Mauck 1998, Huyvaert & Anderson 2004). En effet, le taux d'échange entre les sites est connu pour diminuer avec la distance entre ces sites, chez de nombreuses espèces (Serrano *et al.* 2003, Citta & Lindberg 2007, Péron *et al.* 2010). Ce patron peut résulter du comportement de prospection des individus dans le voisinage de leur site de reproduction actuel, afin de collecter des indices relatant de la qualité des autres sites de reproduction (Doligez *et al.* 2002, Doligez *et al.* 2004, Calabuig *et al.* 2008a, Calabuig *et al.* 2010). Ces indices pourront alors être utilisés par les oiseaux afin de sélectionner leur prochain site de reproduction, avec la maximisation de leur fitness comme principal « objectif » (Clobert *et al.* 2002). Dans ce cadre, l'adoption d'un comportement de dispersion par un oiseau expérimenté peut dépendre de sa performance reproductrice lors de la saison passée, la dispersion

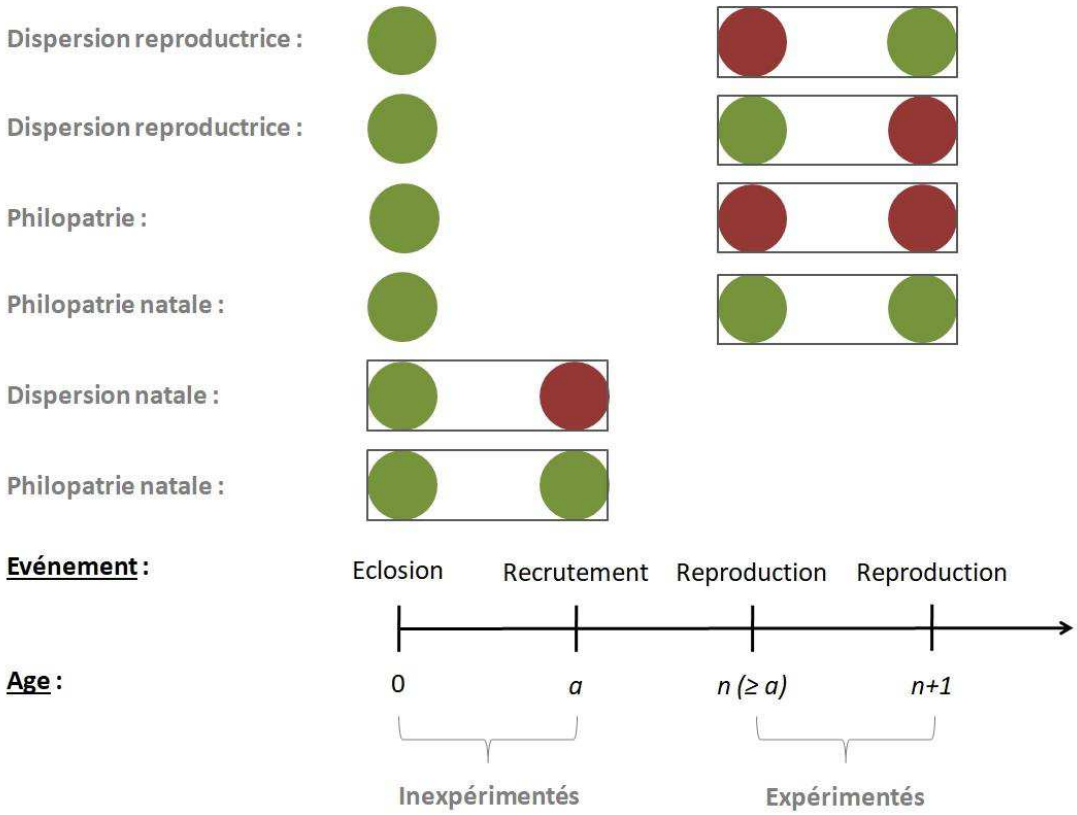


Figure 4. Définition des différents comportements reflétant la sélection du site de reproduction, selon l'expérience des individus. La pastille verte correspond au site natal des individus et la pastille rouge correspond à un autre site. Dans ce contexte, les individus inexpérimentés tentent de se reproduire pour la première fois, contrairement aux individus expérimentés. Pour la seconde catégorie d'oiseaux, le comportement de philopatrie natale est un cas particulier de philopatrie qui traduit la fidélité au site natal entre deux années consécutives. Le comportement de dispersion reproductrice traduit quant à lui un changement de site entre deux années consécutives, chez les individus expérimentés.

pouvant alors lui permettre d'améliorer son succès reproducteur annuel en sélectionnant un site de meilleure qualité (Switzer 1997, Calabuig *et al.* 2008b). Chez le Faucon crécerellette (*Falco naumanni*), il a été montré que les individus sont relativement fidèles à leur site de reproduction une fois expérimentés et dispersent occasionnellement d'une année à l'autre afin d'améliorer leur succès reproducteur, en sélectionnant leur destination sur la base des performances reproductrices locales (Calabuig *et al.* 2008a, b), probablement mesurées grâce à un comportement de prospection (Calabuig *et al.* 2010). Dans ce contexte, l'hypothèse de l'information publique suggère l'évaluation de la qualité d'un site de reproduction par l'analyse d'indices tels que la quantité de jeunes élevés localement (Doligez *et al.* 2002, Doligez *et al.* 2004). Chez la Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), Boulinier *et al.* (2008) ont montré, sous l'hypothèse de l'information publique, que les individus se reproduisant au sein d'un site

donné sont capables de comparer leur propre succès reproducteur à celui des nicheurs voisins proches afin de décider de rester fidèle ou non au site concerné l'année suivante.

De plus, la compétition intraspécifique est un facteur majeur de la dispersion chez les oiseaux, et ainsi de la sélection du site de reproduction. Chez les espèces coloniales, la taille (*i.e.* nombre de paires reproductrices) et la densité de la colonie peuvent être corrélées à la qualité de l'habitat de reproduction et augmenter ainsi la compétition pour les ressources alimentaires et les places de nidification (Grosbois *et al.* 2003, Kokko *et al.* 2004). Ainsi, les oiseaux inexpérimentés issus de grandes (ou denses) colonies peuvent présenter un taux de dispersion supérieur aux individus expérimentés. Ces individus tendent alors à sélectionner des colonies plus petites (ou moins denses) au sein desquelles la compétition et les coûts lui étant associés sont moindres, limitant alors leur délai de recrutement au sein de la population (Pradel *et al.* 1997, Péron *et al.* 2010). Cependant, puisque l'âge augmente l'expérience des individus ainsi que leur compétitivité, il peut accroître leur attirance pour les grandes colonies, et par conséquent se traduire par exemple par un fort taux de retour vers les sites natals et une plus forte fidélité envers ces sites (philopatrie natale) au cours des futures saisons de reproduction (Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982, Switzer 1993, Balkiz *et al.* 2010). Chez la Mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*), il a été suggéré que la fidélité au site d'éclosion peut être une option sélectionnée par les individus expérimentés mais qu'une dispersion natale a préalablement lieu lorsque la taille de la colonie de naissance est relativement importante, à cause de la forte compétition interindividuelle qui lui est associée (Péron *et al.* 2010).

Par ailleurs, chez certaines espèces territoriales, la fidélité au partenaire reproducteur peut également influencer la fidélité à un territoire (Harvey *et al.* 1979, Newton & Marquiss 1982, Payne & Payne 1993). Plus généralement, à l'instar du comportement hivernal, les déterminants de la sélection du site de reproduction, ainsi que leur patron et degré d'influence, peuvent être modulés par certaines dimensions de l'écologie de l'espèce étudiée, comme par exemple son système social. Enfin, d'autres facteurs peuvent influencer la sélection du site de reproduction, tels que le sexe des individus ou leur personnalité par exemple (Greenwood 1980, Dingemanse *et al.* 2003, Serrano *et al.* 2003, Colwell 2010). Enfin, les régions de reproduction et hivernales sont particulièrement connectées chez les espèces migratrices, l'aire de reproduction pouvant influencer la sélection du quartier d'hivernage (*i.e.*

connectivité migratoire ; Webster & Marra 2005, Cresswell 2014). Ainsi, le choix du site hivernal peut potentiellement influencer les patrons de fidélité au site de reproduction, notamment chez les populations migratrices partielles étant donnée la multiplicité des sites hivernaux pouvant être sélectionnés au sein des aires utilisées par les individus résidents et migrateurs. Cependant, de tels liens spatiaux à une échelle aussi fine ont été très peu explorés.

Plusieurs hypothèses tendent à considérer la fidélité à un site de reproduction (philopatrie ; **Figure 4**) comme étant un choix avantageux en termes de fitness. Effectivement, la fidélité au site favorise la familiarité avec ce dernier et peut fournir de cruciales informations concernant notamment les ressources alimentaires et les risques de prédation (Greenwood 1980, Isbell *et al.* 1990, Jacquot & Solomon 1997, Yoder *et al.* 2004), améliorant ainsi la survie des individus (Brown *et al.* 2008). De plus, cette fidélité peut limiter la dépense énergétique qui serait autrement allouée à la prospection d'autres sites et aux interactions agonistiques avec des conspécifiques non-familiers durant la période de reproduction (Eason & Hannon 1994). Une telle fidélité favorise alors la familiarité entre individus voisins (Van der Jeugd *et al.* 2002, Temple *et al.* 2006) et peut par conséquent engendrer des bénéfices en lien avec les comportements coopératifs comme la recherche de nourriture (Brown & Bomberger Brown 1996) ou la défense groupée envers les prédateurs (Allainé 1991, Grabowska-Zhang *et al.* 2012).

La philopatrie natale (**Figure 4**) est un cas spécifique de fidélité au site de reproduction. Dans un contexte de dispersion natale, elle traduit le fait que la première tentative de reproduction s'effectue au sein du site natal. Puis, dans un contexte de dispersion reproductrice, elle implique que les adultes sont spécifiquement fidèles à leur site natal au cours des saisons de reproduction ultérieures. Ainsi, en plus des avantages liés à la fidélité à un site donné, la philopatrie natale peut être particulièrement avantageuse dans les cas où les individus d'une population occupent des environnements hétérogènes, en favorisant les adaptations locales (Shields 1982). Elle peut par exemple améliorer significativement le succès d'appariement chez de nombreux passereaux, les femelles sélectionnent préférentiellement les mâles chantant les dialectes issus de leur aire natale (Nottebohm 1972, Anderson *et al.* 2014).

Cependant, les avantages de la philopatrie natale et de la fidélité à un site *per se*, peuvent varier selon l'écologie de l'espèce (*e.g.* système social) et un ensemble de conditions individuelles et environnementales (Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982, Clobert *et al.* 2008) influençant alors les patrons de dispersion (*e.g.* taux, distances, ou encore effets du sexe et de l'âge). En particulier, la fidélité à un site peut conférer un avantage en termes de fitness si la qualité du site est autocorrélée dans le temps (Blancher & Robertson 1985, Desrochers & Magrath 1993). Autrement dit, la qualité et la prédictibilité de l'habitat (notamment en termes de disponibilité et de qualité des substrats de nidification et des ressources alimentaires) peuvent moduler les avantages de la familiarité liée à la fidélité à un site ; une fidélité moins importante pouvant être alors prédite pour les sites à habitat de reproduction instable (Jackson 1994, Robinson & Oring 1997).

1.4.3. Nécessité de l'étude de la sélection du site de reproduction à l'échelle individuelle sur le long terme

L'étude des déterminants de la dispersion se révèle être d'une importance croissante dans un contexte d'intense changements globaux anthropogéniques (Massot *et al.* 2008). La compréhension des phénomènes de fidélité au site de reproduction et de dispersion constitue une composante majeure des efforts menés pour la conservation des espèces et la gestion des habitats (Saunders *et al.* 1991, Fahrig & Merriam 1994). Cependant, puisque nombre de bases de données de type C.M.R. sont issues de ré-observations d'oiseaux bagués à l'âge adulte (Thorup *et al.* 2014), peu d'études ont distingué les contextes de dispersion natale et reproductrice, tout en examinant le rôle du site natal sur les patrons de fidélité et de dispersion à l'échelle individuelle et sur le long terme (*e.g.* Balkiz *et al.* 2010, Péron *et al.* 2010). De plus, la plupart de ces études sont restreintes à des échelles spatiales relativement limitées et ne considèrent pas les liens potentiels entre la sélection des sites hivernaux et celle des sites de reproduction. La limitation de l'aire d'étude est alors un obstacle à l'estimation des patrons d'émigration et à l'estimation de la survie réelle des individus, la survie estimée ne distinguant alors pas la dispersion vers des sites non-suivis de la mortalité réelle (estimation de survie locale/apparente ; Sandercock 2006).

1.5. Changements globaux et espèces limicoles

1.5.1. Réchauffement climatique et transformation des habitats

Les différents écosystèmes de la Terre, constituant une fragile mosaïque d'habitats, de diversité du vivant et d'interactions, sont aujourd'hui soumis à de multiples pressions environnementales intrinsèquement liées à de nombreux changements globaux. Parmi ceux-ci, le réchauffement du système climatique, d'origine anthropique, a récemment induit des changements sans précédent à l'échelle de la biosphère depuis plusieurs décennies ou millénaires, selon les variables considérées (IPCC 2001, IPCC 2013, GIEC 2014). En un siècle, le bouleversement continu et croissant du système climatique, composante majeure des écosystèmes, a entrainé une multitude de variations dans l'abondance et la distribution des espèces (Pounds *et al.* 1999, Parmesan & Yohe 2003, Root *et al.* 2003, Pearce-Higgins & Green 2014), et présage d'importants scénarios d'extinctions pour les prochaines décennies (Thomas *et al.* 2004).

Par un impact plus direct et rapide que le réchauffement du système climatique, la transformation anthropogénique des habitats pour les activités socio-économiques constitue une pression environnementale centrale pour les espèces inféodées à ces milieux (Blondel 2015). Par exemple, le processus généralisé d'expansion, que constitue l'urbanisation (Marzluff 2001), induit une dégradation marquée des environnements naturels, excluant alors nombre d'espèces qui leur étaient inféodées, tout en favorisant cependant les espèces capables de s'adapter rapidement aux environnements citadins (*e.g.* Clergeau *et al.* 2006, Adams & Lindsey 2011). De plus, en dehors des villes, l'évolution des pratiques (*e.g.* intensification des méthodes agricoles, fragmentation des habitats, drainage des zones humides ou bien excès de pâturage), représente aujourd'hui une menace pour les espèces utilisant les habitats concernés (Blondel 2015).

1.5.2. Perturbation des habitats côtiers utilisés par les espèces limicoles

Au cours du dernier siècle, les activités anthropiques ont notamment conduit à la perte et à la dégradation croissante des zones humides, impactant négativement les oiseaux d'eau qui dépendent fortement de ces habitats (**Figure 5** ; Goss-Custard *et al.* 1995, Van de Kam *et al.* 2004, Fraser & Keddy 2005, Colwell 2010). Parmi ces oiseaux d'eau, les espèces limicoles

sont particulièrement soumises aux effets combinés du réchauffement du système climatique et des activités socio-économiques. Effectivement, nombre de ces espèces utilisent principalement les habitats côtiers tout au long de leur cycle annuel ; certaines populations effectuant des mouvements migratoires repoussant les limites de l'endurance afin de rallier temporairement leurs aires d'hivernage (**Figure 5** ; Van de Kam *et al.* 2004, Newton 2008, Colwell 2010). Mais aujourd'hui, de nombreuses populations limicoles sont en déclin, un cinquième des espèces étant considérées comme menacées (**Figure 5** ; Delany & Scott 2002, Baker *et al.* 2004, Colwell 2010).

Les habitats les plus couramment utilisés par les limicoles sont les lagunes côtières, les zones intertidales et les marais salants (Van de Kam *et al.* 2004, Colwell 2010). Pour de nombreux limicoles, les habitats naturels qui accueillaient autrefois les évènements de reproduction sont aujourd'hui plus rares et sont intensément modifiés par l'Homme (Colwell 2010). Les limicoles nichant au sol et les habitats utilisés lors de la reproduction étant distribués le long du littoral, la reproduction de ces espèces est fortement menacée (**Figure 5**). Résultante du réchauffement du système climatique, l'élévation du niveau de la mer est un facteur à risque grandissant pour la reproduction de ces espèces, la probabilité de submersion des nids en étant accrue (**Figure 5** ; Lauro & Burger 1989, IPCC 2013, GIEC 2014). Par exemple, contrairement à l'Echasse blanche (*Himantopus himantopus*) l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*) ne semble pas posséder la plasticité comportementale nécessaire à l'adaptation de la structure de son nid en fonction de son risque de submersion (Cuervo 2004). De plus, en faisant face au risque de submersion par une nidification plus reculée dans les terres, les espèces nichant au sol telles que l'Avocette élégante auraient un succès reproducteur fortement impacté par une augmentation marquée des taux de prédation (**Figure 5** ; Lauro & Burger 1989, Cuervo 2004). D'autre part, nichant au sein d'habitats fortement soumis à la présence de l'Homme et à ses activités socio-économiques, la qualité de l'environnement de reproduction de nombreuses espèces limicoles est particulièrement limitée (**Figure 5** ; Colwell 2010). En effet, la présence humaine peut accroître le dérangement des espèces concernées (Carney & Sydeman 1999, Colwell 2010). Certaines espèces, comme le Gravelot à collier Interrompu (*Charadrius alexandrinus*), ou son très proche parent se reproduisant sur le continent américain, le Pluvier neigeux, sont particulièrement impactées par les activités récréatives de l'Homme (Colwell 2010). Nichant sur les plages, les

dérangements et piétinements d'œufs (mimétiques du substrat) menacent fortement l'avenir de ces espèces (Ruhlen *et al.* 2003, Colwell 2010).

Ainsi, de par leur utilisation d'habitats côtiers fortement anthropisés, les espèces limicoles présentent aujourd'hui d'importants enjeux de conservation et constituent des sentinelles des changements globaux (Piersma & Lindtröm 2004). Complémentaires aux suivis populationnels (*e.g.* dénombrements), la compréhension des mécanismes démographiques et des comportements associés à l'échelle individuelle s'impose aujourd'hui (**Figure 5**). Plus particulièrement, l'étude des dynamiques spatio-temporelles individuelles (*i.e.* étude à l'échelle individuelle des patrons de variation, des déterminants, et des conséquences du comportement hivernal et de la sélection du site de reproduction ; thématiques précédemment abordées dans les **sections 1.3.** et **1.4.**) constitue une étape majeure dans cet objectif. Le développement de telles connaissances sur quelques espèces limicoles modèles suivies sur le long terme est alors nécessaire dans ce contexte (Godet & Luczak 2012).

1.5.3. Nécessité de l'évaluation des actions de gestion des habitats

En réponse à ces perturbations croissantes, diverses actions de restauration d'habitats naturels et de création d'habitats artificiels ont été mises en œuvre à l'échelle mondiale (*e.g.* en Europe: Wolters *et al.* 2005, et en Amérique: Erwin & Beck 2007). Dans ce cadre, plusieurs pays, ou régions à des échelles plus locales, ont rédigés des textes législatifs permettant d'assurer la mise en œuvre de telles actions. Par exemple, en Europe, la Directive Oiseaux adoptée en 1979 et la Directive Habitat adoptée en 1992 constituent un cadre d'action visant à conserver les espèces faunistiques et floristiques sauvages, ainsi que leurs habitats, en établissant notamment le réseau européen d'aires protégées Natura 2000 (Lang 1982, Pinton *et al.* 2006, Donald *et al.* 2007, Kati *et al.* 2014). Ainsi, la plupart des zones humides du littoral français utilisées par les limicoles est constituée d'habitats modifiés et entretenus par l'Homme, tels que les marais salants. Toutefois, même si les habitats artificiels ne remplacent pas complètement la fonctionnalité des habitats naturels (Ma *et al.* 2004, Desrochers *et al.* 2008), ils constituent des alternatives majeures pour la nidification des oiseaux, ainsi que pour leur alimentation et leur repos tout au long de leur cycle annuel (Weber & Haig 1996, Elphick & Oring 1998, Kushlan & Hafner 2000, Czech & Parsons 2002, Erwin & Beck 2007, O'Neal *et al.* 2008, Colwell 2010). Par conséquent, l'entretien et l'amélioration de la qualité des habitats

utilisés par les limicoles, *via* des actions de gestion, est un point crucial dans un contexte de conservation (Weber & Haig 1996, Ostermann 1998, Erwin 2002, Taft *et al.* 2002, Colwell 2010, Ma *et al.* 2010), notamment concernant les habitats artificiels, étant donnée la perte continue des zones humides naturelles littorales (Czech & Parsons 2002). Ainsi, la nécessité d'identifier les sites majeurs utilisés par les individus de chaque population d'une espèce limicole donnée tout au long de leur cycle annuel, et la nécessité de mesurer l'efficacité des actions de gestion mises en place au sein de ces sites sont aujourd'hui croissantes.

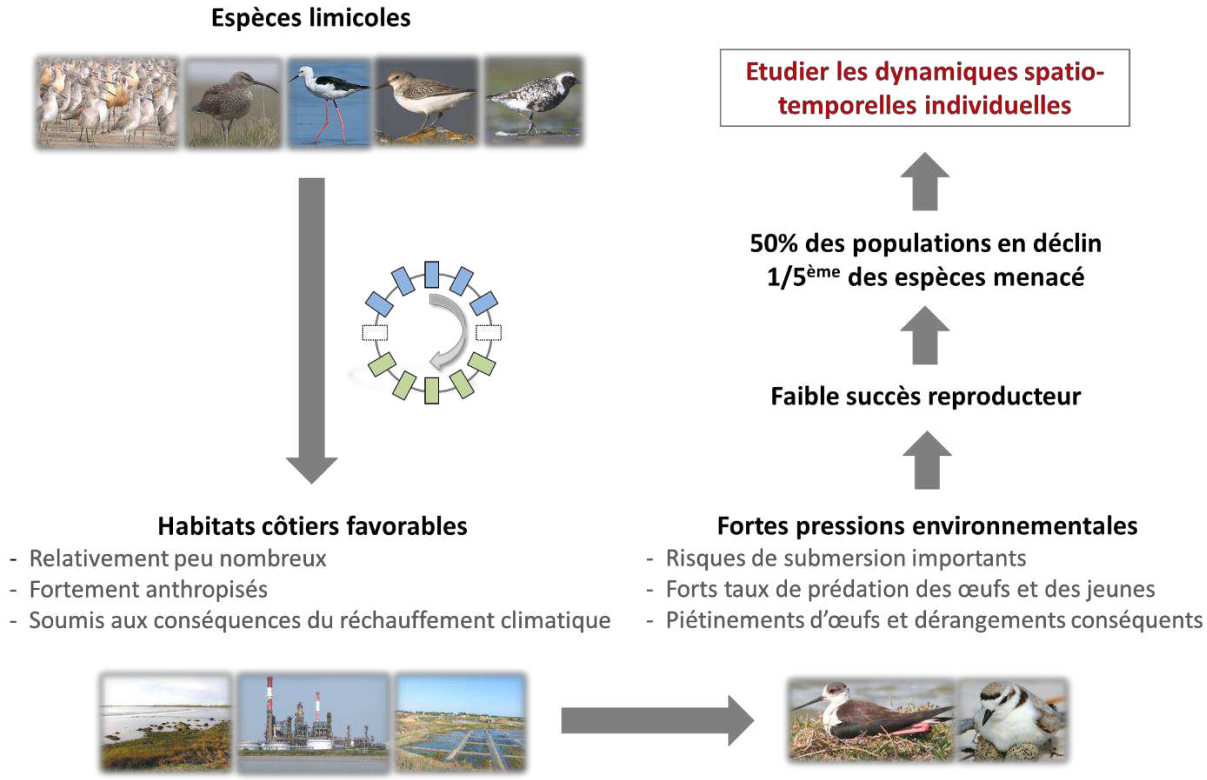


Figure 5. Schéma illustrant la nécessité d'étudier les dynamiques spatio-temporelles individuelles afin d'accroître la compréhension des dynamiques de populations chez les espèces limicoles, fortement menacées par les changements globaux.

1.6. L'Avocette élégante comme modèle d'étude

1.6.1. Plusieurs populations à l'échelle du globe

L'Avocette élégante, *Recurvirostra avosetta*, est une espèce limicole appartenant à l'ordre des Charadriiformes et à la famille des Récurvirostridés (Cramp & Simmons 1983). Sa distribution est relativement vaste et différentes populations ont été identifiées à travers le monde, délimitées sur la base de leurs aires de reproduction et d'hivernage, ainsi que sur la

base des voies de migration qu'elles empruntent (Hötker & Dodmann 2009). Plus précisément, les populations *(i)* d'Europe de l'Ouest, *(ii)* de la Méditerranée et du Sud-Est de l'Europe, *(iii)* d'Afrique de l'Est, *(iv)* d'Afrique du Sud, *(v)* et d'Afrique du Sud-Ouest sont typiquement distinguées (**Figure 6**). Les limites géographiques de ces populations ont été déterminées grâce à l'ampleur croissante des dénombrements saisonniers et des études de baguage mis en place au cours des 40 dernières années. Ainsi, la population d'Europe de l'Ouest utilise la voie de migration « Atlantique-Est » (Hötker & Dodmann 2009). Son aire de reproduction s'étend alors du Sud de la Scandinavie, jusqu'à la péninsule Ibérique, et son aire d'hivernage s'étend quant à elle du Sud de la Grande-Bretagne, jusqu'à la Guinée (Hötker & Dodmann 2009).

1.6.2. Population d'Europe de l'Ouest et sous-populations

La population d'Europe de l'Ouest peut être divisée en différentes sous-populations, sur la base des frontières nationales (**Figure 7**). Une telle subdivision résulte premièrement de la collecte géographiquement fractionnée des données de comptage (BirdLife International 2015) et pourrait être alors considérée comme artificielle. Toutefois, compte tenu de la distribution discontinue des sites de reproduction et des sites d'hivernage le long des côtes européennes (Hötker & Dodmann 2009) et de la variation des conditions environnementales (*e.g.* climats locaux et utilisation des habitats par l'Homme) pouvant être décrite entre les différents pays, ce fractionnement peut être considéré comme écologiquement pertinent.

À ce jour, l'effectif reproducteur de la population d'Europe de l'Ouest est estimé à environ 23 500 paires reproductrices, réparties parmi 11 sous-populations (**Figure 7** ; BirdLife International 2015). Bien que l'espèce soit protégée (Directive Oiseaux : Annexe 1) et que son statut de conservation soit évalué à un niveau de préoccupation mineure (BirdLife International 2015), l'Avocette élégante demeure une espèce relativement sensible et vulnérable étant données ses exigences écologiques. En effet, l'effectif de la population d'Europe de l'Ouest a sévèrement décliné au cours du 19ème siècle, l'espèce ayant été considérée comme éteinte dans plusieurs sous-populations (Hötker & Dodman 2009). Bien que les causes de ce déclin soient encore incertaines, l'influence de diverses activités anthropiques telles que la transformation des habitats côtiers ou encore les activités cynégétiques est suspectée (Hötker & West 2006). Puis, tout au long du 20ème siècle, les

effectifs reproducteurs des pays constituant la population d'Europe de l'Ouest ont augmenté de façon relativement régulière (**Figure 7** ; Hötker & West 2006). Cette croissance généralisée, toujours d'actualité pour la plupart des sous-populations reproductrices, est principalement liée à une meilleure protection de l'espèce dans ces pays et à la création de sites, souvent protégés, proposant des aménagements favorisant sa présence (effets positifs des Directives Oiseaux et Habitats). Toutefois, depuis la fin des années 1990, les tendances initialement croissantes de trois sous-populations se sont clairement inversées : les Pays-Bas, le Danemark et l'Espagne ont respectivement perdu 22%, 45% et 70% de leur effectif reproducteur estimé en à peine une quinzaine d'années (**Figure 7** ; Bird Life International 2015, Bregnballe *et al.* 2015, CMAOT 2015, données non-publiées). Un tel inversement est notamment imputé à la perturbation des habitats par certaines actions de l'Homme ainsi qu'à la pression de prédation (Thorup & Bregnballe 2015), et soulève des problématiques de conservation pour l'espèce, puisque les Pays-Bas et le Danemark comptent parmi les trois sous-populations les plus importantes d'Europe de l'Ouest, sur la base de leur effectif reproducteur (**Figure 7**).

1.6.3. Sous-population française du littoral Manche-Atlantique

En France, deux sous-populations se distinguent (Hötker & Dodmann 2009). La sous-population nichant le long du littoral Manche-Atlantique appartient à la population reproductrice d'Europe de l'Ouest, tandis que la sous-population se reproduisant au sein du bassin méditerranéen appartient à la population Méditerranéenne et d'Europe du Sud-Est. Le littoral Manche-Atlantique a été colonisée ou recolonisé (trop peu d'informations disponibles pour tenter d'éclaircir ce point) par l'Avocette élégante à partir de la fin des années 1950. Après environ 60 ans de croissance continue, il est estimé que la sous-population reproductrice française sur ce littoral représente près de 11% de la population reproductrice d'Europe de l'Ouest, soit environ 2 500 paires reproductrices (**Figure 7** ; BirdLife International 2015). L'effectif reproducteur français aurait alors doublé entre la fin des années 1990 et le début des années 2010.

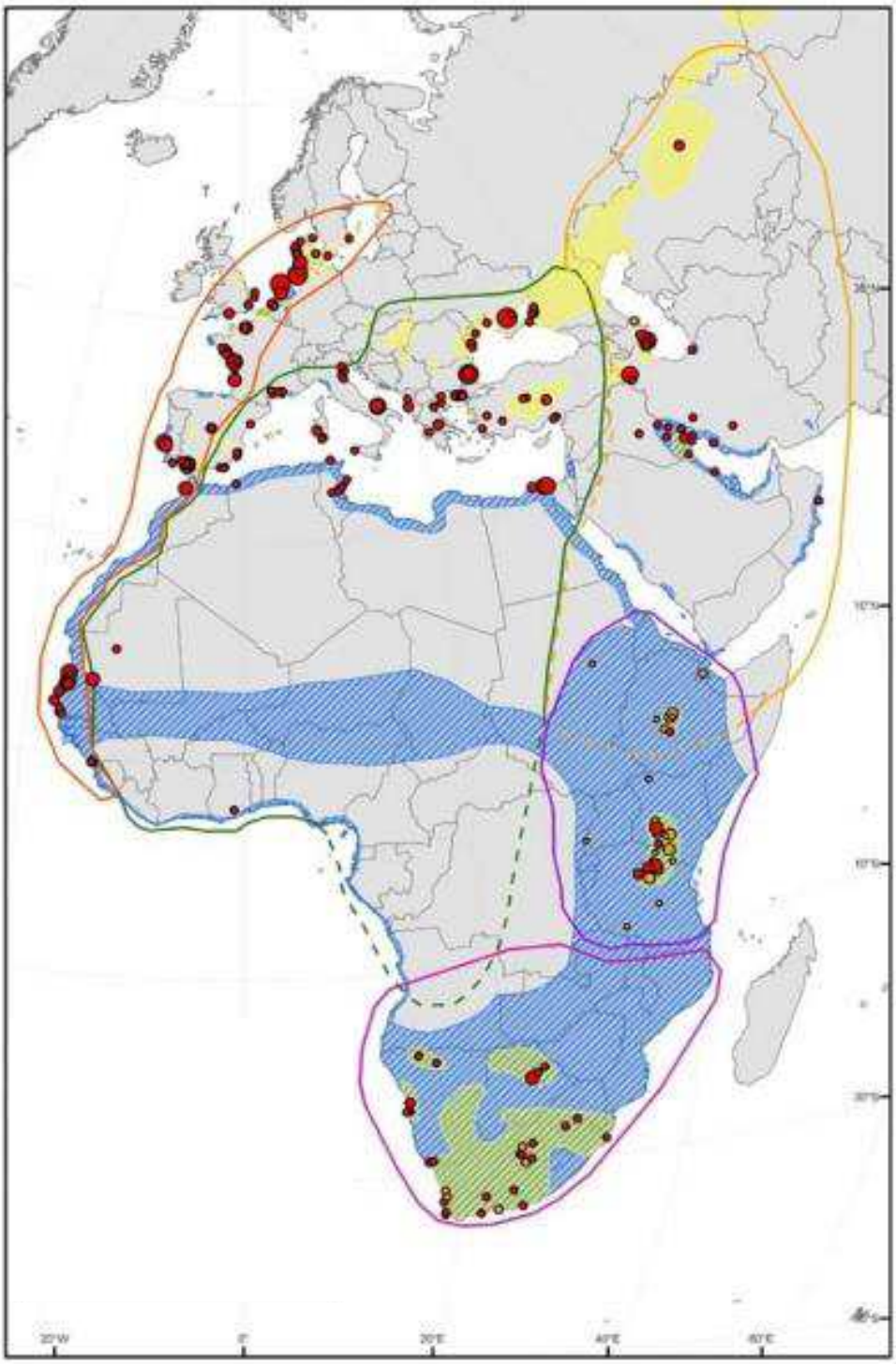


Figure 6. Distribution des différentes populations d'Avocettes élégantes (figure tirée de Hötker & Dodman 2009). Les aires d'hivernage sont représentées par des traits bleus (zones hachurées). La population d'Europe de l'Ouest est représentée en orange (aires de reproduction et d'hivernage). Son aire de reproduction s'étend du Sud de la Scandinavie jusqu'à la péninsule Ibérique, et son aire d'hivernage s'étend du Sud de la Grande-Bretagne jusqu'à la Guinée. La voie de migration « Atlantique-Est » est alors utilisée.

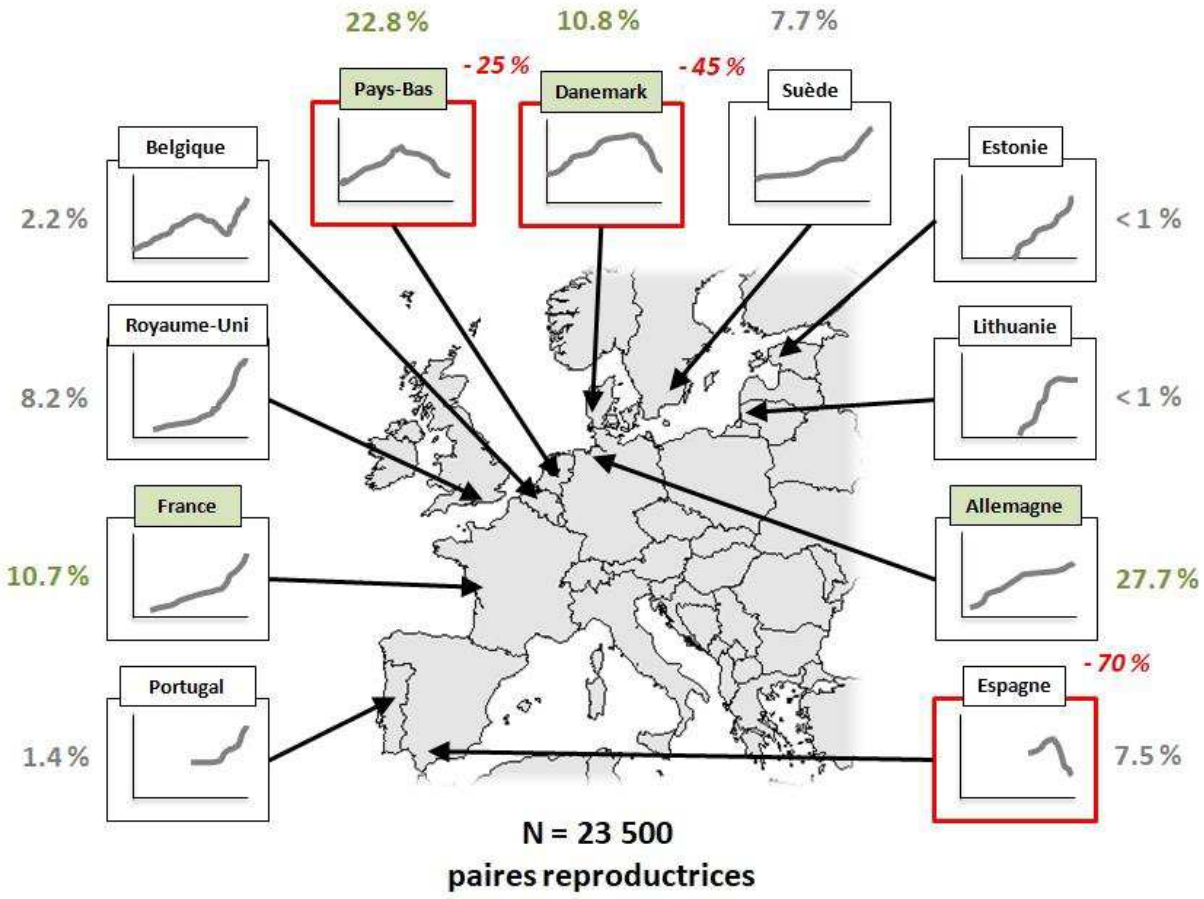


Figure 7. Distribution des Avocettes élégantes au sein des différentes sous-populations (frontières nationales) constituant la population d'Europe de l'Ouest (environ 23 500 paires reproductrices). Chaque courbe représente l'évolution de l'effectif reproducteur par sous-population, entre les années 1940 et les années 2010. Les cadres rouges ont été attribués aux sous-populations pour lesquelles une diminution importante d'effectif reproducteur a été relevée depuis les années 1995 (différence d'effectif entre les années 1995 et les années 2010 en rouge). L'effectif reproducteur de chaque sous-population, estimé au début des années 2010, peut-être comparé sur la base des pourcentages (gris) disposés à côté de chaque cadre. La couleur verte a été attribuée aux sous-populations les plus importantes (≥ 10% de la population, estimations du début des années 2010).

1.6.4. Utilisation de l'habitat au cours du cycle annuel

Durant la période hivernale, couvrant typiquement les mois de novembre à mars, les Avocettes élégantes d'Europe de l'Ouest sont principalement observées en groupes plus ou moins denses, se nourrissant principalement dans des zones intertidales, dans des lagunes côtières, ou encore dans certains bassins de marais salants (Hötker & Dodman 2009). De façon générale, le régime alimentaire de l'Avocette élégante se compose de crevettes (*e.g. Palaemon sp.*, *Crangon crangon*), de petits poissons (*e.g. Pomatoschistus sp.*), de siphons de

bivalves (*e.g. Scrobicularia plana*), de vers aquatiques (*e.g. Hediste diversicolor*, *Capitella capitata*), de petits crabes (*e.g. Carcinus maenas*) et de larves de Chironomies (Moreira 1995a, 1995b, Dietrich *et al.* 1997). A l'échelle des sous-populations d'Europe de l'Ouest, le comportement hivernal semble hétérogène. Sur la base de données de type C.M.R., la sous-population britannique serait migratrice partielle (West 2005). Toutefois, il semblerait que la proportion d'individus résidents et migrateurs et les facteurs associés au contrôle du comportement hivernal n'aient pas été explorés. De leur côté, les populations allemandes et danoises sont considérées comme strictement migratrices (Salvig 1995, Hötker 1998, 2002). De plus, les individus allemands de première année, originaires de la mer des Wadden, hivernent sur des régions différentes selon la sévérité de l'hiver (Hötker 1998). En effet, la plupart de ces oiseaux hiverne le long de la côte Atlantique française, mais ils sont capables de reprendre leur mouvement migratoire jusqu'au Portugal lorsque des hivers sévères se produisent en France (Hötker 1998). Un tel résultat suggère que les conditions environnementales peuvent influencer la sélection du site d'hivernage pour les individus migrateurs, et probablement plus généralement, le choix du comportement hivernal chez l'espèce. Conséquence du comportement migrateur des sous-populations plus nordiques, la France accueille en hiver plus de 25% de la population d'Europe de l'Ouest au sein d'une vingtaine de sites distribués le long du littoral Manche-Atlantique (Mahéo 2007). La fréquentation de ces sites est croissante à partir d'octobre jusqu'à atteindre un pic au mois de décembre pour enfin diminuer à partir du mois de février. Ainsi, sur l'ensemble des sites utilisés par l'Avocette élégante en hiver, le nombre moyen d'individus hivernant chaque année le long du littoral Manche-Atlantique est d'environ 20 000 oiseaux (estimation basée sur les comptages « Wetlands International » réalisés en janvier entre 2008 et 2017).

En période de reproduction, l'Avocette élégante fréquente particulièrement les zones humides d'origine anthropique pour son alimentation et sa nidification, telles que les bassins présents au sein des marais salants et de certaines réserves naturelles (Cramp & Simmons 1983, Girard & Yésou 1991). Sa nidification est de type semi-coloniale et s'étend globalement de fin avril à fin juillet (Cramp & Simmons 1983, Girard & Yésou 1991, Hötker *et al.* 2000b). Dans la majorité des cas, les Avocettes élégantes installent leurs nids sur les îlots présents dans les bassins sélectionnés (nidification au sol) et nichent alors en groupes plus ou moins denses, parfois hétérospécifiques (Cuervo 2004). Les nids sont exclusivement construits à

l'aide de fragments de végétaux (Cuervo 2004). Ils sont distants d'environ 50 à 100 cm, selon les groupes (Adret 1983), et les individus présentent un comportement de territorialité restreint à une faible surface située autour de leur nid (Cramp & Simmons 1983, Adret 1983). Comme chez la plupart des espèces limicoles, la taille de ponte est typiquement de quatre œufs (Cramp & Simmons 1983), les tailles supérieures étant généralement attribuées au parasitisme de nichée intraspécifique (Cramp & Simmons 1983, Hötker 2000). Après l'éclosion du dernier œuf d'une couvée, les parents, accompagnés par les poussins, quittent le nid pour se diriger vers des zones d'alimentation propices aux jeunes (*i.e.* souvent des bassins à faible hauteur d'eau ; Sueur 1985). Sur ces zones, les parents adoptent alors un comportement fortement territorial (Adret 1983). Au sein de ces territoires d'élevage, les poussins recherchent leur nourriture de façon autonome au niveau de flaques d'eau tandis que les adultes s'alimentent à tour de rôle dans des zones plus diversifiées (Adret 1983). Enfin, une seconde ponte peut être réalisée en fin de saison de reproduction si la première tentative a échoué (Cramp & Simmons 1983).

1.6.5. Un modèle d'étude pertinent

Les sections abordées précédemment soulignent la nécessité de développer certaines connaissances chez quelques espèces limicoles modèles (**section 1.5.**). Plus particulièrement, l'étude des dynamiques spatio-temporelles individuelles sur le long terme (*i.e.* description des patrons de distributions individuelles et identification des déterminants et conséquences associés), en considérant les périodes hivernales et de reproduction, constitue un objectif majeur en termes de recherche fondamentale et pour la conservation des espèces (**sections 1.1.** à **1.4.**). Outre l'importance d'identifier les principaux sites utilisés par ces espèces, la nécessité d'évaluer les actions d'aménagement réalisées au sein des habitats concernés a été mise en évidence (**section 1.5.3.**). Les paragraphes ci-dessous visent à souligner certaines caractéristiques de l'Avocette élégante et plus précisément de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français, lui conférant des intérêts particuliers comme modèle d'étude limicole dans ce contexte.

Premièrement, sur la base d'une dimension d'ordre pratique, la taille des Avocettes élégantes (un des plus grands limicoles présents en France : environ 45 cm de hauteur et 75 cm d'envergure) et les habitats utilisés par l'espèce en font un modèle d'étude bien adapté à

la collecte et l'analyse d'histoires de captures individuelles sur le long terme, basées sur des données de type C.M.R. (voir **section 1.2.**) *via* l'utilisation de bagues colorées. En effet, la taille des individus permet l'utilisation de plusieurs bagues colorées de taille relativement importante (de 6 mm à 18 mm) par patte, favorisant alors l'identification à distance des oiseaux marqués. Quant aux habitats utilisés, ils favorisent également cette identification par l'absence d'obstacles visuels tels que les arbres ou les haies.

Par ailleurs, la longévité de l'Avocette élégante, estimée à environ 25 ans en milieu naturel (Cramp & Simmons 1983), est particulièrement intéressante dans un cadre de suivis individuels visant à étudier les dynamiques spatio-temporelles individuelles sur le long terme et aboutir à la détermination des mécanismes influençant les tendances populationnelles en termes d'occupation des habitats et d'effectif. Par exemple, plusieurs éléments évoqués précédemment tendent à prédire une migration partielle facultative pour les Avocettes élégantes issues des sous-populations à latitudes modérées (*e.g.* Grande-Bretagne et France). Ainsi, l'étude du comportement hivernal dès le premier hiver et sur le long terme, chez les Avocettes élégantes de la sous-population française, peut contribuer à la description et compréhension du phénomène de migration partielle chez les oiseaux et des conséquences associées à l'échelle individuelle puis populationnelle (voir **section 1.3.**).

Une autre particularité, propre à ce modèle d'étude, est sa (re)colonisation relativement récente des aires littorales d'Europe de l'Ouest. Dans ce contexte, l'étude des dynamiques spatio-temporelles individuelles à large et fine échelles est primordiale afin de contribuer à la compréhension des processus ayant conduit à cette (re)colonisation et à l'évolution des effectifs reproducteurs sous-populationnels. Par ailleurs, l'espèce est couramment décrite comme étant une espèce pionnière (Thorup & Bregnballe 2015), soit utilisant originellement des habitats relativement instables concernant certains aspects de ses exigences écologiques en période de reproduction (*e.g.* nidification sur des zones à végétation limitée et à proximité de zones d'alimentation à hauteur d'eau adaptée). Ainsi, il est probable que ce trait ait contribué à la (re)colonisation progressive des littoraux d'Europe de l'Ouest en favorisant le comportement de dispersion entre saisons de reproduction successives.

Toutefois, des actions de gestion des habitats sont régulièrement mises en place au sein des principaux sites de reproduction utilisés par l'Avocette élégante le long du littoral Manche-

Atlantique français. Ces actions visent notamment à favoriser la reproduction des espèces laro-limicoles (*i.e.* espèces d'oiseaux protégées appartenant aux Laridés et limicoles) et plus particulièrement celle de l'Avocette élégante, notamment par la création et restauration d'îlots de nidification. Ainsi, ces aménagements peuvent moduler la tendance à la dispersion de l'espèce en stabilisant ou améliorant la qualité des habitats de reproduction (et la prédictibilité de cette qualité) en termes de disponibilité des substrats de nidification favorables. L'étude de la sélection au site de reproduction sur le long terme (*i.e.* description des patrons de fidélité au site de reproduction et de dispersion à large et fine échelles) chez les Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français offre alors une opportunité particulièrement intéressante d'explorer la modulation de la fidélité au site par la gestion des habitats de nidification et d'estimer et comprendre les échanges entre sites et sous-populations européennes dans ce contexte. De plus, depuis une dizaine d'années, la reprise croissante de l'exploitation de nombreux bassins de marais salants français qui étaient jusqu'alors abandonnés en friches peut constituer une dégradation des conditions de reproduction par la diminution de la disponibilité des habitats favorables (*i.e.* pour la nidification, l'alimentation et l'élevage des jeunes) et par l'augmentation de la présence humaine pouvant constituer une source de dérangements. Ainsi, il est crucial d'évaluer l'efficacité de certaines mesures de gestion mises en place pour favoriser la reproduction de l'Avocette élégante, telles que la création et la restauration d'îlots de nidification.

Enfin, la forte baisse récente des effectifs reproducteurs de certaines sous-populations d'importance, telles que celle du Danemark et des Pays-Bas, soulève des questions de conservation majeures (voir **section 1.6.2.**). En effet, de par sa disparition passée du littoral d'Europe de l'Ouest, l'Avocette élégante semble être relativement sensible aux changements globaux et peut alors être considérée comme un bon indicateur biologique des impacts de ces changements sur les écosystèmes concernés à l'échelle des espèces limicoles et plus généralement à l'échelle de l'ensemble des espèces aviaires à certains égards. Ainsi, la croissance de la sous-population française, toujours d'actualité, constitue un cadre pertinent pour l'étude des dynamiques spatio-temporelles individuelles afin de contribuer à la compréhension du fonctionnement de cette sous-population (*e.g.* identification et caractérisation des sites d'importance et de la structure des échanges intersites), dans l'objectif plus global d'assurer au mieux la pérennité de la présence de l'Avocette élégante sur

les littoraux (re)colonisés au cours du siècle dernier et celle d'espèces aux exigences écologiques similaires.

1.7. Productions scientifiques, questions biologiques, hypothèses et prédictions

Dans le présent document, l'accent est particulièrement mis sur l'étude des dynamiques spatio-temporelles individuelles chez la sous-population française d'Avocettes élégantes (voir **section 1.6.5.** pour la synthèse des thématiques abordées et la pertinence du modèle d'étude). L'analyse de ces dynamiques s'appuie sur des histoires de captures individuelles, construites sur la base de données de type C.M.R. collectées durant les deux périodes clefs du cycle annuel des espèces aviaires (*i.e.* période hivernale et période de reproduction ; **Figure 8**), entre l'été 2006 et l'hiver 2016/2017. Les individus étudiés sont originaires de cinq sites de reproduction parmi les plus importants du littoral Manche-Atlantique français. Ils ont été initialement marqués juste avant l'envol, à l'aide de bagues colorées, puis ré-observés ultérieurement sur les littoraux d'Europe de l'Ouest. Les études sur lesquelles repose ce manuscrit sont détaillées sous formes d'articles scientifiques rédigés en anglais dans les **Chapitres II** à **V**, à raison d'un article par chapitre. Plus particulièrement, les deux premiers chapitres relatent du comportement hivernal adopté par les individus (*i.e.* choix du premier comportement hivernal, puis fidélité au comportement hivernal sur le long terme), tandis que les deux derniers se focalisent respectivement sur la fidélité au site de reproduction sur le long terme et sur l'évaluation de l'efficacité de la création d'îlots de nidification dans le cadre de contrats Natura 2000 (**Figure 9**). Les grands objectifs, les principales questions biologiques explorées et hypothèses testées ont été compilés ci-dessous, pour chaque chapitre.

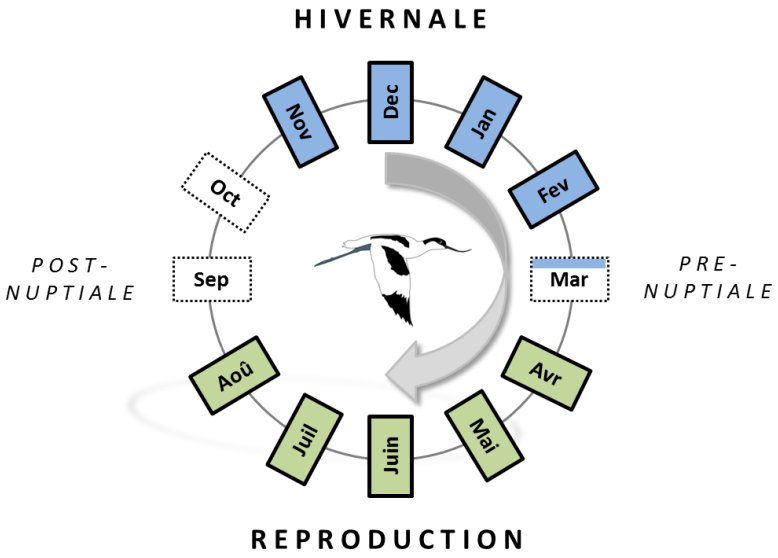


Figure 8. Cycle annuel simplifié des Avocettes élégantes d'Europe de l'Ouest, distinguant notamment les deux grandes périodes d'importance (*i.e.* période hivernale et période de reproduction) qui seront considérées par la suite.

1.7.1. Choix du premier comportement hivernal (Chapitre II – Article 1)

Selon Hötker & Dodman (2009), la sous-population française d'Avocettes élégantes, appartenant à la population reproductrice d'Europe de l'Ouest, serait migratrice partielle. Cependant, jusqu'à présent, aucune étude ne s'est intéressée au patron de distribution hivernale de ces individus. L'attention a été précisément concentrée sur ce point dans ce premier article. Plus précisément, l'objectif était double. Premièrement, le patron de distribution des individus lors de leur premier hiver a été analysé en décrivant différentes catégories comportementales sur la base de la distance entre les sites natals et les quartiers d'hivernage, puis en quantifiant la proportion d'individus adoptant chaque comportement hivernal, et en testant l'existence d'une structure spatiale concernant la sélection des sites d'hivernage selon le site natal. La détection d'une telle structure permettrait alors d'identifier d'éventuelles destinations hivernales préférentielles selon le site natal des oiseaux. Puis, l'influence de deux variables relatives à l'éclosion des oiseaux (*i.e.* date d'éclosion au sein de la saison de reproduction et site natal) et d'une variable liée à leur condition physique a été explorée sur leur probabilité d'adopter les différents comportements hivernaux décrits, sous l'hypothèse d'une migration partielle facultative (*i.e.* influence de variables non-génétiques sur le choix entre différents comportements hivernaux).

1.7.2. Fidélité au comportement hivernal (Chapitre III – Article 2)

Ce second article visait à poursuivre l'exploration du comportement hivernal, dans un contexte de migration partielle. Plus précisément, la flexibilité du comportement hivernal a été évaluée sur le long terme à l'échelle individuelle, à partir du premier hiver, afin de mieux comprendre le contrôle du comportement hivernal chez l'Avocette élégante. Autrement dit, les patrons de fidélité au comportement hivernal et de changement de comportement entre années consécutives ont été modélisés sur la base des histoires de captures relatives aux individus étudiés dans l'article précédent. L'effet de l'âge a notamment été testé sur le patron de fidélité au comportement hivernal. Sous l'hypothèse de dominance et d'une date d'arrivée avantageuse pour les individus résidents, une forte diminution de la fidélité au comportement migrateur durant les premières années de vie a été prédite. En parallèle de cette variation, une forte augmentation de la fidélité au comportement résident avec l'âge des oiseaux était attendue. Puisque mâles et femelles prospectent pour les places de nidification, et participent à la construction et défense du nid (Adret 1983, Cramp & Simmons 1983), ces prédictions étaient indépendantes du sexe des individus. De plus, afin de poursuivre l'exploration de l'influence du premier hiver sur les hivers ultérieurs, le degré de fidélité au premier site hivernal sélectionné par les individus a été estimé, pour les hivers où les oiseaux furent fidèles à leur premier comportement hivernal. Enfin, l'influence du comportement hivernal sur la survie interannuelle a été testée afin d'estimer les coûts potentiellement associés à chaque comportement hivernal.

1.7.3. Fidélité au site de reproduction (Chapitre IV – Article 3)

Dans cet article, l'accent a été mis sur la sélection du site de reproduction au cours des années, à l'échelle individuelle. Pour cela, les patrons de fidélité au site de reproduction, ainsi que les patrons de changement de site entre années successives ont été modélisés. L'Avocette élégante est décrite comme étant une espèce pionnière, comme défini précédemment. En Europe de l'Ouest, elle se reproduit aujourd'hui principalement au sein de sites protégés et gérés. Cette gestion des habitats est alors principalement orientée pour favoriser la nidification de l'espèce. Une forte fidélité des individus au site de reproduction, et plus particulièrement à leur site natal a alors été prédite sur le long terme, en réponse à la prédictibilité de la qualité des sites concernés (notamment en termes de disponibilité des

substrats de nidification favorables), maintenue ou accrue par les actions de gestion mises en place localement. Par ailleurs, l'influence du comportement hivernal sur la fidélité au site entre deux saisons de reproduction a été explorée. Notamment, la plus forte probabilité de fidélité à un site donné entre deux saisons de reproduction consécutives a été prédite pour les individus hivernant au sein de ce site.

1.7.4. Efficacité de la création d'îlots de nidification (Chapitre V – Article 4)

Ce dernier article visait à estimer l'efficacité de certains aménagements réalisés pour la nidification de l'Avocette élégante au sein des principaux sites de reproduction français. Pour cela, l'étude s'est focalisée sur les aménagements menés dans les marais salants de Mesquer dans le cadre de contrats Natura 2000. Ces marais correspondent à une mosaïque de bassins dans lesquels les Avocettes élégantes nichent principalement sur des îlots. Les actions d'aménagement consistaient alors en la création ou restauration d'îlots de nidification. Ainsi, afin de contribuer aux réflexions nécessaires à l'élaboration d'un cadre de gestion, l'efficacité rapide (*i.e.* période post-aménagement de deux ans) de la mise en place de tels aménagements a été évaluée. L'efficacité prolongée de ces aménagements a également été explorée. Une augmentation du nombre de nids comptés au sein des bassins aménagés, et à l'échelle du site (marais salants de Mesquer) fut prédite. Enfin, sur la base de données de type C.M.R., l'origine des individus ayant niché sur ces bassins aménagés a été décrite afin d'explorer l'hypothèse de la gestion des habitats comme facteur favorisant la fidélité au site natal chez l'Avocette élégante. Sous cette hypothèse, la majorité des individus nichant sur les îlots des bassins aménagés seraient originaires de Mesquer.

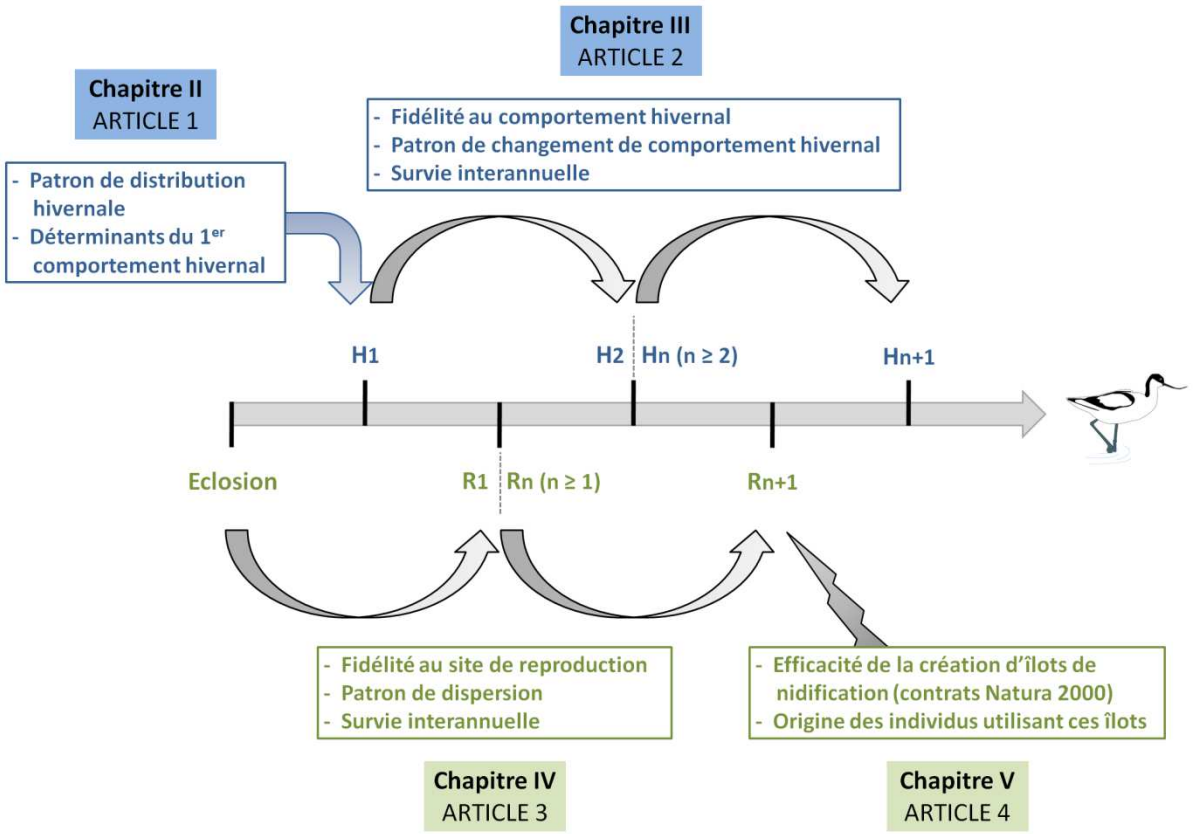


Figure 9. Synthèse des thématiques abordées par les quatre articles présentés dans ce document (articles 1 à 4 correspondant respectivement aux **Chapitres II** à **V**) qui se focalise tout particulièrement sur les dynamiques spatio-temporelles des Avocettes élégantes originaires du littoral Manche-Atlantique français. La couleur bleue et la couleur verte sont respectivement attribuées aux articles traitant du comportement adopté au cours des saisons hivernales (H) et du site sélectionné au cours des saisons de reproduction (R). Les flèches grises illustrent les estimations des paramètres d'intérêt entre deux années consécutives et sont distinguées à titre d'exemple : $H_1 – H_2$ (entre le premier et le second hiver), $H_{n\ (n \geq 2)} – H_{n+1}$ (entre deux hivers consécutifs à partir du second hiver), Eclosion – R_1 (entre la saison de capture et la première saison de reproduction suivante), et $R_{n\ (n \geq 1)} – R_{n+1}$ (entre deux saisons de reproduction consécutives à partir de la première saison de reproduction).

2. Matériel et Méthodes

2.1. Collecte des données

2.1.1. Origine des données

Les travaux scientifiques présentés dans ce document se basent sur l'analyse de données collectées au sein de nombreux sites, depuis plusieurs années, et par une multitude d'observateurs. Le projet de suivi individuel des Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français a été initié par Guillaume Gélinaud (conservateur de la réserve naturelle des marais de Séné – association Bretagne Vivante) en 1996 sous la forme d'un programme personnel de baguage. De nombreux ornithologues amateurs et professionnels se sont investis dans ce programme au fil des années et ont permis de constituer un jeu de données conséquent en termes d'effectif d'oiseaux suivis et d'aires géographiques prospectées. Toutefois, en dépit d'un effort de coordination et de standardisation de la collecte des données, ces dernières présentent une certaine hétérogénéité. Plus précisément, la pression d'observation relative à chaque observateur et site suivi fut variable à certains égards (*e.g.* précision de la description des comportements individuels et fréquence de prospection des habitats utilisés). Pour les sites inclus dans des réserves naturelles, les investissements de personnels et de temps sur le terrain furent notamment dépendants des moyens disponibles (*e.g.* temps et ressources financières). Ainsi, les données analysées et présentées dans cette synthèse résultent de la mise en place de plusieurs processus de vérifications des bases de données brutes et de l'application de plusieurs filtres de sélection sur ces dernières, afin de maximiser leur homogénéité et leur représentativité biologique. Au fil des sections présentées ci-dessous, certaines informations concernant des éléments d'hétérogénéité avérée ou suspectée seront précisées. Enfin, les données en lien avec le suivi individuel des Avocettes élégantes originaires du littoral Manche-Atlantique français ont été saisies *via* le site internet officiel du programme (www.bretagne-vivante-dev.org/avocette).

2.1.2. Sites natals

Le programme de baguage initial, mentionné précédemment et impliquant principalement un unique site de capture, a été étendu à quatre sites supplémentaires du littoral Manche-Atlantique français à partir de 2006. En accord avec les thématiques abordées,

nécessitant une multitude de sites natals, les Avocettes élégantes considérées dans les analyses (et dans les prochaines sections) ont été capturées au sein de cinq sites de reproduction, entre 2006 et 2015 (inclus) et les données relatives à leurs comportements individuels ont été collectées entre l'été 2006 et l'hiver 2016/2017. Plus précisément, ces individus sont originaires de cinq sites de reproduction (**Figure 10**) comptant actuellement parmi les plus importants du littoral Manche-Atlantique français en termes d'effectifs reproducteurs : *(i)* le Golfe du Morbihan (Mo), *(ii)* les marais de Mesquer (Me), *(iii)* les marais de Guérande (Gu), *(iv)* la baie de Bourgneuf, incluant tout particulièrement l'île de Noirmoutier (Bo), et *(v)* l'île de Ré (Re). Chacun de ces sites est par la suite considéré comme étant une colonie de reproduction spatialement stable à travers les années. Les habitats utilisés par l'espèce au sein de ces sites sont principalement des bassins artificiels de marais salants (en activité ou non ; **Figure 11**). Les cinq sites sont alors séparés les uns des autres par des habitats non favorables à l'espèce, et la distance (orthodromique) entre eux varie de 13 à 205 km (**Table 1**). Trois des cinq sites de reproduction (Mo, Bo et Re) sont en partie ou totalement inclus dans une réserve naturelle. Les deux autres sites (Me et Gu) possèdent quant à eux divers statuts de protection et appartiennent au réseau européen Natura 2000.

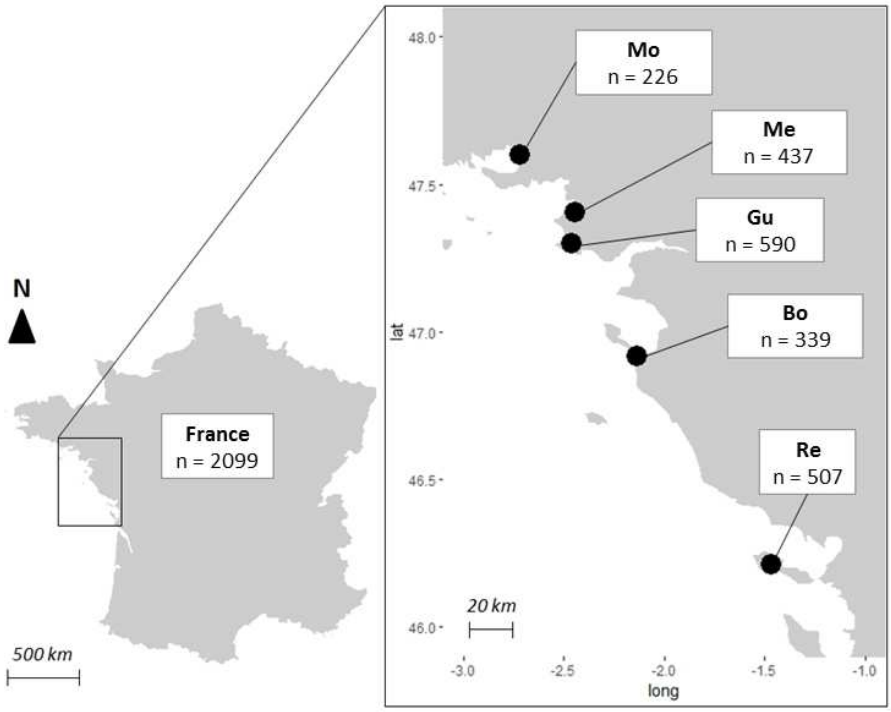


Figure 10. Distribution des cinq sites (ou colonies) de reproduction du littoral Manche-Atlantique français (sous-population de la population d'Europe de l'Ouest) dont sont originaires les 2099 Avocettes élégantes marquées entre 2006 et 2015.

Table 1. Distance orthodromique (km) séparant les cinq sites natals considérés.

	Mo	Me	Gu	Bo	Re
Mo	-	-	-	-	-
Me	37	-	-	-	-
Gu	44	12	-	-	-
Bo	99	64	55	-	-
Re	208	172	164	109	-

Au sein de chaque site de reproduction, l'Avocette élégante niche au sol, principalement sur des îlots, dans des groupes plus ou moins denses et distribués parmi les bassins favorables à sa nidification. La taille de colonie, s'exprimant comme le nombre de paires reproductrices estimé, a été considérée comme relativement stable pour Mo, Bo et Re entre 2006 et 2016 (230, 580 et 350 paires reproductrices en moyenne, respectivement), contrairement à l'augmentation progressive relevée pour Me et Gu durant cette même période (70 et 200 paires reproductrices en moyenne, respectivement). Concernant le succès reproducteur moyen (*i.e.* nombre moyen de jeunes à l'envol par couple reproducteur) au sein de chaque colonie entre 2006 et 2016, il a été estimé comme relativement faible et stable (Mo : 0.25 ; Me : 0.65 ; Gu : 0.50 ; Bo : 0.30 et Re : 0.20), sur la base des estimations globales du nombre de paires reproductrices et de jeunes à l'envol à l'échelle des sites. Cependant, les méthodes d'estimation du nombre de paires reproductrices – et par conséquent du succès reproducteur local moyen – étaient hétérogènes entre certains sites (*e.g.* variation des dates de comptage et données manquantes). Ainsi, bien que ces valeurs soient toutefois relativement représentatives des tendances générales aux échelles intra et intersites, elles sont ici uniquement fournies à titre indicatif et n'ont pas été incluses comme variables à expliquer ou explicatives dans les analyses statistiques réalisées dans le cadre du présent projet.

2.1.3. Marquage individuel

Chaque année (à l'exception de 2007 et 2012, respectivement pour Bo et Mo), des poussins ont été capturés à la main à un âge estimé d'environ 20 à 30 jours (**Figure 12**) – soit juste avant l'envol – entre avril et août, et sous la responsabilité d'un expérimentateur habilité par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (C.R.B.P.O.) du Muséum National d'Histoire Naturelle (M.N.H.N.). Une fois capturé, chaque oiseau a été équipé de bagues plastiques colorées, fixées sur les deux tibiotarses, ainsi qu'une bague métallique fixée

sur un des tarso-métatarses (la plupart du temps) et délivrée par le C.R.B.P.O. Les bagues posées ont alors permis l'identification de chaque oiseau par recapture physique (très rare) ou par lecture des bagues à distance (*i.e.* jumelles dans certains cas et longue-vue la plupart du temps), grâce aux nombreuses combinaisons individuelles envisageables (**Figure 13**).

Lors de la capture, et une fois équipé de ses bagues, chaque poussin a été pesé à l'aide d'une balance à ressort (g, ± 0.1 g). Puis, la longueur du bec (du bout de la mandibule supérieure à la base des premières plumes du crâne) et la longueur du tarse (de l'encoche du joint intertarsal jusqu'à la base du pied plié à 90°) ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse (mm, ± 0.1 mm). La longueur des ailes (de la courbure de l'aile jusqu'à la pointe de plus longue des rémiges primaires) a également été mesurée, *via* un réglet à butée (mm, ± 0.5 mm). Le caractère monotypique de l'espèce (**Figure 14**), impliquant une absence de dimorphisme sexuel marqué, ne permettait pas le sexage en main des poussins capturés. Seules certaines observations comportementales à l'âge adulte (*i.e.* parades et accouplements), et analyses génétiques, ont permis d'attribuer un sexe à une proportion relativement restreinte d'individus marqués, une information qui ne fut alors pas prise en compte dans les analyses statistiques. Enfin, après relevé des coordonnées spatiales du bassin de capture, chaque oiseau a été relâché dans ce dernier à la fin des mesures morphologiques. *A posteriori*, ces données biométriques ont permis de mesurer un indice de la condition corporelle des individus au moment de leur capture initiale (**Chapitre II** pour plus de détails). De plus, ces données ont également permis d'estimer les dates d'éclosion individuelles avec une précision acceptable (erreur estimée entre 2 et 3 jours), en utilisant une équation logistique modélisant la croissance de la longueur du bec en fonction de l'âge des poussins (**Chapitre II** pour plus de détails). Puis, sur la base de la distribution multimodale de l'ensemble des dates d'éclosion relatives aux individus considérés dans le **Chapitre II**, trois catégories de poussins ont été distinguées, en cohérence avec la phénologie reportée typiquement chaque année pour les cinq sites dont les oiseaux étaient originaires : les individus éclos *(i)* précocement (jusqu'à fin mai), *(ii)* à une date moyenne (durant le mois de juin – pic d'éclosion), et *(iii)* tardivement (à partir de la fin du mois de juin).

Durant chaque saison de reproduction, un effort a été fourni sur le terrain afin de maximiser le nombre de poussins bagués. Ainsi, pour la plupart des années, ce nombre a été estimé comme supérieur à la moitié du nombre de jeunes à l'envol pour chaque site, hormis

pour Mo et Bo (environ 40% et 25% du nombre de jeunes à l'envol, respectivement). Ainsi, les comportements des Avocettes élégantes baguées ont été considérés comme raisonnablement représentatifs de la sous-population étudiée. Au total, 2099 poussins ont été marqués (**Table 2**, **Figure 10**). Toutefois, la plupart des analyses constituant ce travail de Thèse ont été réalisées sur un nombre plus restreint d'individus, en accord avec les exigences requises par les questions biologiques alors traitées. De plus, la détection d'erreurs de saisies de données et la présence de données manquantes, relatives aux données individuelles, ont dans certains cas entrainé l'exclusion des individus concernés.

Table 2. Nombre de poussins d'Avocettes élégantes capturés et marqués par année, au sein de chaque site natal considéré dans ce programme (pas de marquage en 2007 et 2012, respectivement pour Bo et Mo).

Site	Année										Total
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	
Mo	54	46	14	31	16	4	-	16	43	2	226
Me	17	20	50	11	19	72	80	105	48	15	437
Gu	59	44	38	46	106	64	49	69	85	30	590
Bo	56	-	28	11	24	43	61	51	42	23	339
Re	83	78	50	54	45	36	31	39	37	54	507

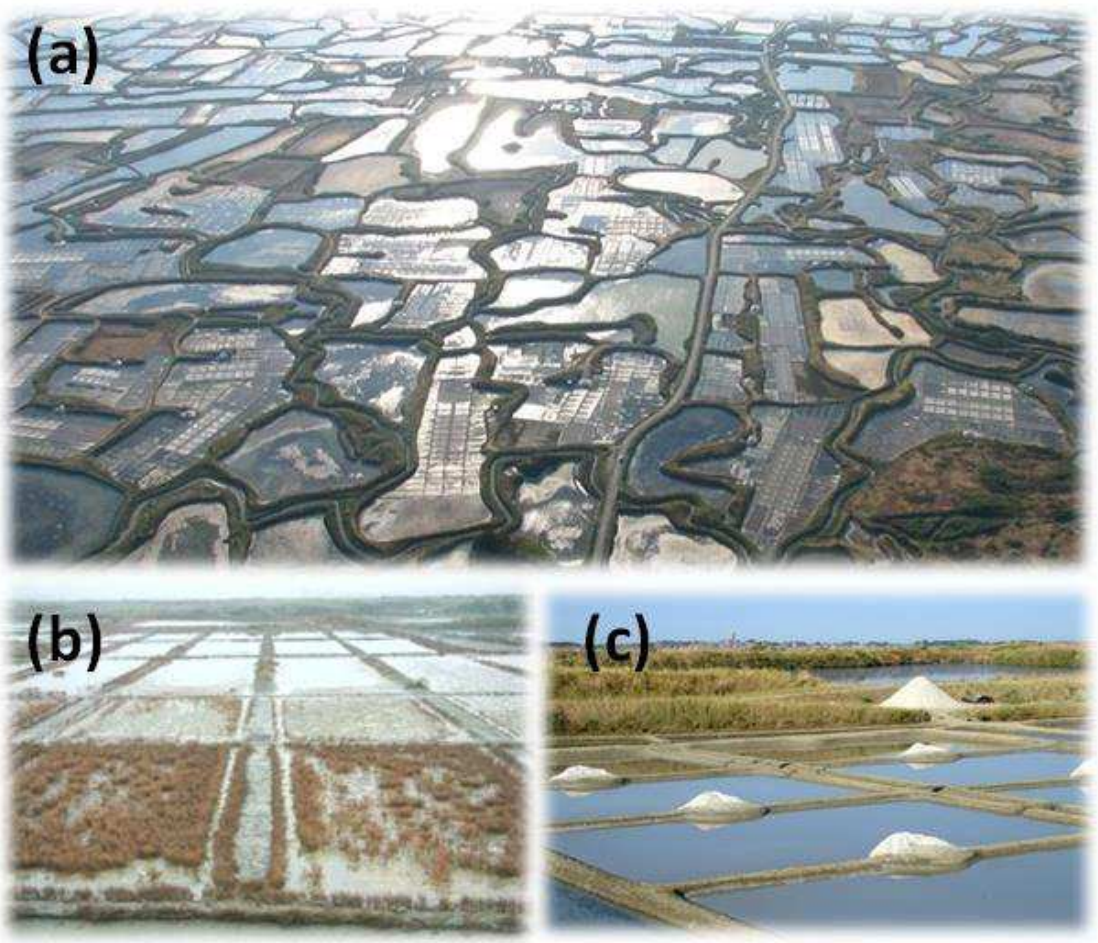


Figure 11. Mosaïque de bassins artificiels de marais salants **(a**, photographie provenant de www.labaule-guerande.com**)**. Les bassins en friche **(b**, photographie issue d'un document interne**)** se distinguent aisément des bassins exploités **(c**, photographie issue d'un document interne**)**. La photographie **(c)** illustre une saline (type de bassin duquel le sel est extrait) parcourue par un réseau de ponts permettant la collecte du sel. Les îlots (souvent similaires aux ponts mais déconnectés des talus) présents au sein de certains bassins sont particulièrement utilisés par l'Avocette élégante et les espèces laro-limicoles plus généralement, pour leur nidification.



1 à 7 jours
S1

Poussin très petit, à l'aspect duveteux et au bec relativement court et droit.



8 à 14 jours
S2

Aspect encore duveteux avec un début de contraste de la calotte.



15 à 21 jours
S3

Plumage gris discontinu en pointillés avec des rayures noires, diminution progressive du duvet avec renforcement du contraste de la calotte, des ailes et du dos.



22 à 28 jours
S4

Disparition du duvet, calotte, dos et ailes bien contrastés, bande alaire blanche bien marquée, rémiges primaires ne dépassant pas les tertiaires

Age idéal



Juvénile
> S4

Ressemble aux adultes avec toutefois une coloration dorée sur le haut des ailes

Souvent trop tard…

Figure 12. Illustration et description de l'évolution de l'aspect des jeunes Avocettes élégantes au cours des semaines de vie après l'éclosion (S1 à > S4). L'âge idéal pour la capture et le baguage se situe dans la quatrième semaine suivant l'éclosion. Photographies issues d'un document interne.

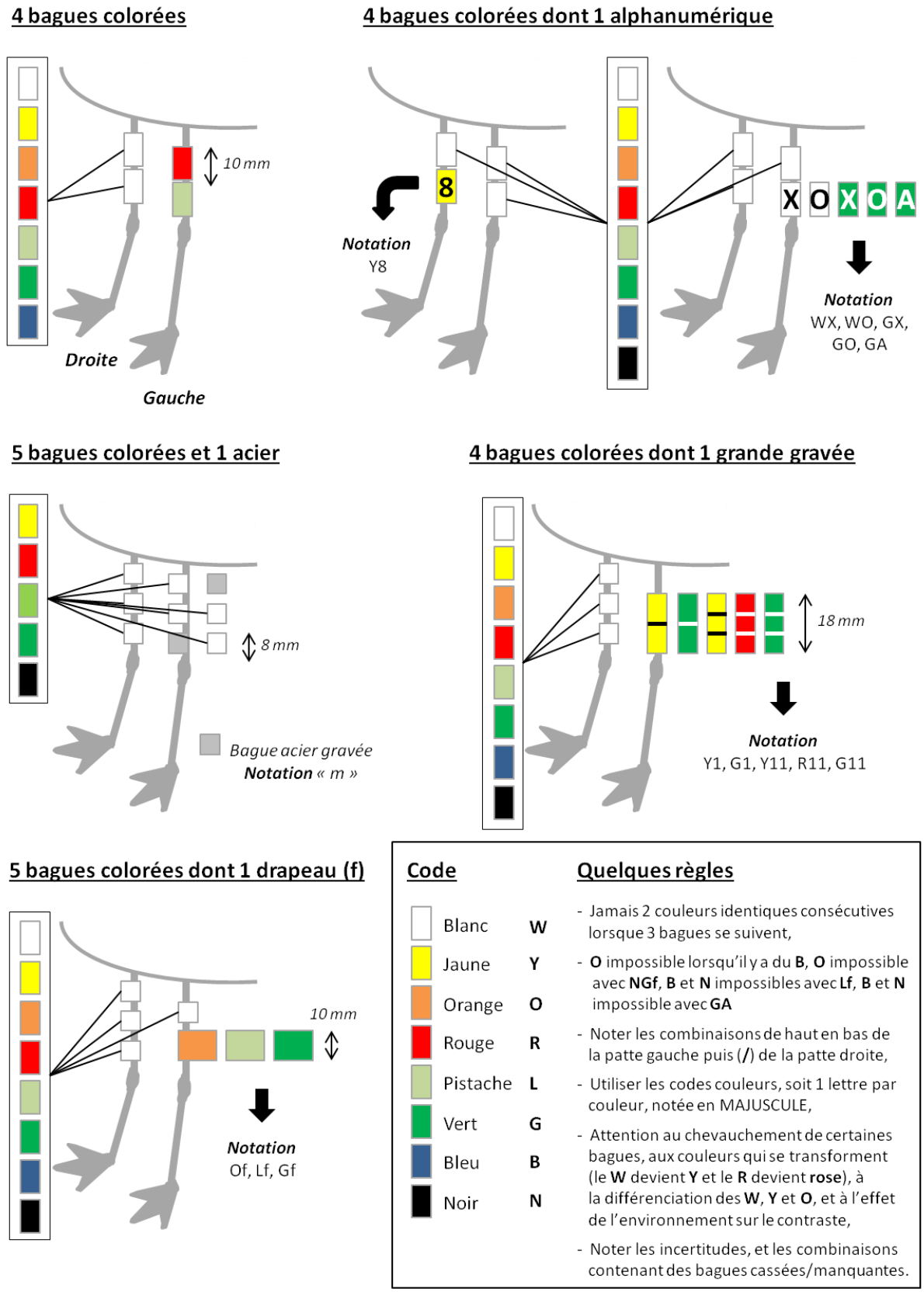


Figure 13. Résumé des principales combinaisons utilisées pour le marquage des Avocettes élégantes dans le cadre du programme concerné, et quelques règles à utiliser sur le terrain pour l'identification des Avocettes élégantes rencontrées.



Figure 14. Morphotype de l'Avocette élégante adulte (forme monotypique). Longues pattes d'un ton gris-bleu aux doigts semi-palmés. Long bec noir et fin, recourbé vers le haut et très caractéristique. Plumage blanc éclatant souligné de noir sur la calotte, la nuque et le bas du cou. Trois bandes noires (particulièrement bien visibles en vol) se dessinent au niveau des scapulaires, des couvertures alaires et des rémiges primaires. Aucune variation saisonnière du plumage. Acquisition du plumage type dès la première mue partielle rapide ayant lieu avant l'hiver chez les jeunes de première année. Chez les adultes, une mue complète est effectuée après la reproduction entre les mois d'août et d'octobre, et une mue prénuptiale a lieu entre février et mars. Photographie tirée de la photothèque en ligne de la réserve naturelle des marais de Séné.

2.1.4. Suivis individuels en période hivernale et comportements hivernaux

Chaque hiver (novembre à mars, de l'hiver 2006/2007 à 2016/2017), grâce à un important réseau d'observateurs professionnels et amateurs, les individus bagués le long du littoral Manche-Atlantique français ont été observés sur l'aire d'hivernage de la Population d'Europe de l'Ouest d'Avocettes élégantes (Hötker & Dodmann 2009). Les données d'observation des individus marqués résultaient d'opportunités liées à *(i)* de nombreuses occasions d'observation opportunistes sur l'ensemble de l'aire étudiée, *(ii)* des sessions d'observation et de comptages réparties régulièrement au cours de l'hiver (*e.g.* comptages « Wetlands International » sur l'ensemble des sites considérés, et pression d'observation particulièrement forte pour les sites inclus dans des réserves naturelles tels que Mo, Bo et Re, ainsi que pour les sites de Me et Gu), et *(iii)* des missions spécifiquement dédiées (*e.g.* visite des principaux sites d'hivernage de péninsule Ibérique en février sur une durée d'environ 15 jours). Lors de chaque observation, l'identité de l'oiseau (combinaison colorée), la date et le lieu (avec coordonnées spatiales) ont été collectées. En Afrique, la pression d'observation a été considérée comme étant presque nulle et très variable selon les années. Ainsi, les individus

observés en Afrique ont été exclus des bases de données analysées. Par ailleurs, en France, la pression d'observation a été considérée comme ayant été légèrement plus élevée que dans les autres sous-populations européennes.

L'exploration de la base de données générale a permis d'attribuer un comportement hivernal aux individus avec une certaine confiance, sur la base des dates des dernières observations en France d'individus migrateurs. Plus concrètement, les individus observés sur des sites Français du 20 décembre au 25 février ont été considérés comme résidents avec certitude, et les individus observés entre le 1er novembre et le 31 mars au sein d'autres sous-populations ont été considérés comme migrateurs. La distance (orthodromique) entre les positions de capture et d'hivernage était inférieure à 320 km pour les résidents, supérieure à 350 km, 690 km et à 1030 km pour les migrateurs hivernant respectivement sur le littoral du Royaume-Unis, de la mer du Nord, et de la péninsule Ibérique. Trois comportements hivernaux ont été distingués : *(i)* hivernage au sein du site natal (comportement résident strict : RS), *(ii)* hivernage sur un autre site du littoral Manche-Atlantique français (résident local : RL), et *(iii)* hivernage sur le littoral d'une autre sous-population par un mouvement de migration (migrateur : M). Dans les cas d'observations multiples au cours d'un hiver, le site associé à la localisation la plus proche du milieu de la période hivernale (*i.e.* 15 janvier) a été sélectionné afin d'attribuer une seule localisation et un seul comportement hivernal par oiseau et par année. Ces données ont permis de construire les histoires de captures individuelles analysées dans les **Chapitres II** et **III**. Pour le **Chapitre II**, seuls les individus localisés durant leur premier hiver ont été considérés. Pour le **Chapitre III**, les mêmes individus ont été considérés. Pour les analyses de survie et de fidélité au comportement hivernal, il était pertinent de distinguer les individus migrateurs hivernant en péninsule Ibérique de ceux hivernant en Europe du Nord, les conditions environnementales étant différentes entre les deux aires d'hivernage. Cependant, trop peu d'individus migrateurs ont été localisés en hivernage en Europe du Nord lors de leur premier hiver puis ré-observés lors des hivers suivants. Ainsi, ces individus ont été exclus des analyses du **Chapitre III**, le comportement migrateur étant alors uniquement représenté par les individus hivernant en péninsule Ibérique.

2.1.5. Suivis individuels en période de reproduction et sélection du site de reproduction

Durant chaque période de reproduction (avril à août), les observations d'ornithologues amateurs et professionnels ont été collectées, sur l'ensemble de l'étendue de la distribution de la population reproductrice d'Europe de l'Ouest. Les données d'observation des individus marqués résultaient d'opportunités liées à *(i)* de nombreuses occasions d'observation opportunistes sur l'ensemble de l'aire étudiée, *(ii)* de nombreuses sessions régulières spécifiquement dédiées (*e.g.* 2 à 4 passages par mois sur l'ensemble des bassins des sites natals). Ces données incluaient au minimum l'identité de l'oiseau, la date et le lieu précis de la rencontre (avec coordonnées spatiales). Selon l'effort fourni par l'observateur, la localisation d'un oiseau marqué pouvait être associée à des observations comportementales permettant notamment l'attribution d'un indice concernant son statut de reproduction : *(i)* reproducteur possible (*i.e.* vu sur un site de reproduction – information attribuée par défaut si aucune observation n'a été relevée par l'observateur et si l'oiseau a effectivement été localisé sur un site de reproduction), *(ii)* reproducteur probable (*i.e.* interactions agonistiques, parades – voir Cramp & Simmons 1983 pour un descriptif, accouplement, alarme, comportement de prospection d'un site de nidification, et construction de nid), et *(iii)* reproducteur confirmé *(i.e.* comportement anti-prédateur fortement marqué, proximité importante avec au moins un poussin ou juvénile et couvaison). Etant donnée la difficulté d'observation du statut de reproduction, le statut de non-reproducteur était impossible à renseigner pour les individus âgés d'un an et plus. Sur la base de ces différents statuts, il est possible d'affirmer que les Avocettes élégantes françaises sont capables de tenter de se reproduire à l'âge d'un an, contrairement aux individus de certaines autres sous-populations d'Europe (*e.g.* Royaume-Unis ; Cadbury & Olney 1978). En effet, entre 2007 et 2016, parmi tous les individus marqués, âgés d'un an et observés sur un site de reproduction, 19% et 43% d'entre eux ont été respectivement observés avec un statut de reproduction confirmé et probable. A titre de comparaison, parmi les individus plus âgés, 41% et 31% ont été respectivement observés avec un statut de reproduction confirmé et probable. Plus généralement, le risque d'attribuer un site de reproduction à un oiseau ne se reproduisant pas l'année considérée était relativement faible pour la deuxième classe d'âge étant donnée la faible probabilité pour une Avocette élégante sexuellement mature de ne pas tenter de se reproduire (Cramp & Simmons 1983, Touzalin 2017).

Dans les analyses statistiques relatives au **Chapitre IV**, les cinq sites dont les individus suivis étaient originaires ont été considérés comme cinq sites de reproduction (Mo, Me, Gu, Bo et Re). De plus, pour simplification, les observations d'individus marqués effectuées sur d'autres colonies de reproduction françaises ont été attribuées à un premier site artificiel (ailleurs en France : AF), et celles effectuées au sein d'autres sous-populations européennes ont été attribuées à un second site artificiel (ailleurs en Europe : AE). Ces deux sites supplémentaires permettaient alors d'estimer les mouvements de dispersion au travers d'une échelle géographique relativement vaste, et de limiter les biais d'estimation de la survie réelle des individus. Les cinq sites d'origine ont ainsi été suivis chaque année avec une pression d'observation relativement stable entre les années. Toutefois, la pression d'observation associée à la collecte des données individuelles au sein des deux sites artificiels a été considérée comme inférieure. Chaque année, l'attribution du site de reproduction a été réalisée sur une période de reproduction restreinte (entre avril et juin, inclus) afin de limiter les biais liés à des mouvements de transience en période pré-nuptiale (fin mars) et en fin de saison de reproduction, et pour éviter les localisations relatives à d'éventuelles pontes de remplacement de fin de saison. Plus généralement, un seul site de reproduction a été retenu par année pour chaque individu. Ainsi, la sélection du site correspondant à la première localisation associée à un statut de reproducteur confirmé a été retenue par individu et année. En cas d'absence d'un tel statut, la première localisation associée à un statut de reproducteur probable a été retenue. Quand seul un statut de reproducteur possible a été associé aux localisations d'un individu une année donnée, l'observation la plus proche du milieu de la période de reproduction restreinte a été retenue (*i.e.* 15 mai).

2.1.6. Création d'îlots de nidification comme mesure de gestion des habitats de reproduction

Le site Me (marais de Mesquer) correspond typiquement à une mosaïque de bassins de marais salants couvrant 411.9 ha et impliquant 398 bassins (**Figure 15**). Entre les automnes ou hivers 2009/2010 et 2012/2013, différentes actions d'aménagements ont été effectuées au sein de ce site dans le cadre de son appartenance au réseau européen Natura 2000, à l'instar d'autres sites de reproduction. Notamment, la création et la restauration d'îlots, comme substrat de nidification pour les espèces limicoles (ou laro-limicoles plus généralement) telles que l'Avocette élégante, ont été mises en place. Plus précisément, des îlots ont été créés au sein de 12 bassins qui n'en possédaient aucun. De plus, des îlots non-favorables à la

nidification de l'espèce (*e.g.* trop forte densité de végétation et végétation trop élevée) ont été restaurés au sein de 2 bassins. La restauration d'îlots (*i.e.* décapage, gestion de la végétation et déconnexion aux talus) a été considérée comme une création d'îlots favorables et les 14 bassins ont été réunis pour les principales analyses statistiques. Les caractéristiques des bassins aménagés (*e.g.* superficie) et des aménagements (*e.g.* nombre d'îlots créés ou restaurés et superficie cumulée des îlots par bassin aménagé) étaient relativement hétérogènes. Cette variabilité résultait de la forme des bassins considérés et du choix des aménageurs. Par ailleurs, entre 2008 et 2014, les bassins constituant le site d'étude ont été consciencieusement prospectés au cours de la période de reproduction. Chaque bassin a été ainsi visité une fois par semaine (deux fois par mois dans de rares cas) et la présence de chaque nouveau nid a été notifiée. Ces données ont été utilisées pour évaluer l'efficacité de ces aménagements visant à accroître le nombre de substrats favorables à la nidification de l'Avocette élégante au sein des sites de reproduction.

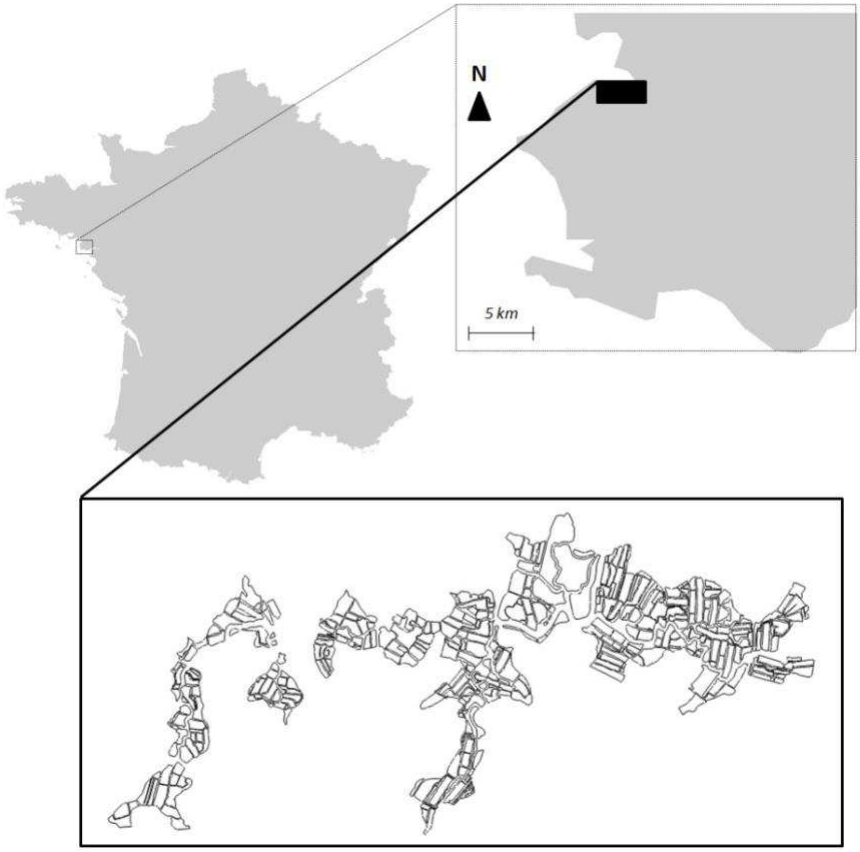


Figure 15. Localisation des marais salants de Mesquer (Me) le long du littoral Manche-Atlantique français, et détail de la mosaïque de bassins.

2.2. Analyse des données

2.2.1. Généralités

La section relative à la sélection et à l'analyse des données de chaque article scientifique considéré dans ce manuscrit est disponible en version détaillée dans les **Chapitres II** à **V** (*e.g.* effectifs, tests réalisés, construction des matrices de transition élémentaires pour les modèles de C.M.R. et liste des modèles candidats). Toutefois, une version synthétique de ces sections est présentée ci-dessous. Excepté pour les modélisations de type C.M.R. utilisées dans les **Chapitres III** et **IV**, les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2016, 2017).

2.2.2. Choix du premier comportement hivernal

Le patron de distribution hivernale des individus de première année a été décrit entre les hivers 2006/2007 et 2015/2016, sur la base d'un effectif de 575 oiseaux marqués (**Chapitre II**). Une image de leur distribution hivernale durant cette période d'étude a été obtenue, indépendamment de l'année. Aucune information *a priori* ne permis de poser des hypothèses biologiquement pertinentes en lien avec un éventuel effet année. Notamment, aucun hiver particulièrement rigoureux n'a été détecté durant la période d'étude (Touzalin 2017). Les trois comportements hivernaux décrits précédemment ont été considérés (RS, RL et M). La proportion d'individus adoptant chaque comportement hivernal a été comparée entre ces catégories comportementales, et l'existence d'une destination d'hivernage préférentielle selon le site natal (structure spatiale) a été testée. Enfin, l'influence de plusieurs variables sur la probabilité des oiseaux à adopter un comportement migrateur, puis à adopter un comportement résident strict parmi les individus résidents a été testée. Pour cela, trois variables ont été considérées : *(i)* la colonie natale, *(ii)* la date d'éclosion au sein de la saison de reproduction (*i.e.* éclosion précoce, moyenne ou tardive) et *(iii)* un indice de condition corporelle calculé au moment de la capture. Cependant, la condition corporelle étant dépendante des deux autres facteurs, elle a été exclue des variables candidates.

2.2.3. Fidélité au comportement hivernal et au site de reproduction

Pour les **Chapitres III** et **IV**, les observations individuelles ont été traitées comme des données de type C.M.R. (Lebreton *et al.* 1992). Plus précisément, les analyses statistiques

principales contenues dans ces chapitres ont été réalisées sur la base d'histoires de captures individuelles collectées durant la période d'étude (entre les hivers 2006/2007 et 2016/2017, et entre les saisons de reproduction de 2006 et 2016). Ainsi, les années ont été considérées comme des occasions, et chaque histoire individuelle était composée d'une localisation par occasion (**Figure 16**). Dans le **Chapitre III**, chaque comportement hivernal (*i.e.* RS, RL et M) a été considéré comme un site hivernal (**Figure 16**), et dans le **Chapitre IV**, sept sites de reproduction ont été considérés (*i.e.* Mo, Me, Gu, Bo, Re, AF et AE). Pour chaque oiseau, le premier site présent dans son histoire se référait soit au comportement hivernal adopté lors du premier hiver (**Chapitre III**), soit au site natal (**Chapitre IV**). Puis, les années suivantes, les individus ont été localisés (*i.e.* attribution d'un comportement hivernal ou d'un site de reproduction selon le chapitre) ou non.

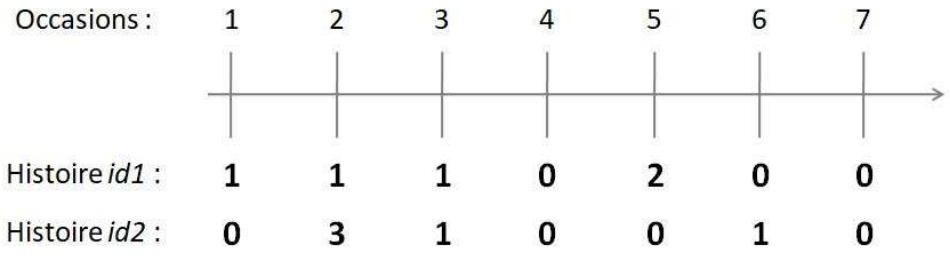


Figure 16. Histoires de captures de deux individus (*id1* et *id2*). Considérons que ces données individuelles se réfèrent au comportement hivernal (1 : résident strict, 2 : résident local, 3 : migrateur et 0 : non-observé), entre les hivers 2006/2007 et 2012/2013. L'individu *id1* a alors éclos en 2006 et a adopté un comportement résident strict pour son premier hiver. Les deux hivers suivants, il a été fidèle à ce comportement, puis il n'a pas été détecté l'hiver 2009/2010, et a finalement été ré-observé uniquement l'hiver suivant avec un comportement résident local (occasions 6 et 7 : mortalité ?). L'individu *id2* a éclos en 2007 et a passé son premier hiver à l'étranger (comportement migrateur). Ensuite il a été revu uniquement durant les hivers 2008/2009 et 2011/2012 avec un comportement résident strict.

Une approche de modélisation de type multi-site (cas spécifique de la modélisation multi-état) a été utilisée pour analyser ces histoires de captures individuelles (Arnason 1973, Brownie *et al.* 1993, Schwarz *et al.* 1993). Une telle approche permet de calculer des probabilités de transition entre les sites, entre deux années consécutives – d'un temps *t* à un temps *t+1*, tout en estimant et tenant compte de la probabilité de détection des individus sur les sites concernés. Dans ce contexte, le modèle de type Arnason-Schwarz permet d'estimer des probabilités de transition en combinant la survie des individus et les mouvements entre les sites (conditionnels à la survie). Il existe cependant une formulation adaptée de ce modèle

permettant d'estimer séparément ces deux paramètres d'intérêt. Dans ce cas, le calcul des probabilités de transition se divise en deux étapes correspondant à deux matrices de transition élémentaires, ainsi liées à deux processus biologiquement différents et pertinents. Enfin, la méthode proposée par Grosbois & Tavecchia (2003) est celle qui a été retenue pour les analyses. Elle consiste en une adaptation du modèle d'Arnason-Schwarz pour laquelle les probabilités de transition sont séparées en trois processus (trois étapes, **Figure 17**). Effectivement, le paramètre relatif au mouvement entre les sites est alors divisé en un paramètre de fidélité au site précédemment utilisé (conditionnel à la survie) et en un paramètre de mouvement vers un autre site (conditionnel à l'infidélité au site précédent). Ainsi, exprimée comme le produit de trois matrices de transition élémentaires (**Figure 18**), cette méthode permet de fournir : *(i)* une probabilité de survie (*S*) d'un temps *t* à un temps *t+1*, puis, conditionnelle à la survie au temps *t+1*, *(ii)* une probabilité de fidélité à un site (*F*) entre les temps *t* et *t+1*, et conditionnelle à l'infidélité au site entre ces deux temps, *(iii)* une probabilité de mouvement vers chaque site considéré dans l'étude (*C* pour « changement de site ») entre les temps *t* et *t+1*, tout en estimant et tenant compte de la probabilité de détection/recapture des individus suivis (*R*). Tous ces paramètres (*S*, *F*, *C* et *R*) sont alors estimés *via* un modèle C.M.R. multi-paramètre.

Chacune des matrices de probabilité correspond à un paramètre biologique. Ces paramètres peuvent être modélisés comme étant fonctions de différentes variables (*e.g.* site sélectionné au temps *t* et âge des individus), entrainant plusieurs fonctions candidates par paramètre, appelées structures ci-après. Ces différentes structures permettent alors d'explorer différentes hypothèses à travers une procédure de sélection de modèle comparant leur compétitivité statistique. Cette procédure de sélection de modèle se base sur un modèle initial. Quelque soit le chapitre considéré, le modèle initial utilisé fut le modèle Jolly Move (JMV), qui permet à l'ensemble des paramètres du modèle (*S*, *F*, *C* et *R*) de varier avec le site (comportement hivernal ou site de reproduction, selon le chapitre) et l'année. Le logiciel U-CARE (Choquet *et al.* 2005) a été utilisé pour estimer la qualité d'ajustement (G.O.F. – goodness-of-fit) de ce modèle initial aux données à analyser (histoires de captures individuelles). Différents tests de G.O.F. ont été appliqués (pour leur définition, se référer à Pradel *et al.* 2005 ainsi qu'au manuel d'utilisation du logiciel, disponible sur le site internet du C.E.F.E. – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, U.M.R. 5175). Ces tests avaient pour

but d'identifier quelques aspects types de la structure d'hétérogénéité des données en estimant la surdispersion liée à certains processus (*e.g.* phénomène de transience – individus capturés une fois puis non-ré-observés par la suite car utilisant des sites non-prospectés). Lorsqu'une surdispersion a été décelée pour un processus particulier, un effet a été ajouté pour un paramètre donné dans le modèle initial et était par conséquent ajouté dans l'ensemble des structures testées pour ce paramètre (*e.g.* distinguer systématiquement deux classes d'âges dans le paramètre de survie pour tenir compte de l'effet de transience – survie différente pour les individus nouvellement marqués et pour les individus anciennement marqués). Les détails de l'ajustement du modèle initial sont disponibles dans les **Chapitres III** et **IV**.

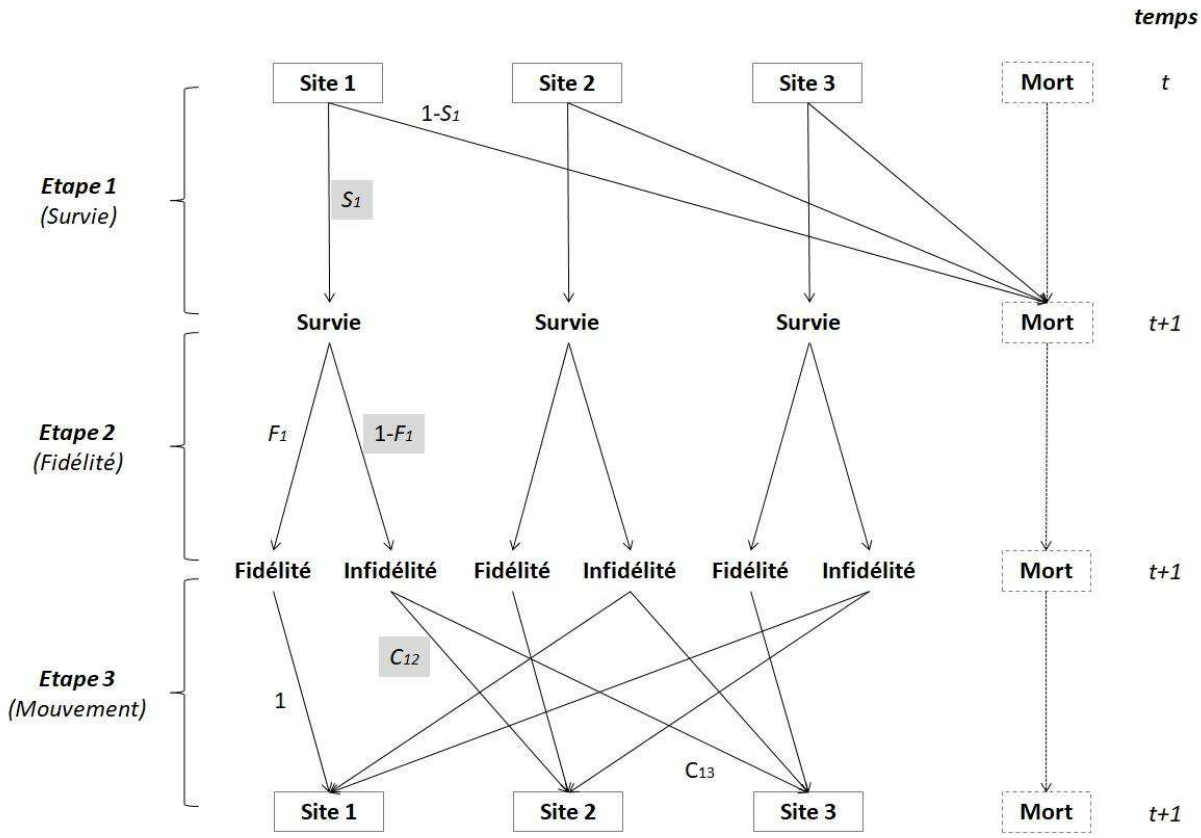


Figure 17. Graphique orienté acyclique du modèle multi-paramètre de Grosbois & Tavecchia (2003), inspiré d'une figure du manuel d'utilisation du logiciel E-SURGE. Ce modèle de type multi-site décrit des processus biologiques entre deux occasions (temps *t* et *t+1*) en distinguant trois étapes : la survie (*S*, ***Etape 1***), la fidélité à un site (*F*, ***Etape 2***) conditionnelle à la survie, et le changement de site par un mouvement (*C*, **Etape *3***) conditionnel à l'infidélité au site. Dans ce modèle multi-paramètre, chaque étape constitue une matrice de transition. Les individus concernés par l'histoire grisée étaient sur le site 1 au temps *t*, puis furent observés vivants sur le site 2 au temps *t+1*.

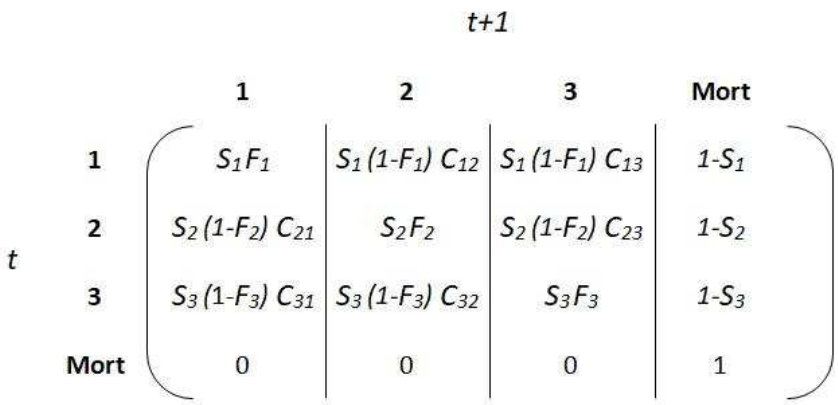


Figure 18. Matrice de transition entre le temps *t* et *t+1*, exprimée comme le produit de trois matrices de transition élémentaires (survie – *S*, fidélité au site – *F*, et changement de site – *C*).

En adaptant la méthode utilisée par Lok *et al.* (2011), la procédure visant à tester différentes structures candidates pour les paramètres d'intérêt (*S*, *F* et *C*) a été réalisée sur la base du modèle initial (JMV, ajusté selon les tests de G.O.F.) et divisée en trois étapes. Dans la première étape, la structure du modèle initiale est restée inchangée pour les paramètres *F* et *C*, et différentes structures ont été testées sur le paramètre *S*. Ces structures ont été comparées et la plus compétitive a été retenue, *via* une procédure de sélection de modèle. Dans l'étape suivante, la structure du paramètre *S* était celle qui a été sélectionnée précédemment, et la structure du paramètre *C* était celle du modèle initial. Ainsi, différentes structures ont été testées sur le paramètre *F*, et la plus compétitive a été conservée. Finalement, dans la troisième étape, la structure du paramètre *S* et celle du paramètre *F* furent celles retenues lors de la première et seconde étape, respectivement, différentes structures étant alors comparées pour le paramètre *C*. Pour tous ces modèles multi-paramètres qui furent comparés, la structure de la probabilité de recapture (*R*) a été maintenue comme dans le modèle initial (variation avec le site et l'année) afin de tenir compte d'une partie de l'hétérogénéité potentielle de la pression d'observation mentionnée précédemment.

Parmi les structures testées sur les différents paramètres d'intérêt, celles comportant un effet âge (*i.e.* influence de différentes classes d'âge) permettait par exemple d'évaluer l'effet de l'âge sur la fidélité à un comportement hivernal ou à un site de reproduction. Puis, l'ajout d'un groupe comme co-variable individuelle (*i.e.* premier comportement hivernal et site natal, respectivement pour les **Chapitres III** et **IV**) sur les paramètres de fidélité et de

changement de site, permettait de tester l'influence de ce groupe sur ces paramètres site-dépendants. Par exemple, si retenu par la procédure de sélection de modèle, l'effet de cette co-variable impliquerait une fidélité différente pour un comportement hivernal donné en fonction du premier comportement hivernal des individus. De plus, cet effet permettrait ainsi de suivre sur le long terme l'évolution de la fidélité interannuelle, à chaque comportement hivernal, des individus ayant adopté un comportement hivernal particulier lors de leur premier hiver. Par ailleurs, toutes les structures candidates ont été testées avec suppression de l'effet site, de l'effet année, ou de ces deux effets sur les paramètres d'intérêt (*S*, *F* et *C*) afin d'évaluer la pertinence de ces effets. Les structures candidates et les trois étapes de sélection de modèles ont alors permis d'explorer les hypothèses avancées précédemment dans la **section 1.7.**

Le logiciel E-SURGE (Choquet *et al.* 2009) a été utilisé pour construire les matrices de probabilités permettant de définir le modèle multi-paramètre général comprenant alors quatre paramètres (*S*, *F*, *C* et *R*). Ce logiciel a également été utilisé pour construire les différentes structures testées sur les paramètres d'intérêt (*S*, *F* et *C*). Il est approprié de se référer au manuel d'utilisation du logiciel, disponible sur le site internet du C.E.F.E., pour les informations détaillées nécessaires à la construction des matrices de probabilités et à la compréhension du langage utilisé pour la formulation des structures présentées dans les **Chapitres III** et **IV**. La sélection de la structure la plus compétitive, lors de chacune des trois étapes décrites précédemment, s'est basée sur une version du critère d'information d'Akaike adaptée pour les effectifs limités et la surdispersion des données (QAICc ; Burnham & Anderson 2002). Le coefficient global de surdispersion (ĉ, ajusté selon les effets ajoutés au model initial sur la base des tests de G.O.F.) a été systématiquement pris en compte dans le calcul de ce critère. Une structure a été considérée comme plus compétitive que les autres lorsque le QAICc associé à son modèle était plus faible d'au moins deux points. Tous les paramètres finaux, présentés dans les résultats, ont été estimés (échelle de 0 à 1 ± erreur standard) sur la base du meilleur modèle sélectionné lors de la troisième étape.

Enfin, des analyses complémentaires ont été réalisées. Pour le **Chapitre III**, la fidélité au premier site hivernal a été estimée pour les individus qui ont été fidèles à leur premier comportement hivernal. Pour cela, seules les occasions où les individus ont été observés avec le même comportement hivernal que lors de leur premier hiver furent conservées. Un indice

de fidélité au site a été utilisé (variant de 0 à 1 – fidélité totale ; Catry *et al.* 2012), tenant compte du nombre de sites utilisés par chaque individu, du nombre total de sites suivis, du nombre de changements de site par individu, et du nombre total d'observations par individu. Ainsi, un indice a été calculé pour le comportement résident local et un autre a été calculé pour le comportement migrateur. Aucun indice ne fut calculé pour le comportement résident strict puisque ce comportement traduit un hivernage au sein du site natal des individus. Pour le **Chapitre IV**, l'influence du comportement hivernal sur la probabilité d'être fidèle à un site de reproduction, entre deux années consécutives, a été explorée. Pour cela, seuls des fragments d'histoires de captures individuelles ont été considérés. Ces fragments impliquaient deux occasions de reproduction consécutives pour lesquelles le site de reproduction était attribué et dont le comportement hivernal durant l'hiver séparant ces deux occasions était connu. Pour les individus âgés de plus d'un an, la définition du comportement SR a été légèrement adaptée et correspondait alors à un hivernage sur le même site français que celui qui était utilisé lors de la dernière période de reproduction (*i.e.* la première des deux périodes de reproduction consécutives), indépendamment du site natal. Le comportement LR correspondait alors à un hivernage sur un site français différent du site utilisé lors de la dernière période de reproduction, le comportement M correspondant à un hivernage en dehors de l'aire de résidence de la sous-population française.

2.2.4. Efficacité de la création d'îlots de nidification

Le **Chapitre V** se focalise sur l'évaluation de l'efficacité des aménagements (*i.e.* création et restauration d'îlots de nidification) ayant été réalisés au sein de 14 bassins appartenant aux marais salants de Mesquer. Dans un premier temps, le nombre moyen de nids comptés au sein des bassins aménagés a été comparé entre une période pré-aménagement (les 2 années précédent les actions d'aménagement) et une période post-aménagement (les 2 années suivant les actions d'aménagement). Pour cela, les deux années pré-aménagement ont été moyennées pour chaque bassin aménagé et les deux années de la période post-aménagement ont été moyennées ou considérées indépendamment. De plus, le nombre moyen de nids construits sur les îlots des bassins aménagés a été comparé entre ces deux années. Afin de contrôler l'effet de l'aménagement, chaque bassin aménagé a été associé à un bassin témoin qui fut étudié sur les deux mêmes périodes pré- et post-aménagement. Chaque bassin témoin était similaire à l'image pré-aménagement du bassin aménagé lui étant associé (*e.g.* absence

d'îlots ou présence d'îlots non-favorables à la nidification et superficie). Les mêmes comparaisons entre périodes pré- et post-aménagements ont alors été réalisées pour les 14 bassins témoins. Par ailleurs, 14 bassins de référence ont été sélectionnés aléatoirement parmi des bassins ayant régulièrement accueilli des nids d'Avocettes élégantes entre 2008 et 2014 (période incluant les périodes pré-aménagement les plus précoces et les périodes post-aménagement des bassins aménagés les plus tardives). Ainsi, le nombre moyen de nids comptés au sein des bassins aménagés en période post-aménagement (les deux années moyennées ou considérées indépendamment) a été comparé avec le nombre moyen de nids comptés dans ces bassins de référence entre 2008 et 2014 afin d'évaluer l'efficacité des aménagements.

L'évolution de la réponse de l'espèce aux aménagements à travers le temps (jusqu'à une période de 5 ans après aménagement) a été explorée pour 6 bassins qui ont été aménagés durant l'intersaison 2009/2010. Pour cela, le nombre de nids construits chaque année au sein de ces bassins a été décrit à partir de la saison de reproduction 2012 (faisant suite à la période post-aménagement étudiée précédemment pour ces bassins) et jusqu'à la saison de reproduction 2014. En se basant sur le nombre total de nids recensés chaque année dans le site d'étude, la proportion moyenne de nids qui ont été construits en période post-aménagement dans les quelques bassins aménagés a été estimée entre 2010 et 2014. Cette description avait pour objectif d'évaluer l'augmentation des opportunités de nidification au sein des marais de Mesquer, suite aux aménagements décrits précédemment. De plus, l'influence de différentes variables environnementales (*e.g.* proximité des infrastructures humaines et des bassins utilisés régulièrement par l'espèce pour sa nidification) sur le succès des aménagements (*i.e.* succès : au moins un nid compté en période post-aménagement) a été explorée. Enfin, sur la base des données de type C.M.R., l'origine et l'âge des individus ayant niché en période post-aménagement sur les îlots aménagés ont été décrits. Le logiciel QGIS (QGIS Development Team 2018) a été utilisé pour sélectionner les bassins témoins et de référence, ainsi que pour réaliser les analyses spatiales (*e.g.* description de la superficie des bassins aménagés et caractérisation de l'environnement proche de chacun de ces bassins).

3. Résultats

Les résultats présentés ci-dessous ne sont pas exhaustifs et ont pour objectif la synthèse des résultats principaux des articles auxquels ils se réfèrent. Leurs détails et leur illustration sont disponibles dans les **Chapitres II** à **V** (*e.g. p*-values et figures originales). La **Figure 19**, placée en fin de section, constitue une synthèse graphique des résultats principaux des **Chapitres II** à **IV**, traitant des dynamiques spatio-temporelles individuelles sur le long terme.

3.1. Choix du premier comportement hivernal

Durant la période d'étude (hivers 2006/2007 à 2015/2016), la plupart des Avocettes élégantes de première année (n = 575 individus) hiverne le long du littoral Manche-Atlantique français (86%). La majorité des migrateurs, quant à elle, hiverne en péninsule Ibérique (81%). Pour les individus migrateurs, aucune structure spatiale concernant la sélection des sites d'hivernage selon le site natal n'a été mise en évidence. Parmi les résidents, 43% d'entre eux hivernent sur leur site natal. Les résidents locaux hivernent de leur côté majoritairement au sein de sites relativement peu nombreux (11 sites) et situés dans le voisinage proche de leur site natal (à quelques dizaines de kilomètres, distance variable selon le site natal). Par ailleurs, la probabilité de migration est influencée par la date d'éclosion, les individus éclos précocement ayant la plus forte probabilité de migrer. Parmi les résidents, la probabilité d'hiverner sur le site natal est la plus faible pour les individus éclos précocement. De Plus, cette probabilité est également influencée par le site natal, les individus originaires de Me et Re ayant la plus faible probabilité d'hiverner sur leur site natal. En complément, les individus éclos précocement ont une meilleure condition corporelle par rapport autres individus au moment du baguage, et les individus issus de Ré ont une plus faible condition corporelle par rapport à ceux originaires des quatre autres sites natals.

3.2. Fidélité au comportement hivernal

Les oiseaux étudiés sont les mêmes que dans le paragraphe précédent. Durant la période d'étude (hivers 2006/2007 à 2016/2017), la survie (*S*) entre le premier et le second hiver est estimée à 0.93, et la survie entre deux hivers consécutifs chez les individus plus âgés est estimée à 0.90, sans influence du comportement hivernal. La fidélité (*F*) au comportement hivernal entre le premier et le second hiver varie selon ce comportement (RS : 0.78 ± 0.05 ;

RL : 0.88 ± 0.03 et M en péninsule Ibérique : 0.98 ± 0.02). Puis, chez les individus plus âgés, la fidélité entre deux années consécutives à un comportement hivernal donné varie selon celui adopté durant leur premier hiver. Ainsi, la fidélité à chaque comportement résident d'une année à l'autre est la plus forte pour les oiseaux ayant adopté le comportement résident en question lors de leur premier hiver (pour ces oiseaux, RS : 0.89 $\pm$ 0.03 et RL : 0.93 $\pm$ 0.02). La fidélité au comportement migrateur d'une année à l'autre, pour les oiseaux ayant adopté ce comportement lors de leur premier hiver, est également particulièrement élevée (0.91 ± 0.05). De plus, pour un individu ayant adopté la migration comme premier comportement hivernal, la probabilité de fidélité au comportement migrateur entre deux années consécutives est relativement plus faible après le second hiver (différence entre les deux classes d'âge : -0.07). Pour un individu ayant adopté un des deux comportements résidents lors de leur premier hiver, la probabilité de fidélité à ce premier comportement entre années consécutives est relativement plus importante après le second hiver (différence entre les deux classes d'âge : +0.11 et +0.05 pour le comportement SR et LR, respectivement). Par ailleurs, la fidélité au premier site hivernal, conditionnelle à la fidélité au comportement hivernal adopté lors du premier hiver, est très élevée pour les résidents locaux et les migrateurs (oiseaux hivernant en péninsule Ibérique). Puis, conditionnellement à l'infidélité au comportement hivernal entre deux années successives et indépendamment de l'âge des individus, les oiseaux ayant adopté un des deux comportements résidents ont majoritairement changé (*C*) pour l'autre comportement résident, et les individus migrateurs sont majoritairement devenus résidents strictes. L'effet année n'a été retenu pour aucun des paramètres d'intérêt (*S*, *F* et *C*) et la sélection de la meilleure structure était sans ambiguïté pour chaque étape. Par ailleurs, la probabilité de détection moyenne (± erreur standard) entre les années fut estimée à environ 0.58 ± 0.16, 0.46 ± 0.15 et 0.20 ± 17, respectivement pour les individus adoptant un comportement hivernal RS, RL et M.

3.3. Fidélité au site de reproduction

Les histoires de captures individuelles analysées ici se réfèrent à 2099 individus. Durant la période d'étude (saisons de reproduction 2006 à 2016), la survie (*S*) entre l'évènement de baguage et la période de reproduction suivante est estimée à 0.66, et la survie entre deux saisons de reproduction consécutives chez les individus âgés de plus d'un an est estimée à 0.91, sans influence du site. La fidélité (*F*) au site natal entre l'année d'éclosion et la saison de

reproduction suivante varie de 0.51 ± 0.03 à 0.76 ± 0.05, selon le site considéré. Les individus issus de Me et Gu ont les taux de fidélité les plus faibles. Puis, chez les individus plus âgés, la fidélité à un site de reproduction donné entre deux années consécutives est influencée par le site natal. Plus particulièrement, la fidélité aux cinq sites natals (Mo, Me, Gu, Bo et Re) est la plus forte pour les individus originaires de ces sites et varie ainsi de 0.79 ± 0.02 à 0.94 ± 0.01 pour ces individus, selon le site considéré. De plus, la fidélité aux sites artificiels AF (ailleurs en France) et AE (ailleurs en Europe) varie respectivement de 0.10 ± 40 à 0.66 ± 0.09, et de 0.52 ± 0.08 à 0.90 ± 0.05, selon le site natal. Le site AF regroupe plusieurs sites de reproduction principalement situés aux alentours de Re. En effet, 88% des localisations individuelles prises en compte dans ces analyses et attribuées au site AF se situent à proximité de Re. Le site AE comprend principalement des localisations individuelles collectées en Europe du Nord, principalement le long des côtes belges, néerlandaises, allemandes et danoises. Par ailleurs, la fidélité à un site de reproduction français entre deux années consécutives est la plus forte pour les individus hivernant sur le site en question entre les deux saisons de reproduction concernées, la plus faible pour ceux hivernant sur un autre site du littoral Manche-Atlantique français, et intermédiaire pour les oiseaux effectuant une migration, quelque soit l'âge. Conditionnel à l'infidélité à un site de reproduction entre deux années consécutives, le changement de site (*C*) est relativement structuré. En effet, pour chaque site abandonné une année donnée, une ou plusieurs destinations préférentielles ont été détectées sur la base des probabilités de mouvements, sans influence de l'âge des oiseaux. Ces destinations préférentielles suggèrent fortement que les individus s'installent majoritairement au sein de sites de reproduction situés à proximité du site abandonné. Ainsi, un individu ayant quitté son site natal à l'âge d'un an aura une forte probabilité de s'installer sur un site relativement proche, mais aura une probabilité de fidélité modérée à ce site, qui n'est pas son site natal. Cet individu aura alors une probabilité importante de retourner nicher au sein de son site natal en cas d'infidélité au nouveau site (proximité des deux sites) et de rester finalement fidèle à son site natal au cours des années ultérieures. L'effet année n'a été retenu pour aucun des trois paramètres d'intérêt (*S*, *F* et *C*) et la sélection de la meilleure structure était sans ambiguïté pour chacune des étapes considérées. Par ailleurs, entre chaque site, la probabilité de détection moyenne (± erreur standard) entre les années variait de la façon suivante : *(i)* Mo, 0.75 ± 0.20, *(ii)* Me, 0.65 ± 0.33, *(iii)* Gu, 0.72 ± 0.18, *(iv)* Bo, 0.37 ± 0.23, *(v)* Re, 0.54 ± 0.29, *(vi)* AF, 0.33 ± 0.20, et *(vii)* AE, 0.25 ± 0.09.

3.4. Efficacité de la création d'îlots de nidification

Aucun nid n'a été comptabilisé au sein des 14 bassins aménagés des marais de Mesquer durant leur période pré-aménagement de deux ans. Le nombre moyen de nids comptés dans ces bassins après aménagement était alors significativement plus élevé qu'en période pré-aménagement (en moyenne 7 nids par bassin aménagé durant la période post-aménagement de deux ans). L'effet de l'aménagement est tout aussi significatif en considérant indépendamment les deux années post-aménagement. Aucune différence significative n'a été mise en avant entre la première et seconde année de la période post-aménagement. Puis, les bassins témoins n'ont accueilli aucun nid, quelque soit la période considérée (pré- ou post-aménagement). Par ailleurs, pour la période post-aménagement (les deux années moyennées ou distinguées), le nombre moyen de nids comptés au sein des bassins aménagés n'était pas significativement différent du nombre moyen de nids comptés dans les bassins de référence (environ 4 nids en moyenne). Parmi les bassins ayant été aménagés durant l'intersaison 2009/2010 et ayant accueilli au moins un nid durant la période post-aménagement, le nombre de nids moyen construits chaque année dans ces bassins entre 2012 et 2014 variait de 7 à 10 selon le bassin (exploration de la réponse sur une période post-aménagement plus longue). Plus généralement, entre 2010 et 2015, le nombre de nids construits sur les îlots des bassins aménagés représentait en moyenne 27% du nombre total de nids comptés chaque année dans l'ensemble des bassins des marais de Mesquer. L'exploration des variables environnementales n'a mis en évidence aucun fort patron d'influence de ces variables sur le succès d'aménagement. Seuls deux bassins ont présenté un statut d'échec, dont un impliquant une restauration d'îlots. Toutefois, seul un nid a été construit durant la période post-aménagement du second bassin dont l'aménagement consistait en une restauration d'îlots. Enfin, les individus marqués et nichant sur les îlots aménagés en période post-aménagement (n = 43) étaient pour la plupart d'entre eux originaires des marais de Mesquer (environ 58%), les autres étant originaires de deux sites voisins (26% des marais de Guérande et 16% du Golfe du Morbihan, distance < 40 km), et l'âge moyen de l'ensemble de ces oiseaux étant de 4 ans.

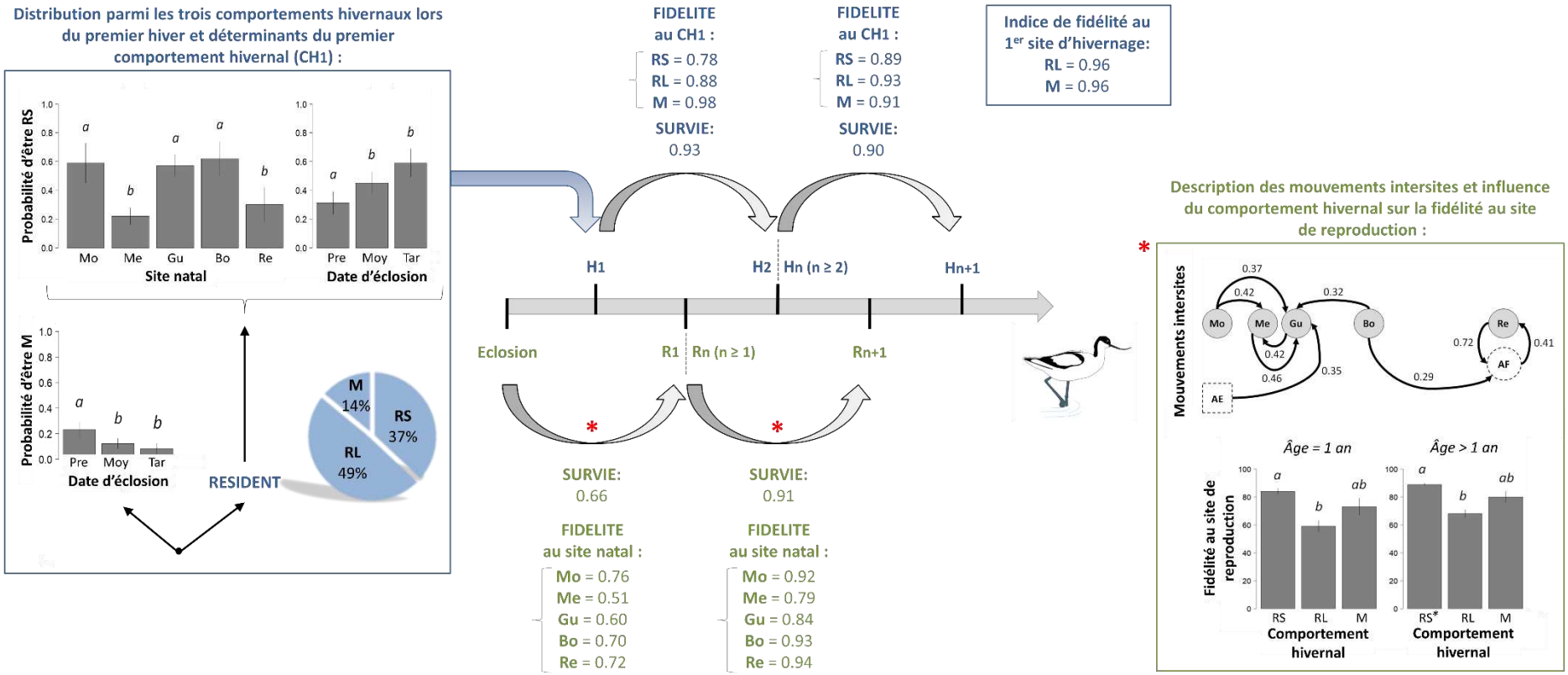


Figure 19. Schéma synthétisant les principaux résultats liés aux dynamiques spatio-temporelles individuelles des Avocettes élégantes issues du littoral Manche-Atlantique français. Les résultats relatifs au comportement hivernal sont illustrés en bleu (**Chapitres II** et **III**), alors que ceux relatifs à la sélection du site de reproduction sont illustrés en vert (**Chapitre IV**). Comportement hivernal (CH) : RS – résident strict (site natal), RL – résident local (autre site hivernal du littoral Atlantique français), M – migrateur et RS* – résident strict* (site utilisé lors de la saison de reproduction précédente). Site natal : Mo – Golfe du Morbihan, Me – marais de Mesquer, Gu – marais de Guérande, Bo – baie de Bourgneuf et Re – île de Ré. Deux sites supplémentaires ont été considérés : AF – sites de reproduction français autres que les cinq sites décrits précédemment et AE – sites de reproduction situés en dehors de la France. Date d'éclosion : Pre – précoce (≈ mois de mai), Moy = moyenne (≈ mois de juin) et Tar – tardive (≈ mois de juillet/août).

4. Discussion

4.1. Dynamiques spatio-temporelles individuelles

4.1.1. Description, déterminants et fidélité au comportement hivernal

Dans ce travail, un patron de migration partielle a été clairement mis en évidence chez les Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français. Plus précisément, la dichotomie classique distinguant les individus migrateurs des individus résidents (Lundberg 1988, Newton 2008) a été considérée avec plus de précision, notamment par la distinction de deux comportements au sein de la catégorie résidente. En effet, les individus hivernant au sein de leur site natal (*i.e.* au niveau de certains bassins ou de l'estran associés au site de reproduction concerné) ont été distingués des individus hivernant sur d'autres sites du littoral Manche-Atlantique français. De plus, deux sous-catégories ont été décrites parmi les individus migrateurs : ceux hivernant au Nord de l'Europe et ceux hivernant en péninsule Ibérique. Ainsi, il a été montré ici que le comportement migrateur est minoritaire au premier hiver (environ 14% des individus de première année), la majorité des oiseaux migrateurs hivernant alors sur des sites distribués le long des côtes de la péninsule Ibérique. Les travaux scientifiques relatifs à cette section du manuscrit sont les premiers à fournir des données quantitatives de la migration partielle des Avocettes élégantes d'Europe de l'Ouest.

Les Avocettes élégantes éclos précocement durant la période de reproduction ont une plus forte probabilité d'adopter un comportement migrateur. Ce résultat peut être lié à une meilleure condition physique (*i.e.* réserves énergétiques plus importantes ; Merilä & Svensson 1997) de ces oiseaux lorsque s'annonce le départ pour la migration, leur permettant alors de supporter les coûts du trajet. Dans ce cadre, deux hypothèses principales, non mutuellement exclusives, peuvent expliquer cette meilleure condition physique à ce moment. Premièrement, les individus éclos en début de saison de reproduction ont une meilleure condition corporelle lors de l'envol, ce qui peut s'expliquer par une plus forte disponibilité des habitats de haute qualité utilisables pour l'élevage des jeunes en début de saison (*i.e.* faible compétition pour les territoires d'élevage à ce moment ; Adret 1983). Ainsi, si ces différences interindividuelles concernant la condition corporelle sont maintenues jusqu'au départ en migration, comme montré chez d'autres espèces aviaires (*e.g.* Merilä & Svensson 1997), cela peut expliquer l'effet de la date d'éclosion sur la probabilité d'être migrateur. Une telle

hypothèse est alors cohérente avec le rôle de la condition corporelle sur les mouvements postenvol suggérés chez le Flamant rose (Barbraud *et al.* 2003). Deuxièmement, les oiseaux éclos tôt dans la saison de reproduction ont tout simplement plus de temps pour accumuler des réserves énergétiques, les rendant plus aptes à affronter les coûts du voyage migratoire (Pierce 1989). Toutefois, Colwell *et al.* (2007) ont suggéré que les jeunes Pluviers neigeux éclos en début de saison de reproduction développent leur tendance migratrice en quittant précocement leur colonie d'origine à la recherche de groupes postnuptiaux, tandis que les adultes présents au sein de cette colonie sont encore en train de se reproduire. Ainsi, sous cette hypothèse, les individus éclos tardivement seraient directement incorporés dans des groupes qui resteraient hiverner sur le site natal, favorisant alors le comportement résident pour ces derniers (Colwell *et al.* 2007, Colwell 2010). Les Avocettes élégantes forment également des groupes postnuptiaux relativement comparables (Cramp & Simmons 1983). Cependant, les sites utilisés et potentiellement utilisables par les groupes postnuptiaux précoces se distribuent à proximité des sites natals. De ce fait, il est peu probable que la recherche de groupes par les individus éclos précocement favorise le comportement de migration, comme suggéré par l'hypothèse développée dans le cas du Pluvier neigeux (Colwell *et al.* 2007, Colwell 2010).

D'autre part, 43% des individus résidents hivernent au sein de leur site natal lors de leur premier hiver, tandis que les autres hivernent sur d'autres sites français distribués le long du littoral Manche-Atlantique. Pour ces derniers, et contrairement aux individus migrateurs, une certaine structure spatiale concernant la sélection des sites d'hivernage selon le site natal a été mise en évidence. Plus précisément, les individus hivernent majoritairement sur des sites distribués à proximité de leur site natal. Toutefois, les individus éclos à Bo et Re hivernent sur des sites situés à plus grande distance, par rapport aux individus issus des trois autres sites natals. Une telle variation est très probablement liée à la distribution des sites d'hivernage aux alentours des sites de reproduction concernés. En effet, les sites natals de Bo et Re sont relativement plus distants de l'ensemble des autres sites d'hivernage favorables. De plus, pour les individus résidents, la probabilité d'hiverner au sein du site natal varie selon ce site. Plus particulièrement, les individus originaires de Me et Re ont la plus faible probabilité d'hiverner au sein de leur site natal. Liée à un processus densité-dépendant pouvant influencer la migration partielle (Vélez-Espino *et al.* 2013), la capacité d'accueil de ces sites peut être sous-

jacente à l'effet site ainsi mis en évidence. En hiver, Me et Re accueillent une plus faible proportion des 20 000 Avocettes élégantes hivernant en France par rapport aux trois autres sites considérés (2%–3% *versus* 6%–14% ; bases de données « Wetlands International »). Cela peut signifier que ces deux sites sont moins favorables en hiver au moment où la compétition pour les ressources alimentaires est exacerbée. Par ailleurs, les individus éclos précocement ont une probabilité plus faible d'hiverner au sein de leur site natal lors de leur premier hiver. La condition corporelle au moment du baguage étant corrélée à la date d'éclosion, celle-ci a pu influencer le choix entre les deux comportements résidents. Cependant, en considérant les distances séparant les sites natals et d'hivernage, l'influence de la condition corporelle est très probablement moins importante dans le choix entre ces deux comportements résidents, par rapport à son influence potentielle sur la décision de migrer (suggérée précédemment). De plus, pour les individus résidents éclos à Re, leur condition corporelle et leur probabilité d'hiverner sur leur site natal sont particulièrement faibles. Ainsi, ces éléments ne soutiennent pas l'hypothèse d'une influence majeure de la condition corporelle sur le choix entre les deux comportements résidents. Par conséquent, l'effet de la date d'éclosion peut être lié au comportement social mentionné précédemment avec l'exemple des Pluviers neigeux (Colwell *et al.* 2007, Colwell 2010). En effet, en quittant leur site natal afin de rechercher des groupes postnuptiaux dans les sites voisins situés le long du littoral, les individus éclos en début de saison maximisent leur probabilité de trouver des sites favorables à leur hivernage, à proximité de leur site natal. Au contraire, les individus éclos plus tardivement augmentent leur probabilité d'hiverner sur leur site natal lors de leur premier hiver.

Puis, l'estimation de la fidélité au premier comportement hivernal est particulièrement élevée au cours des années. Très peu de travaux se sont focalisés sur la fidélité au comportement hivernal sur le long terme chez un oiseau migrateur partiel, dès le premier hiver des individus. En particulier, Sanz-Aguilar *et al.* (2012) ont notamment montré que les Flamants roses français qui hivernent au sein de leur aire de reproduction ou en péninsule Ibérique lors de leur premier hiver sont par la suite fortement fidèles à ce comportement hivernal au cours des années. Chez l'Avocette élégante, les analyses effectuées ont révélé un effet modéré de l'âge des individus sur leur fidélité interannuelle à leur premier comportement hivernal. Les oiseaux qui adoptent un comportement migrateur lors de leur premier hiver sont alors légèrement moins fidèles à ce comportement (entre deux années

consécutives en moyenne) après leur second hiver, par rapport aux individus hivernant pour la seconde fois (*i.e.* fidélité entre le premier et second hiver). Un patron opposé de variation avec l'âge a été obtenu pour les oiseaux adoptant un des deux comportements résidents lors de leur premier hiver. Au premier abord, ces résultats tendent à supporter l'hypothèse de dominance comme déterminant du comportement hivernal. Toutefois, cette hypothèse prédit une forte diminution de la fidélité au comportement migrateur avec l'âge, en raison du statut subordonné des jeunes individus (Gauthreaux 1978, 1982). Ainsi, puisque la variation de la fidélité au comportement migrateur avec l'âge est relativement modérée, l'hypothèse de dominance ne peut être retenue. Son rejet est par ailleurs cohérent avec la faible proportion d'individus migrateurs parmi les Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français durant la période d'étude. En effet, sous l'hypothèse de dominance, la majorité des individus auraient été migrateurs lors de leur premier hiver. De plus, le comportement grégaire de l'espèce au cours de l'hiver (Cramp & Simmons 1983) et les relativement rares interactions agonistiques observées durant cette période soutiennent le rejet de cette hypothèse. Par ailleurs, sous l'hypothèse d'une date d'arrivée avantageuse pour les individus hivernant au plus proche des sites de reproduction (Ketterson & Nolan 1983), une forte diminution de la fidélité au comportement migrateur était également attendue avec l'âge jusqu'au recrutement des oiseaux, comme suggéré chez le Goéland marin (Marques *et al.* 2010) et chez le Flamant rose (Sanz-Aguilar *et al.* 2012). A l'image de l'hypothèse de dominance, les résultats ne supportent pas cette prédiction. Le faible niveau de variation de la fidélité au comportement migrateur avec l'âge reporté chez les Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français peut alors être lié à des coûts reproductifs relativement limités pour le comportement migrateur, par rapport aux comportements résidents. Toutefois, Hötker (1998, 2002) affirme que les individus reproducteurs de la sous-population allemande strictement migratrice tirent avantage d'un hivernage au sein d'aires situées au plus proche des sites de reproduction. Des travaux se focalisant plus spécifiquement sur les interactions saisonnières (Lundberg 1988, Norris & Marra 2007, Gillis *et al.* 2008) chez la sous-population française seraient alors particulièrement pertinents afin d'étudier ce point. Une exploration des données relatives aux premières ré-observations des individus sur les sites de reproduction français, en début de période de reproduction, tend à indiquer que les individus ayant adopté un comportement résident local et migrateur ont respectivement un retour moyen plus tardif de cinq jours et de dix jours, par rapport aux oiseaux ayant hiverné sur le

site de reproduction concerné (résidents stricts). Cependant, les données individuelles disponibles n'ont pas permis d'évaluer l'influence du comportement hivernal sur les succès reproducteur individuel.

La faible proportion d'individus migrateurs lors du premier hiver et la forte fidélité aux deux comportements résidents sur le long terme peuvent être liées aux conditions hivernales du littoral Manche-Atlantique français. Plus particulièrement, la sévérité de l'hiver peut moduler les comportements hivernaux individuels. En effet, les hivers rigoureux entrainent typiquement une diminution de la qualité des habitats (notamment par une diminution des ressources alimentaires), favorisant alors l'adoption d'un comportement migrateur (Lundberg 1988, Newton 2008). Les sous-populations allemandes et danoises sont décrites comme étant strictement migratrices (Salvig 1995, Hötker 1998, 2002). Cette variation des tendances migratrices à l'échelle des sous-populations européennes peut notamment s'expliquer par des différences marquées concernant les conditions hivernales. La rigueur de l'hiver est connue pour être moins sévère en France par rapport aux régions situées à des latitudes plus importantes comme le long du littoral de la mer du Nord. De plus, les hivers considérés pendant la période d'étude étaient relativement cléments (Touzalin 2017 ; données non-publiées). Cette information peut alors expliquer en partie la forte représentativité du comportement résident chez les individus de première année de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français. Concernant la sous-population d'Avocettes élégantes strictement migratrice d'Allemagne, Hötker (1998) a montré que les individus de première année hivernent majoritairement en France, excepté les années pour lesquelles les hivers sont particulièrement rigoureux en France et migrent alors principalement jusqu'à des sites situés en péninsule Ibérique. Puis, Hötker (1998) a indiqué que ces oiseaux sont par la suite fidèles à leur premier quartier d'hivernage, mais cette hypothèse n'a pas été testée sur une période suffisamment importante et requière le contrôle de la sévérité de l'hiver dans l'estimation de la fidélité aux régions concernées. Puisqu'aucun hiver particulièrement rigoureux n'a été reporté durant la période d'étude, il est impossible d'exclure l'influence potentielle de ce facteur sur les paramètres d'intérêt (*e.g.* fidélité au comportement hivernal entre années successives). Ainsi, en accord avec l'absence d'hivers rigoureux en France, l'effet année n'a pas été retenu par la procédure de sélection de modèles dans le cadre de l'estimation de la fidélité au comportement hivernal.

A une échelle plus fine, la fidélité au premier site d'hivernage peut s'avérer avantageuse et peut constituer un facteur menant à la forte fidélité au premier comportement hivernal. L'estimation de la fidélité au comportement résident strict et l'utilisation d'un indice de fidélité pour les comportements résidents locaux et migrateurs ont permis de mettre en évidence une fidélité particulièrement élevée au premier site hivernal, conditionnelle à la fidélité au premier comportement hivernal. Un tel taux de fidélité est cohérent avec la fidélité au site couramment reportée chez les espèces limicoles (*e.g.* Burton & Evans 1997, Colwell 2010, Buchanan *et al.* 2012, Lourenço *et al.* 2016, Murphy *et al.* 2017) et notamment chez les Avocettes élégantes allemandes strictement migratrices (Hötker 1998). Ainsi, cette forte fidélité au site d'hivernage peut indiquer que la familiarité avec l'environnement hivernal (*e.g.* avec les ressources alimentaires, les dérangement et risques de prédation) est importante pour les individus, comme suggéré chez le Bécasseau sanderling, *Calidris alba* (Lourenço *et al.* 2016). Cette interprétation souligne les avantages de la familiarité aux sites durant l'hiver chez les oiseaux, ces avantages étant bien plus couramment admis durant la période de reproduction et notamment lorsque certaines conditions d'importance sont relativement prédictibles à travers les années (Greenwood 1980, Brown & Bomberger Brown 1996, Yoder *et al.* 2004, Brown *et al.* 2008). Il serait alors particulièrement pertinent de développer des analyses complémentaires afin de tester l'influence de la prédictibilité des habitats hivernaux sur la fidélité au site d'hivernage (comme proposé par Robertson & Cooke 1999), sur la fidélité au comportement hivernal et sur certaines composantes de la fitness des individus.

Les changements de comportement hivernal entre deux années consécutives aboutissent principalement à un hivernage sur un site du littoral Manche-Atlantique français. Ce résultat est alors cohérent avec l'absence d'hivers sévères en France au cours de la période d'étude (Touzalin 2017), caractéristique limitant le besoin d'adopter un comportement migrateur sous l'hypothèse de l'influence de la sévérité de l'hiver sur les comportements hivernaux individuels. De plus, sur la base de la forte fidélité au comportement hivernal, la probabilité de changer de comportement d'une année sur l'autre est relativement modérée. Lorsque ces changements ont lieu, ils peuvent être par exemple liés à un changement ponctuel du site d'hivernage des individus afin de sélectionner celui de leur partenaire reproducteur, comme suggéré chez l'Oie rieuse, *Anser albifrons* (Marchi *et al.* 2010). En effet, à l'instar de l'Avocette américaine, *Recurvirostra americana*, l'Avocette élégante est une espèce

monogame (*i.e.* monogamie sociale) chez qui l'appariement peut durer plus d'une saison (Gibson 1971, Cramp & Simmons 1983), rendant alors cette hypothèse plausible. Il serait ainsi intéressant de se focaliser sur la fidélité au partenaire reproducteur et sur la synchronie et l'homogénéité des déplacements intersaisonniers au sein du couple.

Plus généralement, l'étude du comportement hivernal chez la sous-population d'Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique française suggère une influence de variables individuelles (*e.g.* condition corporelle) et environnementales (*e.g.* qualité des habitats et sévérité de l'hiver) sur le choix du premier comportement hivernal et sur la fidélité à ce dernier sur le long terme. Les analyses ont ainsi mis en évidence une certaine flexibilité, bien que modérée, du comportement hivernal entre deux années consécutives à l'échelle individuelle. Ensemble ces résultats indiquent plus particulièrement que plusieurs caractéristiques de l'éclosion (*i.e.* date d'éclosion et site natal) influencent les décisions individuelles futures concernant le choix du comportement hivernal et la sélection du site hivernal à une échelle plus fine, dans un contexte où certaines conditions environnementales telles que la sévérité de l'hiver demeurent stables. Par conséquent, les résultats obtenus supportent l'hypothèse d'une migration partielle facultative chez cette sous-population, phénomène qui prédit une influence de variables non-génétiques sur les comportements individuels et la possibilité d'alternation des comportements hivernaux (appelés tactiques dans ce contexte) entre les années (Lundberg 1987, Chapman *et al.* 2011, Alcock 2013).

4.1.2. Evolution du comportement migratoire et migration partielle

La migration est un phénomène particulièrement répandu au sein du monde animal (Alerstam *et al.* 2003). Toutefois, l'origine et l'évolution de ce comportement sont encore très incertaines pour la plupart des taxons aviaires, et de nombreuses hypothèses, difficilement testables, ont été proposées (Cox 1985, Chesser & Levey 1998, Berthold 1999, Rappole & Jones 2002, Zink 2011). Parmi les plus couramment citées, la compétition pour les sites de reproduction au sein d'une aire tropicale, utilisée par une population ancestrale résidente, aurait pu favoriser des comportements de dispersion vers des zones nordistes tempérées dans lesquelles les conditions printanières et estivales auraient constitué un avantage de fitness significatif pour les individus reproducteurs (Rappole 1995, Salewski & Bruderer 2007, Zink 2011). Puis, lors des saisons hivernales (non-favorables pour ces oiseaux), ces individus

seraient retournés dans leur population d'origine par un mouvement de migration. Quant aux individus ancestraux sédentaires, ils auraient progressivement disparu en raison du fort déséquilibre de fitness. De façon générale, l'ensemble des hypothèses qui ont été avancées repose sur un point central : la saisonnalité du climat. En effet, l'existence et le maintien d'une simple inclinaison de l'axe de rotation de la Terre (d'environ 23° aujourd'hui) est responsable de l'alternance des saisons, correspondant à une succession régulière de conditions environnementales distinctes (Alerstam *et al.* 2003) qui a conduit certaines espèces telles que la Sterne arctique (*Sterna paradisaea*) à développer un comportement des plus impressionnants – une migration de plus de 30 000 km entre les sites de reproduction du Groenland et les sites hivernaux de l'Antarctique (Egevang *et al.* 2010). Cependant, l'existence de tels patrons migratoires, et plus généralement de populations strictement migratrices résulte très probablement d'un ensemble d'étapes transitoires dans le processus d'évolution. De nombreux auteurs s'accordent alors à considérer la migration partielle comme étant un stade de transition du passage d'une population strictement résidente à strictement migrante, et *vice versa* (Alerstam & Hedenström 1998, Chapman *et al.* 2011).

L'étude des déterminants de la migration partielle est ainsi particulièrement pertinente dans ce cadre. Son contrôle se situerait le long d'un continuum allant d'un contrôle strictement génétique à un contrôle strictement conditionnel (Lundberg 1988, Chapman 2011, Alcock 2013). L'existence d'une base génétique serait d'une part cohérente avec la nécessité de développement (*i.e.* ontogenèse) de structures et de programmes complexes permettant la réalisation des mouvements migratoires (*e.g.* période de départ/agitation migratoire – Zugunruhe, durée du trajet, capacité d'orientation afin d'atteindre des aires particulières et d'effectuer un trajet de retour, adaptation du métabolisme et des comportements lors des trajets, Alerstarm & Hedenström 1998, Alerstam *et al.* 2003). Toutefois, l'existence d'une certaine flexibilité en réponse à diverses conditions individuelles et environnementales serait d'autre part cohérente avec les hypothèses proposées concernant l'apparition et l'évolution du comportement de migration en lien avec la compétition intrapopulationnelle et la saisonnalité des conditions environnementales. Ainsi, selon un modèle théorique se focalisant sur les mécanismes impliqués dans le contrôle de la migration partielle (Pulido 2011), il existerait *(i)* une base génétique et *(ii)* un ensemble de facteurs influençant l'expression d'une prédisposition à migrer.

Dans les deux travaux discutés précédemment, le comportement hivernal des Avocettes élégantes issues de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français a été exploré. Ainsi, sur la base de la littérature existante, seules cette sous-population et celle du Royaume-Unis affichent un patron de migration partielle, les autres sous-populations d'Europe de l'Ouest étant décrites comme strictement migratrices. Cette variabilité du comportement hivernal à l'échelle des sous-populations constitue une particularité tout à fait intéressante. De plus, un contrôle conditionnel (*i.e.* patron de migration partielle facultative) a été identifié pour la sous-population française, impliquant *(i)* l'influence de variables individuelles et environnementales sur la probabilité de migrer lors du premier hiver et *(ii)* une flexibilité modérée mais non-nulle du comportement de migration à l'échelle individuelle. En conséquence, comme évoquée précédemment, la variation des conditions hivernales (notamment la sévérité climatique) entre les sous-populations constitue une hypothèse plausible afin d'expliquer la variabilité des tendances migratrices. Cette hypothèse est alors cohérente avec la nécessité de conditions défavorables en hiver dans le cadre du déclenchement et du maintien de mouvements intersaisonniers tels que la migration. Cependant, l'existence d'une base génétique impliquée dans le contrôle du comportement hivernal n'a pas pu être explorée chez la sous-population étudiée (*e.g.* Berthold 2001, Biebach 1983, Mueller *et al.* 2011). Il serait effectivement pertinent d'envisager des travaux de recherche supplémentaires se focalisant sur cet axe afin d'enrichir la compréhension du phénomène de migration partielle. Par exemple, la condition corporelle (sous l'influence de l'environnement) pourrait contribuer à l'expression de facteurs génétiques impliqués dans le déclenchement du comportement de migration (dans le contexte du modèle théorique décrit par Pulido 2011). La mesure des niveaux de corticostérone chez les individus durant les semaines précédant la migration automnale pourrait éventuellement contribuer à déterminer si les individus migrateurs, à l'inverse des oiseaux résidents, se préparent physiologiquement à l'évènement de migration comme montré chez les femelles d'une population migratrice partielle de Merles noirs, *Turdus merula* (Fudickar *et al.* 2013). Il serait aussi intéressant de suivre plus précisément les mouvements migratoires afin de déterminer si les individus migrateurs atteignent leur site d'hivernage en suivant le littoral jusqu'à un site favorable (et familier pour les oiseaux expérimentés) ou si la migration se fait en survolant l'intérieur des terres. La réponse à cette question pourrait par exemple contribuer à l'estimation du degré de nécessité du développement et de l'utilisation d'un mécanisme d'orientation sophistiqué.

Par ailleurs, d'autres facteurs peuvent contribuer au choix du comportement hivernal lors de chaque évènement d'hivernage (*e.g.* des processus densité-dépendants, la fonction immunitaire et la personnalité des individus : Chapman *et al.* 2011, Vélez-Espino *et al.* 2013, Hegemann *et al.* 2015, Nilsson *et al.* 2016).

En outre, l'évaluation de la fitness associée à chaque comportement hivernal serait une perspective d'intérêt majeure. En effet, les changements climatiques, actuels et futurs prédisent des impacts considérables pour les espèces migratrices (Newton 2008, Robinson *et al.* 2009, Pearce-Higgins & Green 2014). Les changements climatiques pourront alors influencer les conditions hivernales au sein des sites d'hivernage de certaines espèces ou populations, et par conséquent la survie et la reproduction des individus migrant sur les sites concernés (Norris *et al.* 2004, Pearce-Higgins & Green 2014) et conduire potentiellement à terme à la disparition du comportement de migration (Wilcove & Wikelski 2008). Ainsi, l'estimation de la survie et du succès reproducteur associé à chaque comportement hivernal est une étape essentielle dans le but de prédire l'évolution des tendances migratrices populationnelles. Concernant l'Avocette élégante, les analyses des histoires de captures individuelles ont montré que la survie entre deux hivers successifs est relativement importante (≥ 0.90) quelque soit le comportement hivernal adopté, et cohérente avec l'espérance de vie estimée chez l'espèce (Cramp & Simmons 1983). Cette survie élevée, considérée comme tendant vers une estimation de survie réelle, peut alors être liée d'une part à la qualité des sites hivernaux et à l'absence d'hivers sévères durant la période d'étude, et d'autre part aux distances relativement modestes parcourues par les individus migrateurs. En effet, Sanz-Aguilar *et al.* (2012) ont montré que la survie des Flamants roses peut être influencée par la sévérité de l'hiver et Lok *et al.* (2011, 2015) ont suggéré un effet de diverses conditions environnementales sur la survie des Spatules blanches (*Platalea leucorodia leucorodia*) hivernant sur des aires relativement éloignées de leur site de reproduction. Comme mentionné auparavant, les données individuelles n'ont pas permis d'explorer les conséquences des différents comportements hivernaux sur le succès reproducteur des Avocettes élégantes de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français. Collecter des données permettant d'étudier cette question et poursuivre la collecte d'histoires de captures individuelles sur le long terme pourraient alors constituer des perspectives d'intérêt afin de prédire les réponses des sous-populations européennes d'Avocettes élégantes en

termes de patrons de distributions hivernales (*e.g.* tendances comportementales et sites utilisés) dans un contexte de changements globaux (Pearce-Higgins & Green 2014).

4.1.3. Sélection du site de reproduction

Les Avocettes élégantes issues de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français on un taux de fidélité relativement élevé à leur site natal entre l'année d'éclosion et la saison de reproduction suivante. Puis, les individus plus âgés sont particulièrement fidèles à leur site natal entre années successives, sur le long terme. Bien que la fidélité au site natal soit en moyenne plus faible chez les individus âgés d'un an (suspectés de tenter de se reproduire pour la première fois pour la plupart d'entre eux), les taux estimés sont relativement élevés chez cette classe d'âge pour une espèce limicole (Colwell 2010). De plus, les taux estimés pour les individus plus âgés, incluant principalement des reproducteurs expérimentés, sont particulièrement élevés sur la base d'une comparaison avec des estimations effectuées chez des oiseaux d'eau et marins (Colwell 2010, Coulson 2016).

L'Avocette américaine partage les mêmes exigences écologiques principales que l'Avocette élégante (Gibson 1971, Hannam *et al.* 2003), mais se reproduit typiquement dans des zones humides éphémères situées à l'intérieur des terres (Robinson & Oring 1997). Robinson & Oring (1997) ont montré que la proportion d'individus vivants retournant sur leur aire d'étude au moment du recrutement (*i.e.* à l'âge de deux ans) est approximativement de 23% et que 56% des oiseaux qui ont été bagués à l'âge adulte sont observés sur le site en question durant les deux années suivant leur capture. Ainsi, le fort contraste entre les taux estimés pour ces deux espèces proches est probablement dû à l'instabilité et l'imprédictibilité des habitats de reproduction utilisés par l'Avocette américaine (Robinson & Oring 1997), à l'inverse des sites de reproduction utilisés par les Avocettes élégantes de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français. Parmi les travaux réunis dans le présent document, il a été montré que les actions de gestion des habitats de reproduction du littoral Manche-Atlantique français permettent de les maintenir favorables à la nidification de l'Avocette élégante. Plus particulièrement, des îlots ont été créés et restaurés dans certains bassins constitutifs de la mosaïque de marais salants du site Me. Ces aménagements font partie des mesures typiquement suggérées pour les espèces d'oiseaux d'eau nichant au sol (Shealer *et al.* 2006, Sueur *et al.* 2007, Colwell 2010, Thorup & Bregnballe 2015). L'analyse des données

de nidification au sein de ce site a mis en évidence une réponse positive et rapide (dans les deux années suivant les aménagements) de l'Avocette élégante, ces aménagements permettant d'accroître significativement les opportunités de nidification au sein de ce type d'habitat artificiel. L'exploration de ces données supporte également l'idée d'une réponse positive de l'espèce à ces aménagements sur une plus longue période (jusqu'à 5 ans après aménagement). Durant la période d'étude, un quart des nids comptabilisés chaque année dans l'ensemble des bassins de Me était en moyenne construits sur les îlots créés des bassins aménagés. Par ailleurs, les individus nichant sur ces îlots nouvellement disponibles et favorables étaient majoritairement originaires de Me. De plus, les données individuelles ont indiqué que ces oiseaux étaient âgés de plus d'un an pour la plupart d'entre eux, soit très probablement des individus reproducteurs expérimentés. Les conditions des habitats ou substrats de nidification précédemment utilisés par ces oiseaux (*e.g.* qualité et compétition intra- et interspécifique) et leurs variations entre les années ont probablement conduit ces individus à chercher d'autres places de nidification et par conséquent à utiliser ces nouveaux îlots. L'ensemble de ces éléments supporte alors l'hypothèse de la prédictibilité des habitats des principaux sites de reproduction du littoral Manche-Atlantique, en termes de qualité et de disponibilité des substrats de nidification favorables, comme caractéristique favorisant la fidélité au site natal chez cette espèce pionnière. Cette caractéristique serait ainsi maintenue ou accrue par des actions de gestion locales mises en place au sein de ces sites.

Par ailleurs, la distribution des sites d'hivernage à proximité des sites natals ainsi que le comportement hivernal des oiseaux peuvent également contribuer à la forte fidélité au site natal entre les saisons de reproduction. Les résultats ont montré que les individus qui hivernent une année donnée sur le site utilisé durant la dernière saison de reproduction ont une plus forte probabilité de fidélité à ce site lors de la saison de reproduction suivante, par rapport aux individus hivernant sur un site français voisin. Une probabilité intermédiaire a été estimée pour les individus migrateurs. Ce travail contribue alors à explorer les conséquences du choix du comportement hivernal et du site d'hivernage sur la reproduction des individus en termes de sélection du site de reproduction, chez les populations migratrices partielles.

Cependant, même si les Avocettes élégantes étudiées sont particulièrement fidèles à leur site natal, une certaine portion d'individus de tout âge effectue des changements de sites (phénomène de dispersion) entre années consécutives. De plus, les patrons de mouvements

entre les sites de reproduction montrent qu'une Avocette élégante quittant un site du littoral Manche-Atlantique français s'installe préférentiellement sur un site voisin le long de ce littoral, la probabilité d'installation tendant à diminuer avec la distance entre les sites. Une explication pour un tel patron peut être le comportement de prospection des oiseaux au sein des sites situés à proximité de celui utilisé précédemment pour la reproduction, favorisant alors la sélection d'un site voisin en cas de dispersion (Calabuig *et al.* 2008a, Calabuig *et al.* 2010). Puis, la destination de dispersion peut également être liée au comportement hivernal des individus et plus précisément à la sélection de leur site d'hivernage. La tendance des Avocettes élégantes à hiverner au sein de leur site natal ou sur des sites voisins peut contribuer au patron de destination préférentielle décrit en cas de dispersion. Ainsi, ces hypothèses peuvent expliquer la plus faible fidélité aux sites Me et Gu estimée chez les oiseaux âgés d'un an. En effet, ces deux sites natals étant les deux plus proches, la probabilité de quitter l'un pour rejoindre l'autre en période hivernale et de reproduction est accrue. Par ailleurs, les données disponibles n'ont pas permis de tester l'effet du succès reproducteur sur la sélection du site de reproduction et par conséquent sur l'option de dispersion (Switzer 1997, Forero *et al.* 1999, Doligez *et al.* 2002, Boulinier *et al.* 2008, Calabuig *et al.* 2008b). Chez les limicoles, les individus se reproduisant avec succès ont un taux de retour sur les sites de reproduction significativement supérieur par rapport aux individus dont la reproduction a échoué (Colwell 2010). En outre, chez les Avocettes élégantes étudiées, les oiseaux éclos au sein d'un site donné ont une probabilité de fidélité relativement limitée à un autre site de reproduction entre deux années consécutives. Ce résultat suggère notamment qu'une proportion importante des individus non-fidèles à leur site natal à l'âge d'un an sont susceptibles d'être par la suite peu fidèles aux autres sites utilisés. Les déterminants de cette hétérogénéité comportementale interindividuelle restent à être explorés (*e.g.* sexe des individus et personnalité ; Greenwood 1980, Dingemanse *et al.* 2003, Serrano *et al.* 2003).

Finalement, l'analyse des mouvements individuels confirme l'existence de peu d'échanges entre les deux populations européennes d'Avocettes élégantes (Hötker & Dodman 2009). De plus, lorsqu'un individu se reproduit sur un site situé au sein d'une autre sous-population de la population d'Europe de l'Ouest, les résultats et données suggèrent un recrutement dans cette sous-population. Par ailleurs, les résultats renforcent l'idée que les

mouvements des Avocettes élégantes de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français sont fortement structurés au travers des saisons de reproduction et hivernales.

4.1.4. Dynamique de la sous-population du littoral Manche-Atlantique français

Les principaux résultats des travaux de recherche se focalisant sur les dynamiques spatio-temporelles des Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français, discutés précédemment, soulignent une fidélité particulièrement importante de ces oiseaux à leur site natal ou plus généralement au littoral Manche-Atlantique français sur le long terme, entre saisons de reproduction et hivernales. Par ailleurs, issue de ces travaux, la survie interannuelle estimée entre la capture et la saison de reproduction suivante est inférieure à 0.70, indépendamment du site natal. De plus la survie interannuelle entre le premier et le second hiver est supérieure à 0.90, indépendamment du comportement hivernal considéré. Par la suite, quelque soit le site de reproduction ou le comportement hivernal considéré, la survie interannuelle est supérieure à 0.90. Sur la base de l'effort de collecte des données individuelles et des résultats mettant en avant de forts patrons de fidélité, il est raisonnable de considérer ces estimations comme tendant vers des estimations de survies réelles. Ainsi, à partir du premier hiver, le taux de survie des Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français entre deux années consécutives est particulièrement élevé sur le long terme, les évènements conduisant à la mortalité des individus survenant alors principalement entre l'éclosion et le premier hiver. En outre, l'exploration des données indique un recrutement tôt des Avocettes élégantes françaises, très probablement à l'âge d'un an pour nombre d'entre elles. Cependant, les données disponibles n'ont pas permis d'estimer l'influence de la sélection des sites de reproduction et hivernaux sur les succès reproducteurs individuels (*e.g.* effet de la familiarité du site de reproduction ; Greenwood 1980, Brown & Bomberger Brown 1996, Yoder *et al.* 2004, Brown *et al.* 2008). Sur la base de comptages menés à l'échelle des sites français étudiés, le succès reproducteur moyen serait inférieur à 0.5 jeune à l'envol par couple reproducteur durant la période d'étude, une estimation faible mais relativement cohérente pour une espèce limicole (Piersma & Baker 2000, Colwell 2010).

L'ensemble des paramètres décrits ci-dessus contribuent typiquement aux évolutions des tendances populationnelles en termes d'occupation des habitats et d'effectif (Cappuccino & Price 1995, Rockwood 2006, McCrea & Morgan 2014, Royle *et al.* 2014, Princée 2016).

L'absence d'estimation robuste des succès reproducteurs individuels est compensée par une estimation de la survie réelle des Avocettes élégantes, ce paramètre pouvant être considéré comme la composante de fitness influençant le plus la croissance des populations chez les espèces longévives (Crone 2001). Chez la Paruline de Kirtland (*Setophaga kirtlandii*), espèce migrant à longue distance et menacée, Rockwell *et al.* (2017) ont mis en évidence une influence des conditions d'hivernage sur la survie des individus et par conséquent sur le taux de croissance de la population étudiée. Concernant les Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français, la survie interannuelle et les patrons de fidélité aux sites et de mouvements intersites contribuent à expliquer l'augmentation de l'effectif reproducteur de certains sites natals tels que les marais de Mesquer et de Guérande durant la période d'étude. Plus généralement, ces paramètres contribuent à la compréhension de l'augmentation de l'effectif de la sous-population française du littoral Manche-Atlantique depuis l'installation de l'espèce sur cette aire au milieu du 20ème siècle (ou réinstallation – aucune donnée historique d'avant le 20ème siècle concernant la France ; Hötker & West 2006, BirdLife International 2015). Une première approche exploratoire visant à combiner les paramètres présentés précédemment (i.e. survie, fidélité et succès reproducteur) suggère qu'une part d'immigration est à considérer pour expliquer le doublement de l'effectif reproducteur de la sous-population française, observé entre la fin des années 1990 et le début des années 2010 (Hötker & West 2006, BirdLife International 2015). A titre de comparaison, les travaux de Tenan *et al.* (2017) ont mis en évidence une influence majeure de l'immigration sur le taux de croissance d'une colonie de Spatules blanches. Enfin, l'exploitation et la combinaison de certains paramètres d'intérêts qui ont été estimés dans les présents travaux permettraient à terme de mieux comprendre et prédire l'évolution du taux de croissance de la sous-population française d'Avocettes élégantes. Pour cela, il serait envisageable d'utiliser des outils statistiques sophistiqués tels que les modèles de population intégrés tenant compte de la saison hivernale et de reproduction, ainsi que de paramètres de fitness et de recrutement (Schaub & Abadi 2011, McCrea & Morgan 2014, Hostetler 2015, Ahrestani *et al.* 2017, Tenan *et al.* 2017). Bien que le statut de l'espèce soit évalué à un niveau de préoccupation mineure (BirdLife International 2015), ses exigences écologiques et sa dépendance envers des aires protégées et gérées suggèrent la nécessité d'atteindre ces objectifs.

4.2. Critique des données individuelles de type C.M.R. issues de programmes de baguage

4.2.1. Principaux atouts du baguage dans le cadre d'études de type C.M.R.

La grande majorité des résultats issus des travaux de recherche relatifs à la présente synthèse résulte de l'analyse d'histoires de captures individuelles construites à l'aide de données de type C.M.R., basées sur le baguage individuel. Le coût relativement faible du baguage, la longévité des caractéristiques des bagues (*i.e.* couleurs et caractères gravés), ainsi que le nombre important d'observateurs ornithologues professionnels et amateurs potentiels, permettent de marquer et suivre un effectif conséquent d'individus à fine et large échelle sur le long terme. Le baguage est une technique de marquage individuel qui a été initiée par le danois Hans Christian Cornelius Mortensen à la fin du 19ème siècle (Preus 2001). Depuis, le baguage a significativement contribué à la recherche scientifique dans le domaine de l'ornithologie et se révèle être toujours un outil essentiel, notamment dans le cadre de l'étude des comportements individuels, des traits d'histoires de vie, et des dynamiques populationnelles (Brown & Oschadleus 2008, Sharp 2009). Dans un contexte de changement climatique (Pearce-Higgins & Green 2014), le baguage est incontournable pour étudier les réactions des populations concernées, particulièrement en termes de phénologie (Miller-Rushing *et al.* 2008), de survie (Lebreton 2001), de masse corporelle (règle de Bergmann, Yom-Tov *et al.* 2006), de longueur d'ailes (règle d'Allen, Yom-Tov *et al.* 2006), ou encore de distribution (Crick 2004).

Dans le cas de l'Avocette élégante, l'utilisation de bagues colorées a permis d'étudier les patrons de distributions individuelles de plusieurs centaines d'individus issus de cinq sites de reproduction du littoral Manche-Atlantique français, sur une période d'étude de dix années. Plus précisément, à travers ces études, le baguage de ces oiseaux a permis d'enrichir la littérature scientifique se référant à la migration partielle et à la fidélité au site de reproduction chez les espèces aviaires. De nombreux ornithologues amateurs et professionnels ont ainsi activement participé à l'identification, la localisation et l'observation des Avocettes élégantes marquées, le long du littoral d'Europe de l'Ouest. Sans cet outil, il aurait été impossible (*e.g.* contraintes financières) de mener ce programme de suivi individuel avec un tel effectif et de telles échelles spatio-temporelles. D'ailleurs, la plupart des études s'étant focalisées par le passé sur les questions biologiques qui ont été explorées se sont

également basées sur des données issues du baguage individuel (*e.g.* Péron *et al.* 2010, Lok *et al.* 2011, Sanz-Aguilar *et al.* 2012). Ainsi, le baguage demeure aujourd'hui un outil indispensable à l'étude des comportements individuels en ornithologie, en particulier pour les études menées sur le long terme.

4.2.2. Principaux effets non-désirés inhérents au baguage pour les programmes de C.M.R.

Toutefois, l'utilisation de bagues plastiques colorées et métalliques gravées peut entrainer différents effets non-désirés chez les oiseaux (Calvo & Furness 1992, Griesser *et al.* 2012). En plus des biais potentiellement induits dans le cadre des études scientifiques, l'utilisation de bagues posent des questions d'ordre éthique (Griesser *et al.* 2012). Les blessures aux pattes constituent un problème majeur fréquemment associé au baguage, les espèces limicoles étant notamment concernées par celles-ci (Griesser *et al.* 2012). Par exemple, le taux de perte du pied supportant une bague métallique en aluminium au niveau du tarso-métatarse a été estimé à environ 2.6% au sein d'une population sauvage de Chevaliers grivelés, *Actitis macularius* (Reed & Oring 1993). De plus, la présence de bagues colorées au niveau du tarso-métatarse a été associée à des blessures au bec (tentatives de retirement des bagues), ainsi qu'à la mort de 50% d'une population captive d'Avocettes élégantes (Salzert & Schelshorn 1979). Plus généralement, les bagues métalliques et bagues plastiques entrainent des irritations et inflammations, dues à une accumulation de matériaux entre les pattes et les bagues ou plus simplement dues aux frottements des bagues contre les pattes (Calvo & Furness 1992, Griesser *et al.* 2012). Il est alors particulièrement important de vérifier l'ajustement des bagues aux pattes des individus (Griesser *et al.* 2012). Une alternative intéressante à l'utilisation de bagues plastiques colorées serait l'application de bandes colorées autocollantes pour voitures sur des bagues aluminium anodisées, avec application d'un vernis époxy protecteur (Koronkiewicz *et al.* 2005, Griesser *et al.* 2012). Ces bagues permettraient d'obtenir des combinaisons colorées très variées et contrastées, avec atténuation nulle ou modérée des couleurs sur le long terme, tout en offrant une meilleure robustesse que les bagues plastiques (*i.e.* moins de casses et de pertes), et en limitant les probabilités de blessures (Koronkiewicz *et al.* 2005). Néanmoins, ces bagues ne sont actuellement pas commercialisées en raison de leur complexité de fabrication (Griesser *et al.* 2012). Par ailleurs, il a été mis en évidence que les grandes bagues en aluminium anodisé (9.1 mm) posées au niveau du tarso-métatarse peuvent être responsables de blessures, allant de

l'abrasion à la perte du pied, pour environ 11% des individus équipés de telles bagues chez une population sauvage de Pluviers siffleurs, *Charadrius melodus* (Amirault *et al.* 2006).

Outre les blessures aux pattes, d'autres études ont souligné que l'utilisation de bagues peut induire l'exclusion du nid des poussins marqués précocement et influencer par exemple la reconnaissance individuelle, le succès d'appariement et les interactions agonistiques (Calvo & Furness 1992). En effet, chez une population captive de Diamants mandarins, *Taeniopygia guttata*, Burley *et al.* (1982, 1986) ont montré que les mâles étant marqués avec des bagues portant une couleur typique de l'espèce (*e.g.* rouge) sont plus attractifs que les autres dans un contexte d'appariement. De plus, l'identification d'oiseaux bagués nécessite la présence d'observateurs à des distances variables des individus ciblés. Une telle présence humaine, si détectée, peut avoir des conséquences particulièrement néfastes sur la reproduction des oiseaux d'eau coloniaux (Carney & Sydeman 1999). Cependant, la grande majorité des études se basant sur une reconnaissance individuelle par bagues ne mentionne pas les conséquences et biais potentiels relatifs à cette méthode (Calvo & Furness 1992).

La pose de bagues colorées et métalliques sur les Avocettes élégantes dont le comportement a été étudié dans le présent document a été réalisée par des bagueurs expérimentés et habilités à cette tâche (*i.e.* autorisations individuelles délivrées par le C.R.B.P.O.). Des efforts ont ainsi été faits afin de maximiser la qualité de la pose des bagues (*e.g.* bagues de taille idéale et bonne fermeture des bagues métalliques). De plus, excepté pour la bague métallique dans la plupart des cas, les bagues plastiques colorées ont été posées au niveau des tibiotarses, prévenant des dommages fréquemment occasionnés chez l'espèce lorsqu'elles sont posées au niveau des tarso-métatarses, comme mentionné précédemment (Salzert & Schelshorn 1979). Les signalements de blessures aux pattes sur des individus bagués furent relativement rares (< 5% des individus bagués durant la période d'étude) et aucune particularité comportementale en lien avec la présence ou les caractéristiques des bagues ne fut mentionnée au cours de la période d'étude. Les estimations de survie suggèrent que l'incidence du baguage sur la survie des Avocettes élégantes est probablement modérée. En effet, la survie entre le baguage et le premier hiver est relativement élevée (environ 0.70) et la survie interannuelle chez les adultes est supérieure à 0.90. Néanmoins, sur la base de la littérature précédemment citée, il ne peut être envisageable d'exclure la possibilité d'une influence de la présence de bagues colorées sur certains comportements individuels (*e.g.*

reconnaissance individuelle et sélection du partenaire). Concernant le dérangement lié à la présence des observateurs, des efforts ont été faits afin de minimiser les perturbations et aucun cas d'abandon de nids n'a été spécifiquement associé à la présence d'un observateur durant la période d'étude. Enfin, les observateurs ont été confrontés à la perte de nombreuses bagues colorées de type « drapeau » (proportion estimée d'individus ayant perdu au moins une bague < 7% durant la période d'étude) et à la détérioration prononcée de certaines couleurs probablement due à une usure liée au sel et à la lumière du soleil. Notamment, il a été parfois difficile pour quelques observateurs de distinguer certaines bagues dont la couleur initiale fut jaune ou blanche. Toutefois, chaque incertitude a été prise en note par les observateurs (avec prise d'une photographie dans de nombreux cas) et chaque donnée d'observation individuelle a été vérifiée en détail par des personnes expérimentées. Ainsi, de nombreuses identités ont pu être retrouvées grâce à l'historique des combinaisons utilisées pour le programme. La détérioration potentielle de la couleur des bagues souligne la nécessité d'utiliser des matériaux de qualité et adaptés à l'écologie des espèces étudiées (*e.g.* actions du sel et du soleil).

4.2.3. Limites des programmes personnels de baguage

Alors que le marquage individuel par bagues plastiques colorées et métalliques (ou autres techniques visuelles) s'avère être un outil précieux en ornithologie (Brown & Oschadleus 2008), comme mentionné précédemment, il ne constitue pas à lui-seul un programme scientifique. En effet, ce type de marquage a pour objectif l'identification d'individus avec certitude, dans le cadre de protocoles scientifiques rigoureux mis en place afin de répondre à des questions biologiques nécessitant une telle reconnaissance individuelle. Pourtant, un certain nombre de programmes personnels de baguage existent aujourd'hui sans cadre scientifique véritablement robuste et parfois construits sur la base de questions biologiques trop imprécises et inadaptées ; en dépit des efforts de réflexion imposés par le C.R.B.P.O., organisme gérant l'attribution des autorisations relatives aux programmes personnels français. La valorisation scientifique des bases de données issues de tels programmes peut en être alors fortement limitée. En effet, l'absence de protocoles adaptés aux questions biologiques constitue un frein majeur dans l'analyse des histoires de captures individuelles, notamment dans le cadre de l'étude des mouvements individuels (Thorup *et al.* 2014).

La partie du programme de baguage des Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français, sur laquelle repose la majorité des analyses présentées précédemment, a été constituée dans l'objectif d'étudier la structure des mouvements individuels en période hivernale et en période de reproduction, en se focalisant sur des oiseaux issus de cinq sites d'importance. Toutefois, même si des efforts substantiels ont été faits pour maximiser les pressions d'observation et leur stabilité à travers les sites et les années (*e.g.* missions annuelles d'observations), les données analysées résultent de pressions d'observation dépendantes de divers paramètres (*e.g.* disponibilité des observateurs et précision des observations) liés au caractère « participatif » du programme. La pression d'observation était la plus forte durant la période de reproduction et notamment sur les cinq sites de capture (en particulier sur les sites de Mo, Me et Gu), comme le confirment les estimations des probabilités de recapture résultant des analyses (en moyennes, entre 0.20 et 0.58 en période hivernale selon le quartier d'hivernage et entre 0.37 et 0.75 en période de reproduction pour les sites de capture). Cependant, l'utilisation d'outils de modélisation adaptés a permis de tenir compte de certains biais potentiels (*e.g.* probabilité de recapture variable selon le site ou le comportement hivernal et selon l'année). Il n'est toutefois pas à exclure que certaines estimations, comme la proportion d'individus adoptant un comportement migrateur lors de leur premier hiver (environ 14%) sur les 10 années d'étude, puissent être modérément minimisées. En effet, les analyses relatives au patron de distribution lors du premier hiver n'incluaient pas et ne testaient pas de paramètre lié à la détectabilité des individus avec une variabilité en fonction de l'aire d'hivernage et de l'année. Néanmoins, les réseaux d'ornithologues relatifs aux aires utilisées par les individus migrateurs ont été considérés comme étant suffisamment importants et impliqués pour assurer une pression d'observation limitant les biais d'estimation. De plus, concernant les individus migrateurs, seuls 16% des 2099 poussins bagués durant la période d'étude ont été observés hivernant au moins une fois durant leur vie en dehors du littoral Manche-Atlantique français. Ainsi, le nombre relativement modéré d'individus adoptant un comportement migrateur lors de leur premier hiver est cohérent avec cette proportion. Les analyses relatives à la fidélité au comportement migrateur ont uniquement pris en compte les individus hivernant en péninsule Ibérique, pour des raisons d'effectifs. Cependant, puisqu'ils représentent la majorité des oiseaux migrateurs, ils sont considérés comme étant un échantillon représentatif pour l'étude du comportement migrateur. Par ailleurs, à chaque mention du comportement migrateur, seuls des distances de

migration relativement restreintes et des quartiers d'hivernage européens étaient considérés. Le comportement des migrateurs au long cours n'a quant à lui pas été étudié et il est impossible d'estimer rigoureusement la part d'individus adoptant ce comportement sur la base des données disponibles (hivernage potentiel principalement au Maroc, en Mauritanie et au Sénégal ; Hötker & Dodman 2009). L'estimation relativement élevée de la survie interannuelle des oiseaux (environ 0.70 jusqu'au premier hiver, puis ≥ 0.90 par la suite) soutient également la robustesse des données analysées, puisqu'une estimation plus faible aurait pu suggérer un manque conséquent de pression d'observation sur quelques sites d'importance en termes d'occupation par les Avocettes élégantes étudiées (*i.e.* effet de transience ou de dispersion définitive).

De surcroît, de nombreuses questions sous-jacentes à la thématique de recherche n'ont pu être abordées sur la base de la collecte de données de relectures de bagues (*i.e.* identification et localisation ponctuelle). Par exemple, les questions liées à l'influence du succès reproducteur individuel sur le comportement de dispersion et celles liées à l'influence de la dispersion reproductrice et du comportement hivernal sur le succès reproducteur individuel n'ont pu être traitées. Cela s'explique notamment par la grande difficulté à suivre les évènements de reproduction individuels chez cette espèce dans les habitats utilisés. De plus, l'hétérogénéité des méthodes d'estimation du nombre de couples reproducteurs par site a constitué une limite aux analyses dans un contexte de reproduction. Par ailleurs, la période postnuptiale (grands regroupements des individus entre août et octobre ; Cramp & Simmons 1983) n'a pas été prise en compte dans les analyses car la pression d'observation était trop faible et hétérogène durant cette période. Cependant, cette période pourrait s'avérer intéressante, notamment en termes de survie (en particulier pour les jeunes de première année), de sélection des sites pour la mue et d'influence des sites postnuptiaux sur la sélection des sites hivernaux. Enfin, même s'il est possible d'attribuer des sites d'hivernage et de reproduction pour les individus marqués, sur plusieurs années de suivi, les données de C.M.R. collectées ne permettent pas de retracer les mouvements individuels à des échelles spatio-temporelles plus fines et d'aborder des questions leurs étant liées (*e.g.* définition des routes migratoires précises, estimation de la taille et de la synchronie des groupes partant en migration, détermination des dates précises d'arrivée sur les sites de reproduction, ou encore ajustement des mouvements des partenaires reproducteurs).

Tous ces éléments renforcent alors la nécessité d'une réflexion approfondie en amont de la mise en place de tout programme de marquage individuel afin d'élaborer des protocoles adaptés permettant d'aborder scientifiquement des thématiques de recherche et questions biologiques spécifiques. La collecte de ce type de données constitue un travail d'une complexité majeure et la gestion de ce type de programme doit être particulièrement rigoureuse. Même si de plus en plus de bagueurs se tournent aujourd'hui intuitivement vers des professionnels de la recherche scientifique afin d'ajuster au mieux les méthodes de suivis aux questions biologiques ciblées, un certain clivage entre ornithologues amateurs et professionnels se fait régulièrement ressentir. Il serait bien évidement souhaitable que ce clivage s'estompe, la collaboration entre chercheurs et réseaux naturalistes associatifs (observateurs bénévoles, amateurs néophytes ou expérimentés) pouvant créer des opportunités uniques pour l'avancée des connaissances scientifiques et pour la conservation des espèces (*e.g.* programmes de sciences participatives tels que le programme Vigie-Nature porté par le M.N.H.N. ; Julliard 2014). Dans ce contexte, accroître les efforts menés sur la diffusion des connaissances, des méthodologies et des enjeux propres aux études scientifiques semble être une étape indispensable afin d'améliorer les liens de coopération. La structure choisie pour ce manuscrit de Thèse (plus spécifiquement, la présence d'un chapitre de synthèse en français) résulte alors du constat du besoin d'accessibilité des tenants et aboutissants des études qui ont été réalisées, aux observateurs bénévoles et gestionnaires des sites impliqués dans le programme relatif au suivi des Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français.

4.2.4. Utilisation de méthodes complémentaires dans les études de suivis individuels

L'utilisation de méthodes complémentaires permettrait de renforcer les données issues du marquage individuel, en comblant les limites de ce dernier dans le cadre d'études focalisées sur les mouvements individuels. On assiste aujourd'hui à un développement croissant des technologies de pistage individuel (Fiedler 2009, Sharp 2009, Robinson *et al.* 2010). Parmi les technologies les plus innovantes et prometteuses, l'utilisation de satellites par l'intermédiaire de traceurs G.P.S. (Global Positioning System) individuels permet de fournir des données de localisation précises à intervalle de temps ajustable. Cette technologie peut par exemple permettre de retracer les parcours migratoires des individus équipés, et plus généralement de fournir des informations relatives à l'utilisation d'aires géographiques

où les pressions d'observations sont particulièrement difficiles à maintenir (Fiedler 2009). Ces traceurs ne nécessitent pas la recapture des oiseaux et peuvent être équipés d'éléments permettant une recharge par énergie solaire, favorisant alors la collecte de données sur plusieurs années. Cependant, cette méthode de suivi individuel présente un coût important, limitant fortement l'effectif analysable après compilation des données (tenant compte du décrochement et du malfonctionnement inévitable d'une certaine proportion des traceurs individuels). Par ailleurs, en raison du poids des traceurs G.P.S., les espèces les plus légères ne peuvent être équipées (Fiedler 2009, Robinson *et al.* 2010). Parmi les autres technologies, les enregistreurs de géolocalisation (« geolocator loggers ») requièrent la recapture des individus et ne peuvent transmettre les données de positionnement vers un centralisateur distant, à l'instar des traceurs G.P.S. Par conséquent, l'effectif pouvant être suivi peut difficilement être considéré comme représentatif de la population étudiée dans un cadre d'étude des mouvements individuels puisque cet effectif implique uniquement les oiseaux survivants étant revenus et s'étant fait capturer de nouveau sur le site de capture initial (Thorup *et al.* 2014). Les dernières générations de traceurs G.P.S. peuvent être associées à des capteurs fournissant des informations sur diverses variables individuelles (*e.g.* rythme cardiaque, température corporelle et vocalisations) ou environnementales proches (*e.g.* température extérieure et images de l'environnement ; Fiedler 2009). De plus, l'adaptation d'un système G.S.M. (« Global System for Mobile Communication ») sur les traceurs individuels permet la réception des données sur téléphone portable mais surtout le réglage à distance des paramètres des divers éléments associés aux traceurs (*e.g.* enregistreurs de données individuelles et environnementales).

A titre d'exemple, Rotics *et al.* (2018) se sont focalisés sur des questions relatives à la date de retour sur les sites de reproduction de 35 Cigognes blanches (*Ciconia ciconia*) migratrices. Pour cela, les auteurs ont utilisé des transmetteurs G.P.S. solaires associés à un accéléromètre corporel, fournissant ainsi des données de localisation précises, diverses données environnementales (*e.g.* température ambiante, précipitation, vitesse des courants ascendants) et des proxys de l'activité des individus. Ils ont alors montré que les individus qui arrivent tôt sur les sites de reproduction sont ceux qui partent tôt des sites d'hivernage et aussi ceux qui hivernent dans les zones les plus proches de l'aire de reproduction, tout en éliminant les différences interindividuelles dans la vitesse de migration comme facteur

explicatif potentiel des différences reportées pour les dates d'arrivée. De plus, ils ont notamment mis en évidence que les coûts énergétiques liés au trajet migratoire sont influencés par la force des courants thermiques et que la température durant le voyage de retour peut moduler la date d'arrivée sur les sites de reproduction. L'obtention de tels résultats nécessite l'utilisation de ces outils relativement nouveaux, afin de collecter des données adaptées, bien que l'effectif suivi fût relativement limité dans le cas de cette étude sur la Cigogne blanche (Rotics *et al.* 2018). Les avancées technologiques permettront probablement d'équiper un nombre conséquent d'oiseaux à un prix raisonnable d'ici quelques années, améliorant alors la représentativité des résultats obtenus. Cependant, un accent devra être mis sur l'étude des conséquences de ces équipements sur le bien-être, la survie, et les comportements des individus suivis.

4.3. Contribution à l'élaboration d'un cadre de gestion pour la conservation de l'espèce

4.3.1. Des sites à préserver et à gérer

Il est communément admis que la collecte d'informations renseignant sur les patrons de mouvements saisonniers chez les populations d'oiseaux migratrices est particulièrement importante pour la compréhension de leur écologie et pour la mise en place de mesures liées à leur conservation (Thorup *et al.* 2014). Dans ce cadre, il est également admis que même si les principales aires de reproduction et d'hivernage sont connues pour la plupart des espèces migratrices, il y a de fortes limites à la description et compréhension de certains points tels que la connectivité migratoire (*i.e.* liens géographiques des populations entre les différentes phases de leur cycle annuel ; Thorup *et al.* 2014) et la dispersion intersites. Or, la mise en place de mesures de conservation efficaces pour les espèces aviaires nécessite des connaissances liées à la distribution spatio-temporelle des individus issus des populations d'intérêt, en particulier lorsqu'elles sont migratrices (Webster *et al.* 2002, Norris 2005, Norris & Marra 2007). En effet, de telles informations sont nécessaires pour adresser des questions relatives à la dépendance des aires de reproduction et d'hivernage, ainsi qu'aux dynamiques des métapopulations (Thorup *et al.* 2014).

Les analyses réunies dans le présent document ont révélé que les Avocettes élégantes éclos au sein du littoral Manche-Atlantique français sont migratrices partielles, hivernant alors majoritairement au sein de quelques sites français, ainsi qu'en péninsule Ibérique et en

Europe du Nord-Ouest pour une proportion plus restreinte. Il a été également montré qu'au cours de leur vie, ces individus sont particulièrement fidèles à leur premier comportement hivernal et plus finement à leur premier site hivernal. A l'échelle du littoral Manche-Atlantique français, les oiseaux suivis utilisent une douzaine de sites hivernaux, l'ensemble de ces sites supportant généralement plus de 90% des effectifs hivernant en France, soit prés d'un quart de la population d'Europe de l'Ouest (Mahéo *et al.* 2007). En péninsule Ibérique, seuls six sites ont été utilisés durant l'hiver par les individus migrateurs. Par ailleurs, les résultats indiquent que la survie interannuelle des Avocettes élégantes du littoral Manche-Atlantique français est particulièrement élevée et indépendante de leur comportement hivernal. Ce paramètre peut alors être considéré comme un indice témoignant de la qualité des sites d'hivernage utilisés (Peach *et al.* 1991 ; Schaub *et al.* 2005). Plus précisément, cela peut indiquer que les conditions d'hivernage en France et en péninsule Ibérique sont relativement favorables durant la période hivernale en termes de survie, comme suggéré par exemple chez les Spatules blanches et Flamants roses hivernant également en péninsule Ibérique (Lok *et al.* 2011, Sanz-Aguilar *et al.* 2012). Ainsi, cet ensemble d'éléments pointent la nécessité de préserver et au mieux, d'optimiser, la qualité des sites d'hivernage relativement peu nombreux, utilisés par l'Avocette élégante et autres espèces limicoles le long du littoral Manche-Atlantique français et le long du littoral d'Europe de l'Ouest de façon plus générale.

En période de reproduction, une forte fidélité des Avocettes élégantes issues du littoral Manche-Atlantique français envers leur site d'éclosion au cours des années a été mise en évidence. Comme mentionné précédemment, ce résultat, étonnant pour une espèce pionnière, pourrait notamment s'expliquer par la mise en place d'actions d'aménagements locales au sein de ces sites de reproduction (principalement des réserves naturelles ou aires protégées de type Natura 2000). De plus, l'estimation de la survie interannuelle est particulièrement élevée et similaire entre les principaux sites de reproduction du littoral Manche-Atlantique français. Cette survie peut refléter la qualité de certains composants des sites de reproduction, à l'instar de la survie relative à l'aire d'hivernage. Toutefois, bien que cohérent avec le succès reproducteur moyen couramment reporté chez les espèces limicoles (Piersma & Baker 2000, Colwell 2010), celui estimé à titre indicatif en prenant en compte les cinq sites de reproduction français est relativement faible (< 0.5 jeunes à l'envol par paire reproductrice). Cette estimation peut alors souligner la nécessité d'améliorer la qualité de

certains composants des habitats de reproduction français. Ainsi, l'ensemble de ces éléments et la proximité des sites de reproduction aux activités humaines (principalement l'exploitation des marais salants) soulignent la nécessité d'adapter la gestion des quelques sites de reproduction principaux du littoral Manche-Atlantique français afin de maximiser la qualité de ces habitats pour la reproduction de l'Avocette élégante et des espèces présentant des exigences écologiques similaires.

4.3.2. Mesures dédiées aux sites d'hivernage

Durant la période hivernale, les Avocettes élégantes s'alimentent principalement au niveau des zones intertidales et plus particulièrement au niveau de la slikke des vasières d'estran (*i.e.* partie vaseuse relativement lisse des vasières, dépourvue de végétation et totalement recouverte à chaque marée), à l'image de la plupart des espèces limicoles (Van de Kam *et al.* 2004, Colwell 2010). A l'échelle des sites d'haltes migratoires et d'hivernage, les limicoles sont impactés par les changements globaux et notamment par les changements climatiques (Piersma & Lindström 2004, Colwell 2010). La modification quantitative et qualitative des habitats intertidaux constitue une des principales menaces et la capacité d'accueil de tels sites est dépendante des surfaces intertidales disponibles (Godet & Luczak 2012). La surface des slikkes peut diminuer par la colonisation d'espèces végétales de prés-salés, caractéristiques du schorre (*i.e.* zone végétalisée par des espèces halophiles) des vasières (Goss-Custard & Moser 1988), mais est surtout menacée par l'élévation du niveau marin, prédite par les scénarios relatifs aux études se focalisant sur les impacts du réchauffement climatique (Duplessy & Morel 1990, IPCC 2013, GIEC 2014). Aux Etats-Unis, 20% à 70% des surfaces des zones intertidales pourraient disparaître d'ici 2100 (Gelbraith *et al.* 2002), 73 km² de zones humides littorales situées le long des côtes de la Louisiane ayant disparus à cause de l'augmentation du niveau marin au cours du 20ème siècle (Kennish 2002). De plus, l'accessibilité de ces zones par les limicoles devrait diminuer de par la baisse des temps d'exondation (Godet & Luczak 2012). D'une autre part, en réponse au réchauffement climatique et à l'acidification des océans, de nombreux auteurs prédisent une diminution des stocks de proies, ainsi qu'une diminution de leur accessibilité, pour les espèces limicoles (Godet & Luczak 2012). Cependant, toutes ces menaces sont dépendantes de diverses caractéristiques locales et les impacts peuvent donc fortement varier entre les sites. Des scénarios liés à l'étude des impacts de l'élévation du niveau marin mettent également en

avant de nombreuses modifications au sein des estuaires (*e.g.* passage d'un système estuarien fermé et vaseux à un système ouvert et sableux), prédisant alors une variation importante de la fréquentation de leurs zones intertidales par les espèces limicoles (Austin & Rehfish 2003, Godet & Luczak 2012). En retour, la variation de l'abondance et de la distribution des espèces limicoles parmi les habitats littoraux aura certainement des impacts sur ces milieux, particulièrement difficiles à prédire.

Ainsi, des mesures de remise en eau des polders (dépoldérisation) pourraient permettre le développement de nouvelles zones intertidales (Goeldner-Gianella 2007, Godet & Luczak 2012). De telles mesures pourraient être éventuellement accompagnées par des actions permettant d'accélérer le retour des habitats littoraux spontanés. La dépoldérisation pourrait être alors considérée comme une mesure compensatoire de la perte des habitats littoraux utilisés par les espèces limicoles, due au réchauffement climatique ou aux activités anthropiques locales (Godet & Luczak 2012). Toutefois, les effets de telles mesures sur les limicoles pourraient être variables selon les espèces, et différés ou encore limités dans le temps, selon l'état de recolonisation de la faune constituant la ressource alimentaire de ces espèces et selon la biodiversité abritée au sein de ces habitats (Godet & Luczak 2012). Par ailleurs, la lutte contre la pollution des sites d'hivernage et de reproduction, notamment concernant les contaminants polychlorobiphényles (P.C.B.), est particulièrement importante afin de limiter l'accumulation de ces composés néfastes dans les tissus des individus et dans leurs œufs (chez l'Avocette élégante : Dietrich *et al.* 1997). Enfin, la protection des habitats naturels fonctionnels et le maintien de leur biodiversité demeure la mesure politique la plus efficace et urgente à mettre en œuvre. Il existe un réseau d'aires protégées adapté aux routes migratoires des espèces limicoles (Godet & Luczak 2012). Cependant, dans un contexte de changements globaux, la distribution des espèces limicoles est amenée à varier, et les mesures de conservation fixées dans le temps sont vouées à devenir inadaptées. Ainsi, l'adoption d'une politique de gestion adaptative favorisant la relocalisation de ces aires protégées et l'adaptation des mesures mises en place selon les espèces et habitats à protéger, est aujourd'hui préconisée (Godet & Luczak 2012). Il conviendrait alors d'accroître le nombre de réserves naturelles ou de nouvelles zones protégées afin de palier les pertes d'habitats liées aux changements globaux. Cependant, ces mesures doivent être prises à l'échelle internationale afin de constituer un réseau de sites favorables aux espèces limicoles dans ce

contexte. Concernant l'Avocette élégante, la quantité relativement restreinte de sites d'hivernage favorables (sur le littoral Manche-Atlantique français ou plus généralement en Europe de l'Ouest), ainsi que la proximité immédiate ou modérée de zones fortement anthropisées (*e.g.* infrastructures portuaires, aménagements pour les cultures marines, pêche récréative et sports nautiques) font de la protection et de la gestion de ces habitats, des objectifs majeurs pour la conservation de cette espèce et de nombreux autres limicoles ou laro-limicoles. De surcroît, puisqu'une certaine proportion d'Avocettes élégantes s'alimente et se repose en hiver au sein de bassins constituant leur site natal – principalement des marais salants – le maintien d'un niveau et d'une qualité d'eau adaptés dans ces bassins constitue une mesure de gestion d'importance pour ces sites totalement ou partiellement inclus dans des réserves naturelles ou autres types d'aires protégées.

4.3.3. Actions de gestion pour les sites de reproduction

Dans un cadre de reproduction, il serait difficile de proposer des mesures qui pourraient être bénéfiques à l'Avocette élégante sur l'ensemble des sites qu'elle utilise pour sa nidification en France le long du littoral Manche-Manche-Atlantique. Cependant, plusieurs actions peuvent être mises en place sur ses principaux sites de nidification. En effet, ces sites étant relativement comparables (*i.e.* marais salants en activité ou abandonnés) et principalement inclus dans des réserves naturelles ou dans des aires protégées de type Natura 2000, l'initiation de telles actions est facilitée.

Une action majeure à maintenir ou à mettre en place au sein des sites de reproduction est la création d'îlots à proximité de zones favorables à l'alimentation des Avocettes élégantes, associée à une régulation de la végétation des îlots déjà existants et utilisés par l'espèce (Thorup & Bregnballe 2015). Les îlots constituent un substrat de nidification particulièrement important pour l'espèce, de par la difficulté d'accès aux nids par les prédateurs terrestres (*e.g.* rat, renard et sanglier ; Thorup & Bregnballe 2015). De plus, leur hauteur doit être adaptée afin de pallier les risques de submersions temporaires en cas de pluies importantes tout en étant suffisamment bas pour que l'action du sel contribue spontanément à la régulation de la prolifération d'une certaine partie de la végétation. Dans l'étude relative à l'évaluation de l'efficacité de la création d'îlots de nidification dans certains bassins de Me, il a été montré sans ambiguïté qu'une telle mesure de gestion est efficace dans l'optique d'accroître

rapidement la quantité de substrats de nidification pour l'Avocette élégante. Chez d'autres espèces laro-limicoles nichant au sol, la création d'îlots ou de plateformes flottantes constituent typiquement une mesure de conservation pertinente et relativement facile à mettre en place (Shealer *et al.* 2006, Sueur *et al.* 2007, Colwell 2010). Alors que de nombreuses études démontrent l'importance de gérer certaines variables telles que la salinité ou la hauteur d'eau des habitats utilisés par les espèces limicoles (Colwell 2010, Ma *et al.* 2010), cette étude démontre la pertinence de la création d'îlots dans le cas de l'Avocette élégante et contribue à l'évaluation plus globale de l'intérêt des aires protégées de type Natura 2000 et des efforts d'aménagements réalisés dans ces habitats (Devictor *et al.* 2007, Pellissier *et al.* 2013). Comme mentionné précédemment, près d'un quart des nids comptés chaque année à Me était construit au sein de 12 bassins pour lesquels des îlots avaient été créés pour la première fois, durant la période d'étude relative à l'évaluation des actions de gestion dans ce site. De plus, ce type d'aménagements peut être considéré comme un facteur stabilisant, voir développant, la prédictibilité des sites de reproduction en termes de disponibilité d'habitats et de substrats de nidification favorables à la reproduction. Ainsi, en influençant positivement les opportunités de nidification et très probablement la fidélité des Avocettes élégantes à leur site natal, la création d'îlots au sein des sites de reproduction français a très plausiblement contribué au maintien ou à l'augmentation de l'effectif reproducteur de ces sites depuis le début des années 2000 et plus généralement à l'augmentation de l'effectif reproducteur de la sous-population française depuis la colonisation du littoral au cours du 20ème siècle (Hötker & West 2006).

L'Avocette élégante étant décrite comme une espèce pionnière (Cramp & Simmons 1983, Sueur *et al.* 2007), si une végétation élevée envahit les substrats de nidification, ces derniers seront alors désertés par les individus reproducteurs (Thorup & Bregnballe 2015). Ainsi, la gestion continue de la végétation (*e.g.* Obione et Salicorne) est particulièrement importante pour l'espèce dans un cadre de conservation. La fauche annuelle ou biennale sur les îlots de nidification durant la période hivernale serait alors conseillée, tout comme la submersion ponctuelle (pendant un mois par exemple) de ces îlots durant cette période afin de détruire la végétation installée. Le maintien d'une végétation peu dense et très basse contribuerait par conséquent au maintien de l'attractivité de ces substrats de nidification pour l'espèce (Thorup & Bregnballe 2015). Toutefois, l'exploration de la réponse de l'Avocette

élégante aux actions de restauration d'îlots de nidification (notamment par le décapage de la surface et la déconnexion aux talus) au sein de deux bassins de Me suggère une réponse très modérée de l'espèce à ce type de mesures par rapport à la création de nouveaux îlots dans des bassins qui en seraient dépourvus. Néanmoins, l'évaluation de la réponse de l'espèce à la création et restauration d'îlots de nidification doit être explorée sur une plus longue période et en considérant plusieurs sites de reproduction.

Par ailleurs, les bassins sélectionnés pour la création ou restauration d'îlots doivent être idéalement positionnés à proximité de bassins riches en ressources alimentaires et adaptés aux besoins des poussins qui s'y alimentent de façon autonome (Adret 1983). Dans ce cadre, la gestion de la végétation sur les talus doit favoriser l'accès terrestre à ces bassins d'élevage par les jeunes afin de faciliter leur progression en limitant le risque de mortalité par prédation et sous-alimentation (Thorup & Bregnballe 2015). Par ailleurs, l'exploration des données relatives à la création et restauration d'îlots à Me n'a mis en évidence aucun effet associé à des perturbations potentielles liées aux activités humaines (*e.g.* présence voisine de routes, d'infrastructures et de professionnels de la saliculture) sur le succès des aménagements. Cependant, les impacts de la présence humaine sur le succès reproducteur des Avocettes élégantes doivent être évalués plus directement et précisément (Carney & Sydeman 1999). Ainsi, créer des îlots dans des zones peu fréquentées et limiter l'accès au public aux zones concernées durant la période de nidification (avril – juillet) seraient des mesures de prudence souhaitables dans une optique de prévention. A titre d'exemple, au sein de l'aire de nidification de l'île de Ré, et dans le cadre des mesures agroenvironnementales (M.A.E.) des marais salants locaux, des panneaux de prévention contre le dérangement ont été confectionnés et positionnés au niveau des bassins situés à proximité des sentiers fréquentés par les promeneurs et des zones de nidification pour l'Avocette élégante, l'Echasse blanche et la Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*). De plus, l'exploration des données relatives aux aménagements réalisés à Me ne suggère pas d'importance à cibler des bassins à aménager à proximité immédiate de bassins régulièrement utilisés par l'espèce, un élément ne supportant alors pas l'hypothèse d'attraction sociale par la présence d'individus conspécifiques fréquemment suggérée à l'échelle des sites de reproduction chez les espèces aviaires (Smith & Peacock 1990, Serrano & Tella 2003).

La gestion des prédateurs constitue également un axe important concernant les mesures de gestion des habitats de reproduction (Colwell 2010). Par exemple, le positionnement stratégique de nichoirs artificiels pour Faucons pèlerins (*Falco peregrinus*) et crécerelles (*Falco tinnunculus*) peut être proposé comme mesure afin de limiter les risques de prédation sur les Avocettes élégantes, les Barges ou encore les Bécasseaux par ces oiseaux (Thorup & Bregnballe 2015). Dans certains sites, la régulation des effectifs d'espèces compétitrices des substrats de nidification a été envisagée. Par exemple, au sein de l'aire de nidification de l'île de Ré, des actions de stérilisation des œufs de Goélands argentés (*Larus argentatus*) et l'euthanasie des adultes sont mises en place depuis plusieurs années dans ce cadre afin de favoriser la nidification de l'Avocette élégante. Cependant, la pertinence et l'efficacité de telles mesures restent à être démontrées et les questions d'ordre éthique qu'elles impliquent doivent être considérées avec le plus grand sérieux et objectivité.

Enfin, gérer le niveau d'eau dans les bassins de nidification est particulièrement important (Colwell 2010, Ma *et al.* 2010). Comme mentionné précédemment, une hauteur d'eau adaptée permet théoriquement de limiter la prédation liée aux mammifères terrestres (Thorup & Bregnballe 2015), mais des bassins à hauteur d'eau faible doivent être conservés à proximité des bassins de nidification afin d'être utilisés pour l'alimentation des jeunes Avocettes élégantes (Adret 1983). Dans les habitats artificiels utilisés par l'Avocette élégante, principalement des marais salants, certains besoins de l'espèce et ceux des activités locales présentent une certaine convergence. En effet, concernant la gestion des niveaux d'eau, les pratiques relatives à la collecte du sel nécessitent un nombre conséquent et une diversité de bassins à hauteur d'eau et à salinité variables (Buron 2000). Cette compatibilité des besoins est très probablement le facteur déterminant qui permet la cohabitation des espèces laro-limicoles inféodées à ces habitats artificiels avec l'Homme. Toutefois, la reprise croissante des activités liées à la collecte du sel (*i.e.* remise en exploitation de bassins jusqu'alors en friche) dans de nombreux sites va peut-être conduire à la diminution de la qualité des sites de reproduction par la diminution de la disponibilité des bassins favorables (*e.g.* bassins en friche avec hauteur d'eau faible pour l'alimentation des poussins). Ainsi, la sensibilisation des acteurs locaux à la richesse et l'écologie des espèces qui constituent leur environnement immédiat est peut-être la première action à développer afin de trouver des solutions et compromis efficaces.

Toutefois, l'ensemble de ces actions de gestion interventioniste peut potentiellement induire progressivement une perte de la capacité de dispersion chez l'espèce. La perte de ce trait pourrait alors être désavantageuse, et ce particulièrement dans un contexte de changements globaux. Ainsi, les gestionnaires devront adapter stratégiquement les interventions. Il pourrait être alors pertinent d'assurer le maintien des conditions favorables de reproduction localement sur le long terme, tout en variant la fréquence et l'amplitude des actions de gestion, ainsi que la qualité annuelle des conditions de reproduction clefs pour l'espèce.

4.4. Synthèse de quelques perspectives de recherche d'intérêt

Les travaux présentés dans ce manuscrit de Thèse constituent une base dans la description et la compréhension des dynamiques spatio-temporelles individuelles des Avocettes élégantes issues du littoral Manche-Atlantique français. Cependant, de nombreuses questions restent sans réponse. Dans ce cadre, et sans tendre vers l'exhaustivité, il serait intéressant d'approfondir les connaissances sur *(i)* la phénologie et les interactions saisonnières (*e.g.* influence du comportement hivernal sur le succès reproducteur individuel), *(ii)* les déplacements migratoires (*e.g.* description des routes empruntées et du contexte social lors des mouvements), *(iii)* l'influence de la sévérité de l'hiver sur les comportements hivernaux et la survie interannuelle, *(iv)* l'influence de la prédictibilité des habitats hivernaux sur la fidélité au site d'hivernage et par conséquent sur la fidélité au comportement hivernal, *(v)* la prédisposition et préparation des individus migrateurs à effectuer un mouvement migratoire, *(vi)* les succès reproducteurs individuels en lien avec les phénomènes de fidélité au site de reproduction et de dispersion, *(vii)* la fidélité au partenaire, la synchronie et l'homogénéité des déplacements au sein du couple reproducteur, *(viii)* la cohérence des comportements entre individus apparentés et plus généralement l'influence de la personnalité des oiseaux sur les patrons de mouvements, *(ix)* les mouvements intrasaisonniers, *(x)* l'ensemble du cycle annuel en incluant la période postnuptiale, et *(xi)* l'effet des changements globaux sur l'abondance et la distribution de l'espèce. Une combinaison des techniques et méthodes de suivis individuels dans le temps (*e.g.* traceurs G.P.S.) serait alors à envisager afin de répondre à certains de ces points d'investigation. Le développement de modèles de population intégrés permettrait également de répondre à

certaines de ces questions en se basant sur les apports de connaissances relatifs aux travaux de recherche présentés dans ce document.

Pour les questions liées aux conséquences sur les limicoles, des changements globaux et plus particulièrement du réchauffement climatique, plusieurs points de connaissance (non exhaustifs) seraient à développer concernant les zones humides : *(i)* continuer à mener des études poussées sur le fonctionnement des zones humides et sur leurs réseaux trophiques (*e.g.* abondance et renouvellement des proies de limicoles), *(ii)* évaluer la réponse des zones humides et des espèces leurs étant inféodées face aux pressions environnementales, *(iii)* évaluer l'efficacité de diverses mesures de gestion et compensatoires sur le long terme, et *(iv)* tenir un historique rigoureux de certains paramètres de reproduction (*e.g.* estimation standardisée du nombre de couples reproducteurs et du succès reproducteur moyen) de chaque site de reproduction afin de suivre les tendances d'occupation et d'indexer l'importance et la qualité relative de ces sites. Enfin, il serait particulièrement pertinent de coupler les réponses à ces questions avec celles relatives aux questions liées à l'écologie de l'Avocette élégante, pour laquelle ce travail de Thèse vise à apporter une certaine contribution.

5. Conclusion

Ce manuscrit de Thèse donne suite au constat de la nécessité d'accroître les connaissances scientifiques en termes de dynamiques spatio-temporelles individuelles, sur le long terme, chez quelques espèces limicoles modèles, dans un contexte de changements globaux. Dans ce cadre, plusieurs études ont été réalisées chez une sous-population migratrice partielle d'une espèce limicole pionnière, l'Avocette élégante. Plus précisément, outre la mise en évidence d'un patron de migration partielle, les analyses ont souligné l'influence de certaines caractéristiques de l'éclosion, telles que la date et le site natal, sur les distributions individuelles au cours des périodes hivernales. En comparaison avec la littérature spécialisée, les principaux résultats soulignent l'influence du système social sur les facteurs pouvant agir sur les comportements hivernaux et sur la directionnalité de leur influence. Ainsi, une contribution à l'enrichissement des connaissances sur la migration partielle a été faite, et plus précisément sur la migration partielle facultative. Concernant la seconde période clef du cycle annuel des oiseaux (période de reproduction), il a été montré que les individus sont particulièrement fidèles à leur site natal, soulignant à nouveau l'influence du site natal sur les décisions individuelles futures. Par ailleurs, l'installation récente de l'espèce sur le littoral d'Europe de l'Ouest constituait une occasion particulièrement rare d'étudier les patrons de mouvements individuels chez une espèce à (re)colonisation récente. En association avec le caractère pionnier de l'espèce, cet élément prédisait des échanges relativement importants entre sites de reproduction. Ainsi, la surprenante fidélité au site natal estimée constitue un résultat particulièrement original et intéressant. Une étude se focalisant sur l'impact positif des travaux d'aménagement tels que la création d'îlots de nidification apporte un élément d'explication à ce résultat. L'ensemble des résultats présentés offre alors des connaissances et estimations pouvant contribuer à la prédiction de l'évolution des tendances populationnelles et à l'élaboration d'un cadre de gestion pour la conservation de l'espèce et d'espèces aux exigences écologiques similaires, dans un contexte de changements globaux. Ces apports sont alors le fruit d'une collecte de données qui fut conséquente et délicate à constituer, relative à un programme de marquage individuel ambitieux par bagues colorées. Ce programme, toujours d'actualité, soutient la pertinence de l'utilisation du baguage comme outil dans le cadre de l'étude des comportements individuels, en particulier pour des suivis menés sur le long terme.

6. Références

Adams, C.E. & Lindsey, K.J. (2011). Anthropogenic ecosystems: the influence of people on urban wildlife populations. In J. Niemelä *et al.* (Eds.), *Urban Ecology: Patterns, Processes, and Applications* (pp. 116–128). Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Adret, P. (1983). Une étude des comportements parentaux de l'avocette en colonie de reproduction. Organisation spatiale inter- et intra-familiale. Can. J. Zool., 61: 603–615.

Ahrestani, F.S, Saracco, J.F., Sauer, J.R., Pardieck, K.L. & Royle, J.A. (2017). An integrated population model for bird monitoring in North America. Ecol. Appl., 27: 916–924.

Alcock, J. (2013). *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Alerstam, T. & Hedenström, A. (1998). The development of bird migration theory. J. Avian Biol., 29: 343–369.

Alerstam, T., Hedenström, A. & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. Oikos, 103: 247–260.

Allainé, D. (1991). The effects of colony size and breeding stage on colony defence pattern in the black-headed gull. Acta Oecol., 12: 385–396.

Ambrosini, R., Møller, A.P. & Saino, N. (2009). A quantitative measure of migratory connectivity. J. Theor. Biol., 257: 203–2011.

Amirault, D.L., McKnight, J., Shaffer, F., Baker, K., MacDonnell, L. & Thomas, P. (2006). Novel anodized aluminium bands cause leg injuries in piping plovers. J. Field Ornithol., 77: 18–20.

Anderson, R.C., Peters, S. & Nowicki S. (2014). Effects of early auditory experience on the development of local song preference in female swamp sparrows. Behav. Ecol. Sociobiol., 68: 437–447.

Arnason, A.N. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. Res. Popul. Ecol., 15: 1–8.

Austin, G.E. & Rehfish, M.M. (2003). The likely impact of sea level rise on waders (Charidrii) wintering on estuaries. J. Nat. Conserv., 11: 43–58.

Bächler, E., Hahn, S., Schaub, M., Arlettaz, R., Jenni, L., Fox, J.W., Afanasyev, V. & Liechti, F. (2010). Year-round tracking on small trans-Saharan migrants using light-level geolocators. PLoS One, 5: e9566.

Baker, A.J., Gonzlez, P.M., Piersma, T., Niles, L.J., de Lima Serrano do Nascimento, I., Atkinson, P.W., Clark, N.A., Minton, C.D.T., Peck, M.K. & Aarts, G. (2004). Rapid population decline in red knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. Proc. R. Soc. B, 271: 875–882.

Balkiz, O., Bechet, A., Rouan, L., Choquet, R., Germain, C., Amat, J.A., Rendon-Martos, M., Baccetti, N., Nissardi, S., Ozesmi, U. & Pradel, R. (2010). Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. J. Anim. Ecol., 79: 1045–1056.

Barbraud, C., Johnson, A. R. & Bertault, G. (2003). Phenotypic correlates of postfledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. J. Anim. Ecol., 72: 246–257.

Bearhop, S., Hilton, G.M., Votier, S.C. & Waldron S. (2004). Stable isotopes ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. Proc. R. Soc. B, 271: 215–218.

Bell, C.P. (2000). Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography. J. Avian Biol., 31: 258–265.

Benton, T.G., Plaistow, S.J. & Coulson, T.N. (2006). Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. Proc. R. Soc. B, 273: 1173–1181.

Berthold, P. (1999). A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. Ostrich, 70: 1–11.

Berthold, P. (2001). *Bird migration: a general survey*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Bibby, C., Jones, M. & Marsden S. (2000). *Expedition field techniques: birds surveys*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Biebach, H. (1983). Genetic determination of partial migration in the European robin (Erithacus rubecula). Auk, 100: 601–606.

BirdLife International (2015). *European red list of birds.* Luxembourg, L: Office for Official Publications of the European Communities.

Birkhead, T.R. (1977). The effect of habitat and density on breeding success in the common guillemot (Uria aalge). J. Anim. Ecol., 46: 751–764.

Blancher, P.J. & Robertson, R.J. (1985). Site consistency in kingbird breeding performance: implications for site fidelity. J. Anim. Ecol., 54: 1017–1027.

Blondel, J. (2015). *Oiseaux et changement climatique – menace ou aubaine ?* Quæ.

Boulinier, T., McCoy, K.D., Yoccoz, N.G., Gasparini, J. & Tveraa, T. (2008). Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: kittiwakes cue on neighbours. Biol. Lett., 4: 538–540.

Bregnballe, T., Yhorup, O., Jacobsen, L.B., Kjeldsen, J.P. & Hansen, M. (2015). Udviklingen i ynglebestanden af Klyder i Danmark 1970-2014. Dansk Orn. Foren. Tidsskr., 109: 121–133.

Brown, C.R. & Bomberger Brown, M. (1996). *Coloniality in the cliff swallow.* Chicago, IL: Chicago University Press.

Brown, C.R., Brown, M.B. & Brazeal, K.R. (2008). Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. Anim. Behav., 76: 1201–1210.

Brown, M. & Oschadleus H.D. (2008). The ongoing role of bird ringing in science – a review. In D. Harebottle *et al.* (Eds.), *Proceedings of the 12th Pan-African Ornithological Congress 2008* (pp. 6–8). Cape Town, Z.A.: Animal Demography Unit.

Brownie, C., Hines, J.E., Nichols, J.D., Pollock, K.H. & Hetsbeck, J.B. (1993). Capture-recapture studies for multi-strata including non-Markovian transitions. Biometrics, 49: 1173–1187.

Bruderer, B. & Salewski, V. (2008). Evolution of bird migration in a biogeographical context. J. Biogeogr., 35: 1951–1959.

Brusatte, S.L., O'Connor, J.K. & Jarvis, E.D. (2015). The origin and diversification of birds. Curr. Biol., 25: 888–898.

Buchanan, J.B, Lyons, J.E., Salzer, L.J., Carmona, R., Arce, N., Wiles, G.J., Brady, K., Hayes, G.E., Desimone, S.M, Schirato, G. & Michaelis, W. (2012). Among-year site fidelity of red Knots during migration in Washington. J. Field Ornithol., 83: 282–289.

Burley, N., Krantzberg, G. & Radman, P. (1982). Influence of color banding on the conspecific preferences of zebra finches. Anim. Behav., 30: 444–455.

Burley, N. (1986). Comparison of the band colour preferences of two species of estrilid finches. Anim. Behav., 34: 1732–1741.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach.* New-York, NY: Springer.

Buron, G. (2000). *La Bretagne des marais salants - 200 ans d'histoire*. Skol Vreizh.

Burton, N.H.K. & Evans, P.R. (1997). Survival and winter site-fidelity of turnstones *Arenaria interpres* and purple sandpipers *Calidris maritima* in northeast England. Bird Study, 44: 35–44.

Cadbury, C.J. & Olney, P.J.S. (1978). Avocet population dynamics in England. Br. Birds, 71: 102–121.

Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J.M. & Cordero, P.J. (2008a). Public information in selection of nesting colony by lesser kestrel: which cues are used and when are they obtained? Anim. Behav., 75: 1611–1617.

Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P.J. & Aparicio, J.M. (2008b). Causes, consequences and mechanisms of breeding dispersal in the colonial lesser kestrel, *Falco naumanni*. Anim. Behav., 76: 1989–1996.

Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J.M. & Cordero, P.J. (2010). Intercolony movements and prospecting behaviour in the colonial lesser kestrel. Anim. Behav., 79: 811–817.

Calvo, B. & Furness, R.W. (1992). A review of the use and the effects of marks and devices on birds. Ringing Migr., 13: 129–151.

Cappuccino, N. & Price, P.W. (1995). *Population dynamics: new approaches and synthesis*. London, U.K.: London Academic Press.

Carney, K.M. & Sydeman, W.J. (1999). A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. Waterbirds, 22: 68–79.

Catry, T., Alves, J.A., Gill, J.A., Gunnarsson, T.G. & Granadeiro, J.P. (2012). Sex promotes spatial and dietary segregation in a migratory shorebird during the non-breeding season. PLoS One, 7: e33811.

Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.Å. & Hansson, L.A. (2011). The ecology and evolution of partial migration. Oikos, 120: 1764–1775.

Chesser, R.T. & Levey, D.J. (1998). Austral migrants and the evolution of migration in the New World birds : diet, habitat, and migration revisited. Am. Nat., 152: 311–319.

Choquet, R., Reboulet, A.M., Lebreton, J.D., Gimenez, O. & Pradel, R. (2005). *U-CARE 2.2 User's Manual*. Montpellier, F: CEFE.

Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009). Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. In D. L. Thomson *et al.* (Eds.), *Modeling Demographic Processes in Marked Populations* (pp. 845–865). New York, NY: Springer.

Citta, J.J. & Lindberg, M.S. (2007). Nest-site selection of passerines: effects of geographic scale and public and personal information. Ecology, 88: 2034–2046.

Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.L. & Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. Biol. Conserv., 127: 336–344.

Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (2001). *Dispersal*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. (2002). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Clobert, J., Le Gaillard, J.F., Cote, J., Meylan, S. & Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. Ecol. Lett., 12: 197–209.

Clutton-Brock, T. & Sheldon, B.C. (2010). Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. Trends Ecol. Evol., 25: 562–573.

CMAOT (2015). *Programa de Emergencias, Control Epidemiologico y Seguimiento de Fauna Silvestre. Reproduccion de aves acuaticas en Andalucia 2014*. Consejeria de Medio Ambiente y Ordenacion del Territorio. Junta de Andalucia.

Colwell, M.A., McAllister, S.E., Millett, C.B., Transou, A.N., Mullin, S.M., Nelson, Z.J., Wilson, C.A. & LeValley, R.R. (2007). Philopatry and natal dispersal of the western snowy plover. Wilson J. Ornithol., 119: 378–385.

Colwell, M.A. (2010). *Shorebird ecology, conservation, and management*. California, CA: California University Press.

Cooch, E.G. & Cooke, F. (1991). Demographic changes in a snow goose population: biological and management implications. In C.M. Perrins *et al.* (Eds.), *Bird Population Studies: Relevance to Conservation and Management* (pp. 168–189). Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Coulson, J.C. (1984). The population dynamics of the eider duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non breeding by adults. Ibis, 126: 525–543.

Coulson, J.C. (2016) A review of philopatry in seabirds and comparisons with other waterbird species. Waterbirds, 39, 229–326.

Cox, G.W. (1985). The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World. Am. Nat., 126: 451–474.

Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (1983). *The Birds of the Western Palaearctic*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Cresswell, W. (2014). Migratory connectivity of Palaearctic-African migratory birds and their responses to environmental change: the serial residency hypothesis. Ibis, 156: 493–510.

Crick, H. (2004). The impact of climate change on birds. Ibis, 146: 48–56.

Cristol, D.A., Baker, M.B. & Carbone, C. (1999). Differential migration revisited: latitudinal segregation by age and sex class. In V. Nolan Jr. *et al.* (Eds.), Curr. Ornithol.: 33–88. Plenum Press.

Crone, E.E. (2001). Is survivorship a better fitness surrogate than fecundity? Evolution, 55: 2611–2614.

Cuadrado, M. (1995). Winter territoriality in migrant black redstarts *Phoenicurus ochruros* in the Mediterranean area. Bird Study, 42: 232–239.

Cuervo, J.J. (2004). Nest-site selection and characteristics in a mixed-species colony of avocets *Recurvirostra avosetta* and black-winged stilts Himantopus himantopus. Bird Study, 51: 20–24.

Czech, H.A. & Parsons, K.C. (2002). Agricultural wetlands and waterbirds: a review. Waterbirds, 25: 56–65.

Delany, S. & Scott, D. (2002). *Waterbird population estimates*. Wetlands International and International Wader Study Group.

Desrochers, A. & Magrath, R.D. (1993). Environmental predictability and remating in European blackbirds. Behav. Ecol., 4: 271–272.

Desrochers, D.W., Keagy, J.C. & Cristol, D.A. (2008). Created *versus* natural wetlands: avian communities in Virginia salt marshes. Ecoscience 15: 36–42.

Devictor, V., Godet, L., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2007). Can common species benefit from protected areas? Biol. Conserv., 139: 29–36.

Dietrich, S., Büthe, E. & Denker, H. (1997). Organochlorines in eggs and food organisms of avocets (*Recurvirosta avosetta*). Bull. Environ. Contam. Toxicol., 58: 219–226.

Dingemanse, N.J, Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J. (2003). Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). Proc. R. Soc. B, 270: 741–747.

Dingle, H. (1980). Ecology and evolution of migration. In S.A. Gauthreaux (Eds.), *Animal migration, orientation and navigation* (pp. 11–01). New York, NY: New York Academic Press.

Dingle, H. (1996). *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Dingle, H. & Drake, V.A. (2007). What is migration? American institute of biological sciences, 57: 113–121.

Dingle, H. (2014). *Migration: the biology of life on the move*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Dochtermann, N.A. & Gienger, C.M. (2012). Individual variability in life-history traits drives population size stability. Curr. Zool., 2: 358–362.

Doligez, B., Danchin, E. & Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. Science, 297: 1168–1170.

Doligez, B., Pärt, T., Danchin, E., Clobert, J. & Gustafsson, L. (2004). Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. J. Anim. Ecol., 73: 75–87.

Doligez, B. & Pärt, T. (2008). Estimating fitness consequences of dispersal: a road to "know-where"? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers' fitness. J. Anim. Ecol., 77: 1199–1211.

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., Bierman, S.M., Gregory, R.D. & Waliczky, Z. (2007). International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. Science, 317: 810–813.

Eason, P. & Hannon, S.J. (1994). New birds on the block – new neighbours increase defensive costs for territorial-male Willow Ptarmigan. Behav. Ecol. Sociobiol., 34: 419–426.

Egevang, C., Stenhouse, I.J., Phillips, R.A., Petersen, A., Fox, J.W. & Silk J.R.D. (2010). Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. PNAS, 107: 2078–2081.

Elphick, C.S. & Oring, L.W. (1998). Winter management of Californian rice fields for waterbirds. J. Anim. Ecol., 35: 95–108.

Erwin, R.M. (2002). Integrated management of waterbirds: beyond the conventional. Waterbirds, 25: 5–12.

Erwin, R.M. & Beck, R.A. (2007). Restoration of waterbird habitats in Chesapeake Bay: great expectations or Sisyphus revisited? Waterbirds, 30: 163–176.

Fahrig, L. & Merriam, G. (1994). Conservation of fragmented populations. Conserv. Biol., 8: 50–59.

Fiedler, W. (2009). New technologies for monitoring bird migration and behaviour. Ringing Migr., 24: 175–179.

Forero, M.G., Donazar, J.A., Blas, J. & Hiraldo, F. (1999). Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. Ecology, 80: 1298–1310.

Fraser, L.H. & Keddy, P.A. (2005). *The world's largest wetlands: Ecology and conservation.* Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Fudickar, A.M., Schmidt, A., Hau, M., Quetting M. & Partecke, J. (2013). Female-biased obligate strategies in a partially migratory population. J. Anim. Ecol., 82: 863–871.

Gauthreaux, S.A. Jr. (1978). The ecological significance of behavioral dominance. In P.P.G Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology* (pp.17–54). New York, NY: Plenum Press.

Gauthreaux, S.A. Jr. (1982). The ecology and evolution of avian migration systems. In D.S. Farner *et al.* (Eds.), *Avian Biology* (pp. 93–168). New York, NY: New York Academic Press.

Gelbraith, H., Jones, R., Park, R., Clough, J., Herrod-Julius, S, Harrington, B. & Page, G. (2002). Global climate change and sea level rise: potential losses of intertidal habitat for shorebirds. Waterbirds, 25: 173–183.

Germain, M., Pärt, T., Gustafsson, L. & Doligez, B. (2017). Natal dispersers pay a lifetime cost to increased reproductive effort in a wild bird population. Proc. R. Soc. B, 284: 2016–2445.

Gibson, F. (1971). The breeding biology of the American avocet (*Recurvirostra americana*) in central Oregon. Condor, 73: 444–454.

GIEC (2014). *Changements climatiques: Rapport de synthèse*. Contributions des groupes de travail I, II, III au cinquième Rapport d'évaluation du groupe d'experts intergouvernementaux sur l'évolution du climat. Genève, CH.

Gillis, E.A., Green, D.J., Middleton, H.A. & Morrissey, C.A. (2008). Life history correlates of alternative migratory strategies in American dippers. Ecology, 89: 1687–1695.

Girard, O. & Yésou, P. (1991). Développement spatial d'une colonie d'avocettes (*Recurvirostra avosetta*). Gibier Faune Sauvage, 8: 31–42.

Godet, L. & Luczak, C. (2012). Changement climatique et limicoles en hiver. In P. Triplet (Ed.), *Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières* (pp.687–704). Syndicat Mixte Baie de Somme, Forum des Marais Atlantiques.

Goeldner-Gianella, L. (2007). Dépoldériser en Europe occidental. Les Annales de Géographie, 656 : 339–360.

Goss-Custard, J.D. & Moser, M.E. (1988). Rates of changes in the numbers of dunlin, Calidris alpine, wintering in British estuaries in relation to the spread of *Spartina anglica*. J. Appl. Ecol., 25: 95–109.

Goss-Custard, J.D. *et al.* (1995). Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird. I. Estimating model parameters. J. Appl. Ecol., 32: 320–336.

Grabowska-Zhang, A.M., Sheldon, B.C. & Hinde, C.A. (2012). Long-term familiarity promotes joining in neighbour nest defence. Biol. Lett., 8: 544–546.

Greenberg, R. & Marra, P.P. (2005). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration.* Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Greenwood, P.J., Harvey, P.H. & Perrins, C.M. (1979). The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. J. Anim. Ecol., 48: 123–142.

Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav., 28: 1140–1162.

Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 13: 1–21.

Griesser, M., Schneider, N.A., Collis, M.A., Overs, A., Guppy, M., Guppy, S., Takeuchi, N., Collins, P., Peters, A. & Hall, M.L. (2012). Causes of ring-related leg injuries in birds – Evidence and recommendations from four field studies. PLoS One, 7: e51891.

Grosbois, V., Reboulet, A.M., Prévot-Julliard, A.C., Bottin, L. & Lebreton, J.D. (2003). Dispersion et recrutement chez la mouette rieuse *Larus ridibundus*. Alauda, 71: 139–144.

Gunnarsson, T.G., Gill, J.A., Newton, J., Potts, P.M. & Sutherland W.J. (2005). Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. Proc. R. Soc. B., 272: 2319–2323.

Hahn, S., Amrhein, V., Zehtindijev, P. & Liechti, F. (2013). Strong migratory connectivity and seasonally shifting isotopic niches in geographically separated populations of long-distance migrating songbird. Oecologia, 173: 1217–1225.

Hannam, K.M., Oring, L.W. & Herzog, M.P. (2003). Impacts of Salinity on Growth and Behavior of American Avocet Chicks. Waterbirds, 26, 119–125.

Hansson, B., Bensch, S. & Hasselquist, D. (2003). Heritability of dispersal in the great reed warbler. Ecol. Lett., 6: 290–294.

Harrison, X.A., Blount, J.D., Inger, R., Norris, D.R. & Bearhop, S. (2010). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. J. Anim. Ecol., 80: 4–18.

Harvey, P.H., Greenwood, P.J. & Perrins, C.M. (1979). Breeding area fidelity of great tits (*Parus major*). J. Anim. Ecol., 48: 305–313.

Hegemann, A., Marra, P.P. & Tieleman, B.I. (2015). Causes and consequences of partial migration in a passerine bird. Am. Nat., 186: 531–546.

Hostetler, J.A., Sillett, T.S. & Marra, P.P. (2015). Full-annual-cycle population models for migratory birds. The Auk. 132: 433–449.

Hötker, H. (1998). Choice of winter quarters in avocets (Recurvirostra avosetta). Biol. Conserv. Fauna, 102: 118–122.

Hötker, H. (2000). Conspecific nest parasitism in the pied avocet *Recurvirostra avosetta*. Ibis, 142: 280–288.

Hötker, H. (2002). Arrival of pied avocets *Recurvirostra avosetta* at the breeding site: effects of winter quarters and consequences for reproductive success. Ardea, 90: 379–387.

Hötker, H. & West, R. (2006). Population size, population development and habitat use of avocets Recurvirostra avosetta in Western Europe at the end of the 20th century. In G.C. Boere *et al.* (Eds.), *Waterbirds around the world* (pp. 729–730). Edinburgh, U.K.

Hötker, H. & Dodman, T. (2009). Pied avocet Recurvirostra avosetta. In S. Delany *et al.* (Eds.), *An atlas of wader populations in Africa and western Eurasia* (pp. 63–71). Wageningen, NL: Wetlands International and International Wader Study Group.

Huyvaert, K.P. & Anderson, D.J. (2004). Limited dispersal by Nazca boobies Sulagranti. J. Avian Biol., 35: 46–53.

IPCC (2001). *Climate change 2001: the scientific basis. Contributions of working group I to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

IPCC (2013). *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Isbell, L.A., Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1990). Costsand benefits of home range shifts among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in Amboseli National Park, Kenya. Behav. Ecol. Sociobiol., 27: 351–358.

Iverson, S.A. & Esler, D. (2006). Site fidelity and the demographic implication of winter movements by a migratory bird, the harlequin duck *Histrionicus histrionicus*. J. Avian Biol., 37: 219–228.

Jackson, D.B. (1994). Breeding dispersal and site-fidelity in three monogamous wader species in the western isles, U.K. Ibis, 136: 463–473.

Jacquot, J.J. & Solomon, N.G. (1997). Effects of site familiarity on movement patterns of male prairie voles *Microtus ochrogaster*. Am. Midl. Nat., 138: 414–417.

Jodice, P.G.R., Ronconi, R.A., Rupp, E., Wallace, G.E. & Satgé, Y. (2015). First satellite tracks of the endangered black-capped petrel. Endanger. Species Res., 29: 23–33.

Julliard, R. (2014). Vigie nature, un réseau de citoyens qui fait avancer la science. GREP, 223: 53–60.

Kaitala, A., Kaitala, V. & Lundberg, P. (1993). A theory of partial migration. Am. Nat., 142: 59–81.

Kati, V., Hovardas, T., Dieterich, M., Ibisch, P.L., Mihok, B. & Selva, N. (2014). The challenge of implementing the European network of protected areas Natura 2000. Conserv. Biol., 29: 260–270.

Kennish, M.J. (2002). Environmental threats and environmental future of estuaries. Environ. Conserv., 29: 78–107.

Ketterson, E.D. & Nolan, V. Jr. (1976). Geographic variation and its climatic correlates in the sex ratio of eastern-wintering darkeyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). Ecology, 57: 679–693.

Ketterson, E.D. & Nolan, V. Jr. (1982). The role of migration and winter mortality in the life history of temperate-zone migrant, the dark-eyed junco, as determined from demographic analyses of winter populations. Auk, 99: 243–259.

Ketterson, E.D. & Nolan, V. Jr. (1983). The evolution of differential bird migration. In R.F. Johnston (Ed.), Curr. Ornithol.: 357–402. Plenum Press.

King, J.M.B. & Hutchinson, J.M.C. (2001). Site fidelity and recurrence of some migrant bird species in the Gambia. Ringing Migr., 20: 292–302.

Knick, S.T., Leu, M., Rotenberry, J.T., Hanser, S.E. & Fesenmyer, K.A. (2014). Diffuse migratory connectivity in two species of shrubland birds: evidence from stable isotopes. Oecologia, 174: 595–608.

Kokko, H., Harris, M.P. & Wanless, S. (2004). Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot Uria aalge. J. Anim. Ecol., 73: 367–376.

Koronkiewicz, T.J., Paxton, E.H. & Sogge M.K. (2005). A technique to produce aluminum color bands for avian research. J. Field Ornithol., 76: 94–97.

Kushlan, J.A. & Hafner, H. (2000). *Heron conservation*. London, U.K.: London Academic Press.

Lack, D. (1943). The problem of partial migration. Br. Birds, 37: 122–130.

Lande, R., & Barrowclough, G.F. (1987). Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In M.E. Soulé (Ed.), *Viable populations for conservation* (pp. 87–123). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Lang, J.T. (1982). The European Community directive on bird conservation. Biol. Conserv., 22: 11–25.

Lauro, B. & Burger, J. (1989). Nest-site selection of American oystercatchers (*Haemantopus palliates*) in salt marshes. Auk, 106: 185–192.

Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert J. & Anderson, D.R. (1992). Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. Ecol. Monograph, 62: 67–118.

Lebreton, J.D. (2001). The use of bird rings in the study of survival. Ardea, 89: 85–100.

Lescroël, A., Dugger, K.M., Ballard, G. & Ainley, D.G. (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a longlived seabird. J. Anim. Ecol., 78: 798–806.

Lindberg, M.S., Ward, D.H., Tibbitts, T.L. & Roser, J. (2007). Winter movement dynamics of black brant. J. Wildl Manage., 71: 534–540.

Lok, T., Overdijk, O., Tinbergen, J.M. & Piersma, T. (2011). The paradox of spoonbill migration: most birds travel to where survival rates are lowest. Anim. Behav., 82: 837–844.

Lok, T. (2013). *Spoonbills as a model system: a demographic cost-benefit analysis of differential migration*. University of Groningen, The Netherlands (Thèse).

Lok, T., Overdijk, O. & Piersma, T. (2015). The cost of migration: spoonbills suffer higher mortality during trans-Saharan spring migrations only. Biol. Lett., 11: 20140944.

Lourenço, P.M., Alves, J.A., Reneerkens, J., Jelle Loonstra, A.H., Potts, P.M., Granadeiro, J.P. & Catry, T. (2016). Influence of age and sex on winter site fidelity of *sanderlings Calidris alba*. PeerJ, 4: e2517.

Lundberg, P. (1985). Dominance behaviour, body weight and fat variations, and partial migration in European blackbirds *Turdus merula*. Behav. Ecol. Sociobiol., 17: 185–189.

Lundberg, P. (1987). Partial bird migration and evolutionary stable strategies. J. Theor. Biol. 125: 351–360.

Lundberg, P. (1988). The evolution of partial migration in birds. Trends Ecol. Evol., 3: 172–175.

Ma, Z., Li, B., Jing, K., Tang, S. & Chen, J. (2004). Are artificial wetlands good alternatives to natural wetlands for waterbirds? A case study on Chongming Island, China. Biodivers. Conserv., 13: 333–350.

Ma, Z., Cai, Y. & Chen, J. (2010). Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. Wetlands, 30: 15–27.

Macdonald, C.A., Fraser, K.C., Gilchrist, H.G., Kyser, T.K., Fox, J.W. & Love, O.P. (2012). Strong migratory connectivity in a declining Arctic passerine. Animal Migration, 1: 23–30.

Mahéo, R., Le Drean-Quenec'Hdu, S. & Triplet, P. (2007). L'avocette élégante *Recurvirostra avosetta* hivernant en France (Littoral Manche-Atlantique), 1977-2005. Alauda, 75: 38–48.

Marchi, C., Sans, I.F., Blot, E., Hansen, J., Walsh, A.J., Frederiksen, M. & Fox, A.D. (2010). Between-winter emigration rates are linked to reproductive output in greenland white-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris*. Ibis, 152: 410–513.

Marques, P.A.M., Sowter, D. & Jorge P.E. (2010). Gulls can change their migratory behavior during lifetime. Oikos, 119: 946–951.

Marzluff, J.M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. In J.M. Marzluff *et al.* (Eds.), *Avian ecology and conservation in an urbanizing world* (pp. 19–47). New York, NY: Springer.

Massot, M., Clobert, J. & Ferriere, R. (2008). Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. Glob. Change Biol., 14: 461–469.

McCrea, R.S. & Morgan, B.J.T. (2014). *Analysis of capture-recapture data*. New York, NY: CRC Press.

McKinnon, E.A., Fraser, K.C. & Stutchbury, B.J.M. (2013). New discoveries in landbird migration using geolocators, and a flight plan for the future. Auk, 130: 211–222.

McNeil, R. (1982). Winter resident repeats and returns of Austral and Boreal migrant birds banded in Venezuela. J. Field Ornithol., 53: 125–132.

Merilä, P.P. & Svensson E. (1997). Are fat reserves in migratory birds affected by condition inearly life? J. Avian Biol., 28: 279–286.

Miller-Rushing, A.J., Primack, R.B. & Stymeist, R. (2008). Interpreting variation in bird migration times as observed by volunteers. Auk, 125: 565–573.

Møller, A.P. (1994). Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. Behav. Ecol. Sociobiol., 35: 115–122.

Møller, A.P., Flensted-Jensen, E. & Mardal, W. (2006). Dispersal and climate change: a case study of the Arctic tern *Sterna paradisaea*. Glob. Change Biol., 12: 2005–2013.

Moreira, F. (1995a). The winter feeding ecology of avocets Recurvirostra avosetta on intertidal areas. I. Feeding strategies. Ibis, 137: 99–108.

Moreira, F. (1995b). The winter feeding ecology of Avocets *Recurvirostra avosetta* on intertidal areas. II. Diet and feeding mechanisms. Ibis, 137: 99–108.

Mueller, J.C., Pulido, F. & Kempenaers, B. (2011). Identification of a gene associated with avian migratory behaviour. Proc. R. Soc. B, 278: 2848–2856.

Murphy, S.P., Virzi, T. & Sanders, F. (2017). Exploring differences in adult survival and site fidelity of migratory and non-migratory American Oystercather (*Haematopus palliatus*) populations. Waterbirds, 40: 32–43.

Myers, J.P. (1981). A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. Can. J. Zool., 59: 1527–1534.

Nathan, R. (2008). An emerging movement ecology paradigm. PNAS, 105: 19050–19051.

Newton, I. & Marquiss, M. (1982). Fidelity to breeding area and mate in sparrowhawks *Accipiter nisus*. J. Anim. Ecol., 51: 327–341.

Newton, I. (2006). Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? J. Ornithol., 147: 146–166.

Newton, I. (2008). *The migration ecology of birds*. London, U.K.: London Academic Press.

Nilsson, A.L.K., Nilsson J.Å. & Mettke-Hofmann, C. (2016). Energy reserves, information need and a pinch of personality determine decision-making on route in partially migratory blue tits. PLoS One, 11: e0163213.

Norris, D.R., Marra, P.P., Kyser, T.K., Sherry, T.W & Ratcliffe, L.M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. Proc. R. Soc. Lond. B, 271: 59–64.

Norris, D.R. (2005). Carry-over effects and habitat quality in migratory animals. Oikos, 109: 178–186.

Norris, D.R. & Marra, P.P. (2007). Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. Condor, 109: 535–547.

Northrup, J.M., Rivers, J.W., Nelson, S.K., Roby, D.D. & Betts, M.G. (2018). Assessing the utility of satellite transmitters for identifying nest locations and foraging behaviour of the threatened marbled murrelet *Brachyramphus marmoratus*. Mar. Ornithol., 46: 47–55.

Nottebohm, F. (1972). The origins of vocal learning. Am. Nat., 106: 116–140.

O'Neal, B.J., Heske, E.J. & Stafford, J.D. (2008). Waterbird response to wetlands restored through the conservation reserve enhancement program. J. Wildl. Manag., 72: 654–664.

Oppel, S. & Powell, A.N. (2008). Assigning king eiders to wintering regions in the Bering Sea using stable isotopes of feathers and claws. Mar. Ecol. Prog. Ser., 373: 149–156.

Ortego J., Calabuig G., Aparicio J.M. & Cordero P.J. (2008). Genetic consequences of natal dispersal in the colonial lesser kestrel. Mol. Ecol., 17: 2051–2059.

Osborne, P. & Osborne, L. (1980). The contribution of nest site characteristics to breeding success among blackbirds (*Turdus merula*). Ibis, 122: 512–517.

Ostermann, O.P. (1998). The need for management of nature conservation sites designated under Natura 2000. J. Appl. Ecol., 35: 968–973.

Ouwehand, J., Ahola, M.P., Ausems, A.N.M.A., Bridge, E.S., Burgess, M., Hahn, S., Hewson, C.M., Klaassen, R.H.G., Laaksonen, T., Lampe, H.M., Velmala, W. & Both, C. (2015). Light-level geolocators reveal migratory connectivity in European populations of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. J. Avian Biol., 47: 69–83.

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature, 421: 37–42.

Pasinelli, G., Schiegg, K. & Walters, J.R. (2004). Genetic and environmental influenced on natal dispersal distance in a resident bird species. Am. Nat., 164: 660–669.

Payne, R.B. & Payne, L.L. (1993). Breeding dispersal in indigo buntings: circumstances and consequences for breeding success and population structure. Condor, 95: 1–24.

Peach, W., Baillie, S. & Underhill, L. (1991). Survival of British sedge warblers Acrocephalus schoenobaenus in relation to west African rainfall. Ibis, 133: 300–305.

Pearce, J.M. & Petersen, M.R. (2009). Postfledging movements of juvenile common mergansers (*Mergus merganser*) in Alaska as inferred by satellite telemetry. Waterbirds, 32: 133–137.

Pearce, J.W. & Green R.E. (2014). *Birds and climate change: impacts and conservation responses*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Pellissier, V., Touroult, J., Julliard, R., Siblet, J.P. & Jiguet, F. (2013). Assessing the Natura 2000 network with a common breeding birds survey. Anim. Conserv., 16: 566–574.

Pérez-Tris, J. & Tellería, J.L. (2002). Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. J. Anim. Ecol., 71: 211–224.

Péron, G., Lebreton, J.D. & Crochet P.A. (2010). Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. J. Anim. Ecol., 79: 317–326.

Phillips, R.A., Silk, J.R.D., Croxall, J.P., Afanasyev, V. & Bennett, V.J. (2005). Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. Ecology, 86: 2386–2396.

Pierce, R.J. (1989). Breeding and social patterns of banded dotterels (*Charadrius bicinctus*) at Cass river. Notornis 36: 13–23.

Piersma, T. & Baker, A.J. (2000). Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. In L.M. Gosling & W.J. Sutherland (Eds.), *Behaviour and conservation* (pp. 105–124). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Piersma, T. & Lindström, Ä. (2004). Migrating shorebirds as integrative sentinels of global environmental change. Ibis, 146: 61–69.

Pinton, F., Alphandéry, P., Billaud, J.P., Deverre, C., Fortier, A., Géniaux, G. & Lefebvre, C. (2006). *La construction du réseau Natura 2000 en France : une politique européenne de conservation de la biodiversité à l'épreuve du terrain*. La documentation française.

Pounds, J.A., Fogden, M.L.P. & Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature, 398: 611–615.

Pradel, R., Johnson, A.R., Nager, R., Viallefont, A. & Cezilly, F. (1997). Local recruitment in the greater flamingo: a new approach using capture-mark recapture data. Ecology, 78: 1431–1445.

Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.D. (2005). Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. Anim. Biodiv. Conserv., 28: 189–204.

Preus, N.O. (2001). Hans Christian Cornelius Mortensen: aspects of his life and of the history of bird ringing. Ardea, 89: 1–6.

Princée, F.P.G. (2016). *Exploring studbooks for wildlife management and conservation*. Cham, CH: Springer.

Pulido, F. (2011). Evolutionary genetics of partial migration – the threshold model of migration revis(it)ed. Oikos., 120: 1776–1783.

QGIS Development Team (2018). QGIS Geographic Information System, v. 2.18.16. OpenSource Geospatial Foundation. http://www.qgis.org/

R Development Core Team. (2016). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, v. 3.3.1. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

R Development Core Team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, v. 3.4.1. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Rappole, J.H. (1995). *The ecology of migrant birds: a neotropical perspective*. Washington, WA: Smithsonian Institution Press.

Rappole, J.H. & Jones, P. (2002). Evolution of old and new world migration systems. Ardea, 90: 525–537.

Reed, J.M. & Oring, L.W. (1993). Banding is infrequently associated with foot loss in spotted sandpipers. J. Field Ornithol., 64: 145–148.

Regehr, H.M. (2003). Survival and movement of postfledging juvenile harlequin ducks. Wilson J. Ornithol., 115: 423–430.

Reid, J.M., Bignal, E.M., Bignal, S., McCracken, D.I. & Monaghan, P. (2003) Environmental variability, life-history covariation and cohort effects in the red-billed chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). J. Anim. Ecol., 72: 36–46.

Reudink, M.W., Marra, P.P., Kyser, T.K., Boag, P.T., Langin, K.M. & Ratcliffe, L.M. (2009). Non-breeding season events influence sexual selection in a long-distance migratory bird. Proc. R. Soc. B, 276: 1619–1626.

Robertson, G.J. & Cooke, F. (1999). Winter philopatry in migratory waterfowl. Auk, 116: 20–34.

Robinson, J.A. & Oring, L.W. (1997). Natal and breeding dispersal in American avocets. Auk, 114: 416–430.

Robinson, R.A. *et al.* (2009). Travelling through a warming world: climate change and migratory species. Endang. Species. Res. 7: 87–99.

Robinson, W.D., Bowlin, M.S., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Thorup, K., Diehl, R.H., Kunz, T.H., Mabey, S. & Winkler, D.W. (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. Front. Ecol. Environ., 8: 354–361.

Rockwell, S.M., Wunderle, J.M., Sillett, T.S., Bocetti, C.I., Ewert, D.N., Currie, D. White, J.D. & Marra, P.P. (2017). Seasonal survival estimation for a long-distance migratory bird and the influence of winter precipitation. Oecologia. 183: 715–726.

Rockwood, L.L. (2006). *Introduction to population ecology*. Carlton, AU: Blackwell publishing.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature, 421: 57–60.

Rotics, S., Kaatz, M., Turjeman, S., Zurell, D., Wikelski, M., Sapir, N., Eggers U., Fiedler, W., Jeltsch, F. & Nathan, R. (2018). Early arrival at breeding grounds: causes, costs and a trade-off with overwintering latitude. J. Anim. Ecol., in press.

Royle, J.A., Chandler, R.B, Sollmann, R. & Gardner, B. (2014). *Spatial capture-recapture*. Waltham, MA: Academic press.

Ruhlen, T.D., Abbott, S., Stenzel, L.E. & Page, G.W. (2003). Evidence that human disturbance reduces snowy plover chick survival. J. Field Ornithol., 74: 300–304.

Sæther, B.E. & Bakke, O. (2000a). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. Ecology, 81: 642–653.

Sæther, B.E., Tuffo, J., Engen, S., Jerstad, K, Rostad, O.W. & Skatan, J.E. (2000b). Population dynamical consequences of climate change for small temperate songbird. Science, 287: 854–856.

Safriel, U.N. (1995). The evolution of palearctic migration–the case for southern ancestry. Israel J. Zool., 3: 417–431.

Saino, N., Szép, T., Ambrosini, R., Romano, M. & Møller, A.P. (2004). Ecological conditions during winter affect sexual selection and breeding in a migratory bird. Pros. R. Soc. B, 271: 681–686.

Salewski, V. & Bruderer, B. (2007). The evolution of bird migration – a synthesis. Naturwissenschaften, 94: 268–279.

Salvig, J.C. (1995). Migratory movements and mortality of Danish avocets Recurvirostra avosetta. Ringing Migr., 16: 79–90.

Salzert, W. & Schelshorn, D. (1979). Maintaining and breeding avocets at the Rheine Zoo. …

Sandercock, B.K. (2006). Estimation of demographic parameters from live-encounter data: a summary review. J. Wildl. Manag., 40: 1504–1520.

Sanz-Aguilar, A., Béchet, A., Germain, C., Johnson, A.R. & Pradel, R. (2012). To leave or not to leave: survival trade-offs between different migratory strategies in the greater flamingo. J. Anim. Ecol., 81: 1171–1182.

Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. Conserv. Biol., 5: 18–32.

Schaub, M., Kania, W. & Köppen, U. (2005). Variation in primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks Ciconia ciconia. J. Anim. Ecol., 74: 656–666.

Schaub, M. & Abadi F. (2011). Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. J. Ornithol., 152: 227–237.

Schwabl, H. & Silverin, B. (1990). Control of partial migration and autumnal behaviour. In E. Gwinner (Ed.), *Bird migration: physiology and ecophysiology* (pp. 144–155). New York, NY: Springer-Verlag.

Schwabl, H & Kriner, E. (1991). Territorial aggression and song of male European robins (*Erithacus rubecula*) in autumn and spring: effects of antiandrogen treatment. Horm. Behav., 25: 180–194.

Schwabl, H. (1992). Winter and breeding territorial behaviour and levels of reproductive hormones of migratory European robins. J. Avian Biol., 23: 271–276.

Schwarz, C.J., Schweigert, J.F. & Arnason, A.N. (1993). Estimating migration rates using tag-recover ydata. Biometrics, 49: 177–193.

Sedinger, J.S., Ward, D.H., Schamber, J.L., Butler, W.I., Eldridge, W.D., Conant, B., Voelzer, J.F., Chelgren, N.D. & Herzog M.P. (2006). Effects of el Niňo on distribution and reproductive performance of black brant. Ecology, 87: 151–159.

Serrano, D., Tella, J.L., Donazar, J.A. & Pomarol, M. (2003). Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. Ecology, 84: 3044–3054.

Serrano, D. & Tella, J.L. (2003). Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. J. Animal Ecol., 72: 400–410.

Sharp, S.P. (2009). Bird ringing as a tool for behavioural studies, Ringing Migr., 24: 213–219.

Shealer, D.A., Buzzell, J.M. & Heiar, J.P. (2006). Effect of floating nest platforms on the breeding performance of black terns. J. Field Ornithol., 77: 184–194.

Shields, W.M. (1982). *Philopatry, inbreeding and the evolution of sex*. New York, NY: New York University Press.

Shillinger, G.L., Bailey, H., Bograd, S.J., Hazen, E.L., Hamann, M., Gaspar, P., Godley, B.J., Wilson, R.P. & Spotila, J.R. (2012). Tagging through the stages: technical and ecological challenges in observing life histories through biologging. Mar. Ecol. Proc. Ser., 457: 170.

Smith, H. G. & Nilsson, J.Å. (1987). Intraspecific variation in migratory pattern of a partial migrant, the blue tit (*Parus caeruleus*): an evaluation of different hypotheses. Auk, 104: 109–115.

Smith, A.T. & Peacock, M.M. (1990). Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. Conserv. Biol., 4: 320–323.

Smith, R.J. & Moore, F.R. (2005). Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. Behav. Ecol. Sociobiol, 57: 231–239.

Stutchbury, B.J. (1994). Competition for winter territories in a neotropical migrant: the role of age, sex and color. Auk, 111: 63–69.

Sueur, F. (1985). Note complémentaire sur l'utilisation de l'espace chez l'avocette *Recurvirostra avosetta*. Rev. Ecol., 40: 119–121.

Sueur, F., Triplet, P. & Carruette, P. (2007). Trente ans de reproduction de l'avocette élégante *Recurvirostra avosetta* dans le parc du Marquenterre (réserve naturelle de baie de Somme – France). Alauda, 75: 38–63.

Switzer, P.V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. Evol. Ecol., 7: 533–555.

Switzer, P.V. (1997). Past reproductive success affects future habitat selection. Behav. Ecol. Sociobiol., 40: 307–312.

Taft, O.W., Colwell, M.A., Isola, C.R. & Safran, R.J. (2002). Waterbird responses to experimental drawdown: implications for multispecies management of wetland mosaics. J. Appl. Ecol., 39: 987–1001.

Temple, H.J., Hoffman, J.I. & Amos, W. (2006). Dispersal, philopatry and intergroup relatedness: fine-scale genetic structure in the white-breasted thrasher, *Ramphocinclus brachyurus*. Mol. Ecol., 15, 3449–3458.

Tenan, S., Fasola, M., Volponi, S. & Tavecchia, G. (2017). Conspecific and not performance-based attraction on immigrants drives colony growth in a waterbird. J. Anim. Ecol., 86: 1074–1081.

Thomas, C.D. *et al.* (2004). Extinction risk from climate change. Nature, 427: 145–148.

Thorup, K., Korner-Nievergelt, F., Cohen, E.B. & Baillie, S.R. (2014). Large-scale spatial analysis of ringing and re-encounter data to infer movement patterns: a review including methodological perspectives. Methods Ecol. Evol., 5: 1337–1350.

Thorup, O. & Bregnballe, T. (2015). Pied avocet conservation in Denmark – breeding conditions and proposed conservation measures. Dansk Orn. Foren. Tidsskr., 109: 134–144.

Touzalin, F. (2017). *Evolutionary demography of a partial migrant shorebird species*. Université de Toulouse, France (Thèse).

Townshend, D.J. (1985). Decisions for a lifetime : establishment of spatial defence and movement patterns by juvenile grey plovers (*Pluvialis squatarola*). J. Animal. Ecol., 54: 267–274.

Trebilco, R., Gales, R., Baker, G.B., Terauds, A. & Sumner, M.D. (2008). At sea movement of Macquarie Island giant petrels: relationships with marine protected areas and regional fisheries management organisations. Biol. Cons., 141: 2942–2958.

Van de Kam, J., Ens, B., Piersma, T. & Zwarts, L. (2004). *Shorebirds: an illustrated behavioural ecology*. Utrecht, NL: KNNV Publishers.

Van der Jeugd, H.P., van der Veen, I.T. & Larsson, K. (2002). Kin clustering in barnacle geese: familiarity or phenotype matching? Behav. Ecol., 13: 786–790.

Van Noordwijk, A.J. & de Jong, G. (1986). Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. Am. Nat., 128: 137–142.

Vélez-Espino, L.A., McLaughlin, R.L. & Robillard, M. (2013). Ecological advantages of partial migration as conditional strategy. Theor. Popul. Biol., 85: 1–11.

Vindenes, Y, Engen, S. & Sæther, B. (2008). Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. Am. Nat., 171: 455–467.

Watier, J.M., & Fournier, O. (1980). Eléments de démographie de la population d'avocettes (*Recurvirostra avosetta*) de la côte atlantique française. L'oiseau et R.F.O., 3: 308–321.

Weber, L.M. & Haig, S.M. (1996). Shorebird use of south Carolina managed and natural coastal wetlands. J. Wildl. Manag., 60: 73–82.

Webster, M.S., Marra, P.P., Haig, S.M., Bensch, S. & Holmes, R.T. (2002). Links between worlds: unravelling migratory connectivity. Trends Ecol. Evol., 17: 76–83.

Webster, M.S. & Marra, P.P. (2005). The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions. In R. Greenberg & P. P. Marra (Eds.), *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration* (pp. 199–209). Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

West, R. (2005). Pied avocets wintering in Britain, 1947–2001. Wader Study Group Bull., 107: 54–56.

Wheelwright, N.T. & Mauck, R.A. (1998). Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of savannah sparrows. Ecology, 79: 755–767.

Wilcove, D. & Wikelski, M. (2008). Going, going, gone: is animal migration disappearing? PLoS Biol., 6: e188.

Wolters, M., Garbutt, A. & Bakker, J.P. (2005). Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. Biol. Conserv., 13: 249–268.

Yoder, J.M., Marschall, E.A. & Swanson, D.A. (2004). The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. Behav. Ecol., 15: 469–476.

Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Wright, J., Thorne, C.J.R. & Du Feu, R. (2006). Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds. Oikos, 112: 91–101.

Zink, R.M. (2011).The evolution of avian migration. Biol. J. Linn. Soc., 104: 237–250.

Zucca, M. (2010). *La migration des oiseaux*. Sud Ouest Editions.

Chapitre II

ARTICLE 1

Partial migration in inexperienced Pied avocets (*Recurvirostra avosetta*): distribution pattern and correlates

Chambon[1,*], R., Dugravot[1], S., Paillisson[2], J.M., Lemesle[3], J.C., Ysnel[1], F. & Gélinaud[4,5], G.

[1]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Rennes 1, Rennes, France.

[2]U.M.R. 6553 CNRS/Université de Rennes 1, Rennes, France.

[3]Réserve Naturelle de Lilleau des Niges, L.P.O., Les Portes-en-Ré, France.

[4]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France.

[5]Réserve Naturelle des Marais de Séné, Bretagne Vivante/S.E.P.N.B., Séné, France.

*E-mail : remi.chambon.1@gmail.com

Publié

JOURNAL OF AVIAN BIOLOGY

2018

(Volume 49 – Issue 6)

IF (2017): 2.488

Keywords:

Facultative partial migration, first-year birds, conditional strategy.

1. Abstract

Birds exhibit a range of wintering behaviour from strictly migrant to strictly resident species. In partially migrating ones, some birds overwinter within their breeding region (resident birds) while others, although breeding in the same area, winter far away (migrant birds). Accordingly, choosing a wintering region is a key stage in the annual life cycle of birds, notably for inexperienced first-year individuals. The present study aimed to investigate this issue, and more specifically to study the distribution pattern during winter and factors influencing the wintering behaviour of first-year Pied avocets, *Recurvirostra avosetta*. Based on a 10-year ringing study carried out on five of the major French breeding colonies distributed along the Atlantic coast, we showed the coexistence of different wintering tactics. The resident tactic was predominant (approximately 86% of the 575 birds re-sighted), while the other birds adopted migration. Among resident individuals, two different tactics occurred: 43% of birds overwintered within their natal colony, whereas the others wintered in another site located at relatively close proximity along the French Atlantic coast. Hatching date was a consistent predictor of all wintering tactics. More specifically, the probability of migrating was the highest for early-hatched birds, and for resident ones, the probability of wintering within their natal colony rather than in another French site was the highest for both median- and late-hatched individuals. In addition, a colony effect was demonstrated for resident birds. Several biological interpretations, including social system, variations in both individual body condition and habitat quality, were put forward to explain these correlates.

2. Introduction

Winter quarter selection is a major event in the annual life cycle of birds. Environmental conditions experienced within wintering grounds (*e.g.* habitat quality and predation risk) and travel costs (notably energetic expense) to reach distant sites are known to strongly impact individual fitness (*i.e.* survival and upcoming reproductive success, Marra *et al.* 1998, Alerstam *et al.* 2003, Norris *et al.* 2004, Lok *et al.* 2011, Alves *et al.* 2013) and ultimately, population dynamics (Adriaensen & Dhondt 1990, Norris & Marra 2007). Partial migration is a behavioural dimorphism commonly displayed by bird species (Lack 1943, Newton 2008, Dingle 2014). It implies that some individuals overwinter in their breeding region (called resident or sedentary birds) while others leave it to reach geographically disjunct and distant quarters during the winter (migrant birds).

Several hypotheses have been explored to explain this pattern, suggesting a continuum in the control of the migratory tendency from obligate to facultative partial migration among bird species (Lundberg 1988, Newton 2008, Chapman *et al.* 2011 for a recent review, Hegemann *et al.* 2015). In the case of obligate partial migration, individual differences in wintering behaviour are supported by genetic determinism and result in two different phenotypes (*i.e.* resident and migratory strategies) which are fixed over the lifetime of individuals (Biebach 1983, Lundberg 1987, Lundberg 1988, Berthold 2001). Alternatively, facultative partial migration is considered as a conditional strategy providing two ecophenotypes (*i.e.* resident and migratory tactics) which can alternate during the lifetime of individuals (Ketterson & Nolan 1983, Lundberg 1987, Lundberg 1988, Chapman *et al.* 2011, Alcock 2013). More precisely, any selected tactic is expected to mainly result from the combined influences of environmental conditions (*e.g.* density-dependence, climatic conditions, Newton 2008, Vélez-Espino *et al.* 2013) and individual differences in some traits for example body size/condition and dominance status (Ketterson & Nolan 1976, Gauthreaux 1982, Lundberg 1985, Pérez-Tris & Tellería 2002, Hegemann *et al.* 2015).

Overall, factors driving facultative partial migration are thought to vary according to species ecology (*e.g.* social system) and to the status of individuals (*e.g.* age/experience). For inexperienced birds, leaving breeding grounds or not when winter approaches, represents one of their first crucial decisions (Sanz-Aguilar *et al.* 2012), and hatching date and body condition

at fledging are two of the main determinants of the wintering behaviour. In the Blue tit, *Cyanistes caeruleus*, Smith & Nilsson (1987) showed that late-hatched males were more inclined to migrate than early-hatched ones. However, Adriaensen (1986) observed the opposite pattern in the European robin, *Erithacus rubecula*. Since many passerine species display a strong territorial behaviour throughout the annual cycle (*e.g.* Schwabl 1992, Stutchbury 1994, Cuadrado 1995), competition for food resources was assumed to be involved in both species (Schwabl & Silverin 1990). The basis of the difference reported here on the hatching date effect between these two species is probably linked to variations in their respective ecology and in the strength of agonistic interactions between individuals and age classes (Schwabl & Silverin 1990). Colwell *et al.* (2007) found that the probability of migration during the first winter in the Snowy plover, *Charadrius alexandrines nivosus*, a gregarious species, was higher for early-hatched birds. The authors suggested that this tendency was related to social determinants. In addition, Barbraud *et al.* (2003) highlighted that young Greater flamingos, *Phoenicopterus ruber,* in good condition at fledging had a higher probability of leaving their natal region during their first winter and travelled over long distances to reach a wintering area.

The Pied avocet, *Recurvirostra avosetta*, is a gregarious shorebird species (Recurvirostridae, Cramp & Simmons 1983), with a relatively wide range (from western Eurasia to Africa, Hötker & Dodman 2009). Birds of the western European breeding population mainly winter in a few typical coastal grounds (mostly inter-tidal mudflats and lagoons) distributed along the Atlantic coast of western Europe and also the western coast of north Africa (Hötker & Dodman 2009). However, different migratory tendencies occur among its constituent subpopulations. There is evidence of partial migration in the British subpopulation, although neither a quantitative assessment of the proportion of resident and migrant birds nor the associated factors determining wintering behaviour were provided (West 2005). Conversely, Danish and German subpopulations are strictly migrant (Salvig 1995, Hötker 1998, 2002). Furthermore, first-year individuals originating from the Wadden Sea were found wintering in different regions according to the severity of winter (Hötker 1998). The latter result clearly suggests that environmental conditions could affect wintering ground selection and probably, more generally, the choice of the migratory behaviour in this species.

Concerning the French Atlantic subpopulation, first-year Pied avocets are assumed to be partial migrants (Hötker & Dodman 2009) but this has previously never been documented. Here, we specifically addressed this issue using data from a 10-year ringing program carried out in five of the major French Atlantic breeding colonies. Our data provide a unique opportunity to examine wintering destinations on both large and fine spatial scales and to test for a facultative partial migration pattern. Our main objectives were thus twofold: *(i)* to analyse the distribution pattern of birds during their first winter – this notably consisted of quantifying the proportion of individuals adopting each wintering tactic and also testing for the occurrence of a spatial structure between the French natal colonies and the wintering grounds, and *(ii)* to explore the influence of factors that might account for the choice of a wintering tactic, including context-dependent and intrinsic variables.

3. Methods

3.1. Study sites and fieldwork

3.1.1. Breeding colonies

From 2006 to 2015, a joint ringing study was conducted within five major breeding colonies of Pied avocets located along the French Atlantic coast (**Fig. 1**): *(i)* the gulf of Morbihan (thereafter called Morbihan), *(ii)* the marshes of Mesquer (Mesquer), *(iii)* the marshes of Guérande (Guérande), *(iv)* the bay of Bourgneuf including the island of Noirmoutier (Bourgneuf), and *(v)* the island of Ré (Ré). Each colony included a wetland area composed of habitats actively used by Pied avocets during the breeding period – man-made habitats such as salt pans. Colonies were separated by unsuitable habitats and distances between them ranged from 12 to 207 km (orthodromic distances).

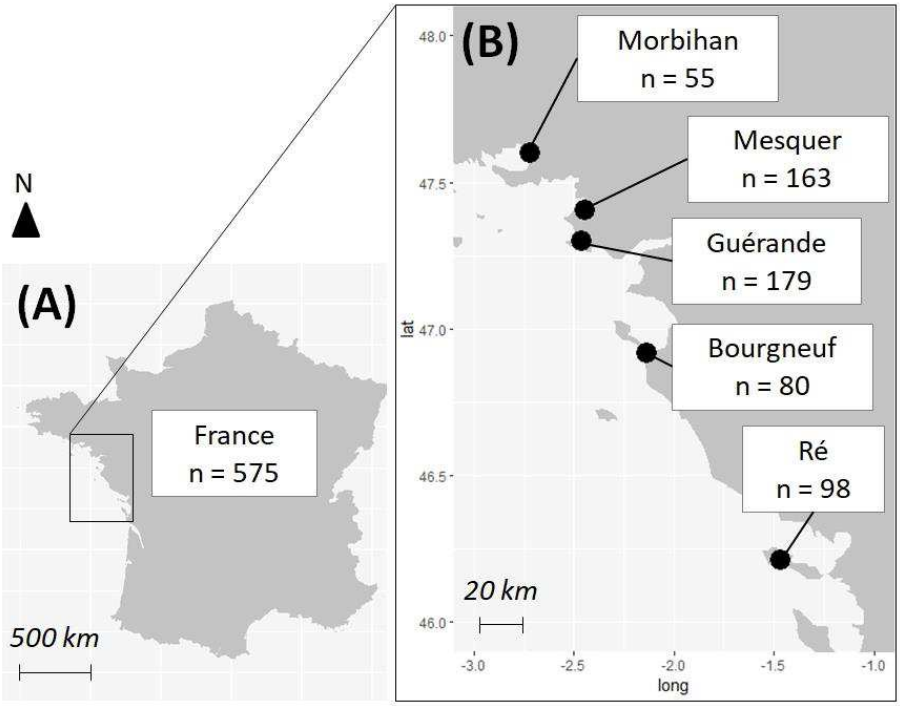


Figure 1. Geographical location of (A) the breeding region of the Pied avocet along the French Atlantic littoral, and (B) the five French colonies studied. Numbers of first-year birds considered in this study are reported for each colony.

3.1.2. Capture and ringing

Every year (except in 2007 and 2012, respectively for Bourgneuf and Morbihan), chicks were captured by hand at an estimated age of 20 to 30 days (*i.e.* just before fledging) between April and August. Once captured, each bird was ringed with a unique colour combination fixed onto the two tibiotarsi, plus a metal ring from the French Ringing Scheme (C.R.B.P.O.) on one of the tarsometatarsi. Chicks were then weighed, using a spring balance (in g, ± 0.1 g). Both the bill length (from the tip of the upper mandible to the base of the first feathers of the skull) and the tarsus length (from the notch of the intertarsal joint to the base of the 90° bent foot) were measured, using a Vernier calliper (in mm, ± 0.1 mm). The wing length (from the bend of the wing to the tip of the longest primary feather) was also taken, using a metallic stop ruler (in mm, ± 0.5 mm). Given the lack of sexual dimorphism, the gender of chicks could not be determined. Finally, spatial coordinates of the capture location of all ringed birds were recorded. For Morbihan, Mesquer and Guérande, ringed chicks represented more than 50% of the fledglings over the study period (we have no such estimates for the other two colonies).

3.1.3. Winter re-sightings

Thanks to a large network of professional and amateur ornithologists, French-ringed Pied avocets have been observed across the wintering range of the western European breeding population (Hötker & Dodman 2009). During winter, birds are mainly observed foraging in flocks on intertidal mudflats, coastal lagoons, salt pans and, to a lesser extent, in fishponds and shallow lakes, depending on the locations (Hötker & Dodman 2009). Concerning the French Atlantic coast, birds were observed in relatively few sites that are regularly used by the Pied avocet during winter. Nine of these sites usually support more than 90% of birds wintering in France (Mahéo *et al.* 2007). Among them are notably the five wetlands also used as breeding grounds (Morbihan, Mesquer, Guérande, Bourgneuf and Ré). Birds were also observed in northwest Europe, across the Iberian Peninsula and along the west coast of northern Africa. Since most of the French wintering sites are included in protected areas, birds were routinely observed by both the local staff of managers and our research team. Consequently, the re-sighting effort during winter was considered to be relatively more intensive in France when compared to the other regions, and was comparable between years. Also, fieldwork was very regular outside France, notably in the Iberian Peninsula where the

major wintering sites were visited for a period of several weeks every year. In Africa, the observation effort was much less intensive and less regular from year to year.

3.2. Data selection

We restricted investigations to the re-sightings collected during the first winter of ringed birds (from winter 2006/2007 up to winter 2015/2016). Since only three birds were recorded in Africa, re-sightings from this region were excluded from the dataset. Based on the distances recorded between capture and wintering locations, first-year individuals were categorized into three groups corresponding to three different wintering tactics: *(i)* birds wintering within their natal colony (called strictly resident birds), *(ii)* individuals wintering in a site located on the French Atlantic littoral, but not in their natal colony (called locally resident birds, orthodromic distance < 320 km), and *(iii)* birds observed farther away (called migrant birds, see **Appendix 1**, **Fig. A1**) either in the south of the Iberian Peninsula (> 1 030 km) or in northwest Europe – more exactly in the United-Kingdom, after crossing the British Channel (> 350 km) or along the North Sea coast (> 690 km). Distances travelled by migrant birds (orthodromic distances) were probably underestimated if one considers that individuals mainly follow the littoral for their journey. Additionally, natal and wintering grounds reached by migrant birds were separated by wide areas of unsuitable habitats. The first two categories (strictly and locally resident birds) have also been defined in this way elsewhere (see for instance Adriaensen & Dhondt 1990). Re-sightings of migrant Pied avocets occurred from 1st November to 31th March. Based on the range of migratory timing in our database (irrespective of bird age), individuals re-sighted in France from 20th December to 25th February were defined as resident birds with high certainty.

The dataset analyzed was composed of 575 first-year Pied avocets (*i.e.* 28.9% of the total number of chicks ringed from 2006 to 2015) observed during their first winter. The number of individuals originating from the five breeding colonies ranged from 55 to 179 (see details in **Fig. 1**). Based on survival probabilities calculated between the capture period and the beginning of the subsequent winter (unpublished data), we estimated that our sample size represented approximately 45% of ringed birds likely to be alive in their first winter. In cases of multiple re-sightings (55% of birds were observed from two to a maximum of 21 times during winter), one location was randomly selected to assign spatial coordinates to each

individual for spatial analyses. Each migrant bird was observed in a unique wintering region (*i.e.* there was no movement between northwest Europe and the Iberian Peninsula regions during a given winter). A small fraction of resident birds (5.3%) was observed in two different wintering sites. In this case, we selected the location whose re-sighting date was the closest to 15th January (the middle date of the wintering period). In the statistical analyses, no distinction was made between years (*i.e.* all years were pooled): it could have been appropriate to explore a year effect if for example, severe winter conditions had occurred during the study period, but that was not the case.

3.3. Statistical analyses

3.3.1. Distribution pattern of wintering birds

We firstly carried out a set of comparisons, using Binomial tests of equality: the proportions of migrant and resident birds (strictly and locally resident individuals pooled), the proportions of migrant birds according to their wintering region (northwest Europe or the Iberian Peninsula), and the proportions of strictly and locally resident birds.

Then, we explored whether a spatial structure occurred for different groups of birds, by looking for a preferential winter distribution with respect to their natal origin. For migrant birds, we investigated the relationship between their origin (five natal colonies) and their wintering regions (northwest Europe or the Iberian Peninsula) using a Fisher's exact test of independence. For locally resident birds, we used a Mantel test which is particularly relevant in the case of mapped point data as it occurred here. We followed the method used by Ambrosini *et al.* (2009) to study migratory connectivity. For this, two matrices of orthodromic distances were built: one composed of inter-individual distances calculated from the location of birds at the time of capture and a similar one based on wintering locations. A Mantel test (with 9 999 random permutations) was then performed; it consisted of regressing wintering distances against natal distances. When significantly positive, a correlation (Mantel coefficient: r_m ranging from -1 to +1) means that birds captured at close distances overwinter at close distances too. Additionally, we tested whether distances travelled by birds between their capture and wintering locations varied according to the natal colony, using a Mood test (a non-parametric median test) for the global test, and a Mood test with a false discovery rate correction for post-hoc pair-wise comparisons.

3.3.2. Correlates to wintering tactics

We investigated the influence of several variables on the probability of a bird (i) displaying migrant behaviour (migrant vs resident birds, thereafter called 'Migrant model'), or (ii) being strictly resident when wintering in France (strictly resident vs locally resident birds, thereafter called 'Strictly resident model'), using Generalized Linear Models (GLMs) with Binomial error family and logit link-function. In the 'Migrant model', we did not differentiate wintering regions (northwest Europe or the Iberian Peninsula). We explored the effects of two context-dependent and one intrinsic candidate explanatory variables. As context-dependent variables, we used natal colony (n = 5 colonies) and hatching date within season (n = 3 categories). Hatching date of chicks was derived from the estimation of chick age when captured using a reversed logistic growth regression (see **Appendix 2**, **Fig. A2**) applied to bill length (n = 557 individuals). Finally, estimated hatching dates were classified into three groups: early- (33.9% of the total number of chicks), median- (44.7%) and late-hatched (21.4%) birds (see **Appendix 2**, **Fig. A3**). This categorization was consistent according to years and colonies. The body condition of chicks at capture was the only intrinsic variable tested. For this, a Principal Component Analysis (PCA) was performed on body size variables (bill, wing and tarsus lengths). Then, a second step consisted of regressing body mass of chicks against individual component scores from the first axis of the multivariate analysis (as recommended by Schulte-Hostedde *et al.* 2005). The first axis explained 76.5% of the variance in chick body size. Lastly, residuals of the regression ($R^2 = 0.56$, 1 and 554 DF, $F = 696.7$, $p < 0.001$; estimated slope ± SE = 14.06 ± 0.53, $t = 26.4$, $p < 0.001$, estimated intercept = 190.08 ± 0.81, $t = 235.3$, $p < 0.001$, n = 556 chicks) were used as a body condition index of chicks at the time of capture (values ranging from -105.3 to 83.8). However, body condition index was dependent on both natal colony and hatching date (two permutation tests, see the Results for details) and was thus removed from the set of explanatory variables finally tested in the GLMs in order to minimize statistical biases in the variable selection process. Post-hoc permutation tests (using the false discovery rate method) allowed us to determine how the body condition index varied according to each level of both natal colony and hatching date variables (see the Results).

Because of a few missing values for the hatching date variable, the 'Migrant model' and 'Strictly resident model' were respectively performed on a total of 557 and 475 birds. For each GLM, the effect of natal colony and hatching date, and their interaction were tested. Tests of

Type II were carried out and non-significant terms were removed from each model. Based on the least squares means (LSMeans), we performed pair-wise post-hoc Tukey comparisons of significant variables in both models. The LSMeans were used to provide adjusted probabilities by taking the effect of each significant variable into account.

All statistical analyses were carried out using R version 3.3.1 (R Development Core Team 2016) and the 'ade4', 'car', 'lsmeans', 'mixtools', 'RVAideMemoire' and 'sp' libraries. The significance level was fixed at $\alpha = 0.05$.

4. Results

4.1. Distribution pattern of wintering birds

From a total of 575 Pied avocets re-sighted during their first winter, most of them were resident (85.6%) while the others (14.4%) were migrant (Binomial test of equality, $p < 0.001$). Migrant individuals wintered predominantly across the Iberian Peninsula (80.7%, Binomial test of equality, $p < 0.001$), and more precisely in southern Portugal and along the south-western coast of Spain (see **Appendix 1**, **Fig. A1**). The other migrant birds wintered across northwest Europe (19.3%), mainly along the English Channel in the south of the United Kingdom and to a minor extent in the Netherlands and Germany. Concerning resident birds, the proportion of individuals wintering in their natal site (43.1%) was significantly lower than that of locally resident birds (56.9%, Binomial test of equality, $p = 0.002$).

Natal colony did not influence the distribution of migrant birds between the two European regions reached (northwest Europe and the Iberian Peninsula, Fisher's exact test of independence, $p = 0.19$). Median travelled orthodromic distances (± MAD – Median Absolute Deviation) were 512.32 ± 125.12 km and 1102.07 ± 72.88 km for birds wintering in the northwest Europe and in the Iberian Peninsula, respectively. Resident birds were recorded in 11 distinct French sites (**Fig. 2**). At first sight, there was evidence for a preferential distribution of birds in the vicinity of their natal colony during winter (**Fig. 2**). In other words, most birds originating from a given colony were recorded during winter either in the same place or within nearby sites. Indeed, for locally resident birds, individuals captured at close distance to each other tended to winter at relatively short distance to each other (Mantel test, $r_m = 0.28$, $p < 0.001$). Additionally, locally resident birds were observed at a distance of 31.96 ± 25.42 km (median ± MAD, orthodromic) from capture locations (2.81 ± 2.25 km for strictly resident birds), with differences depending on the natal colony (Mood test, 4 DF, $\chi^2 = 82.91$, $p < 0.001$). More precisely, the median distance travelled by locally resident birds was higher (from post-hoc comparisons) for birds originating from Bourgneuf and Ré (74.86 ± 34.76 km and 103.09 ± 86.35 km, respectively) than for birds originating from Morbihan and Guérande (36.16 ± 14.86 km and 36.12 ± 13.18 km, respectively). The lowest median distance was found for birds originating from Mesquer (15 ± 6.53 km).

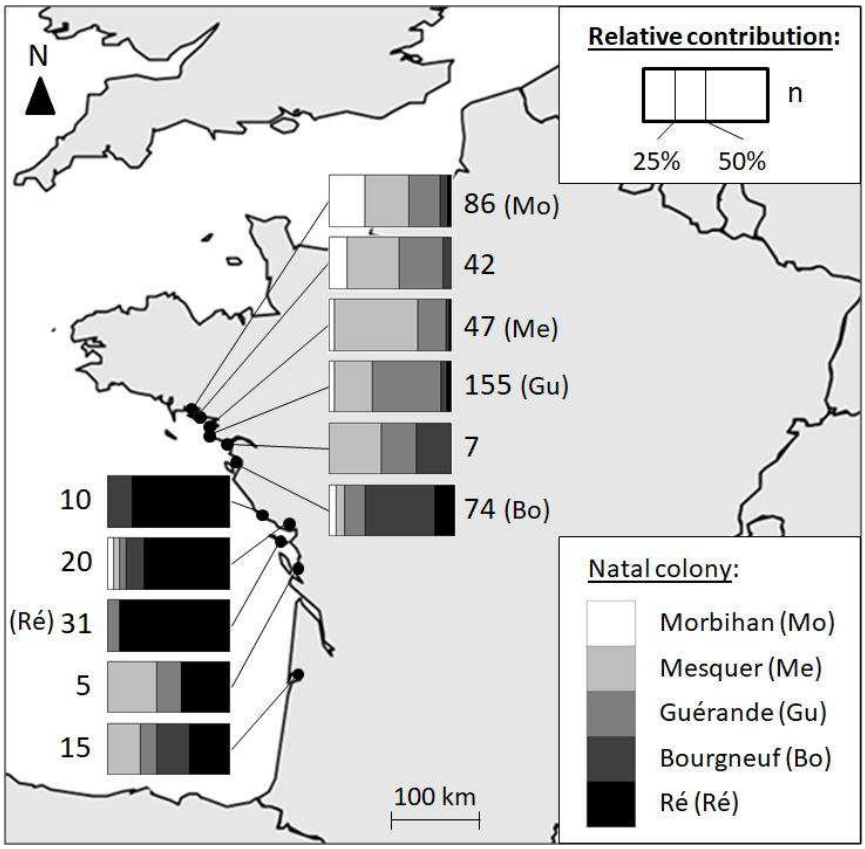


Figure 2. Distribution of resident Pied avocets (n = 492) among 11 wintering sites situated along the French Atlantic littoral (with decreasing latitudes: Morbihan, Vilaine-Pénerf, Mesquer, Guérande, Loire, Bourgneuf, Olonne, Aiguillon, Ré, Moëze-Oléron and Teich-Arcachon) according to their natal colony (shades from white to black). The numbers of birds re-sighted are reported for each wintering site.

4.2. Correlates to wintering tactics

For first-year Pied avocets, the probability of migrating rather than being resident ('Migrant model') was not influenced by the colony of origin, but it was significantly associated with hatching date. More specifically, the probability of migrating was higher for early-hatched birds (probability ± SE = 0.23 ± 0.03) than for median- and late-hatched birds (0.12 ± 0.02 and 0.08 ± 0.02, respectively, **Table 1** and **Fig. 3**). Among first-year birds wintering in France, the probability of being strictly resident rather than locally resident ('Strictly resident model', **Table 1** and **Fig. 4A**) was significantly lower for birds originating from Mesquer and Ré (0.22 ± 0.03 and 0.30 ± 0.06, respectively) than for birds originating from the other three colonies for which estimates were similar (ranging from 0.57 ± 0.04 to 0.62 ± 0.06). Furthermore, early-hatched birds exhibited a significantly lower probability (0.32 ± 0.04) than

median- and late-hatched individuals (0.45 ± 0.04 and 0.59 ± 0.05, respectively) of being strictly resident rather than locally resident (**Table 1** and **Fig. 4B**).

As already mentioned, body condition index was significantly influenced by natal colony (permutation test: n = 556, *F* = 26.69, DF = 4, p = 0.001): body condition index of birds hatched in Ré (mean ± SE = -16.93 ± 2.04) was significantly lower than for birds hatched among the four other colonies for which condition was statistically similar (mean values ranging from 0.20 ± 1.88 to 5.50 ± 1.32). Furthermore, analyses showed that body condition index varied significantly according to the hatching date of birds (permutation test: n = 555, *F* = 22.92, DF = 2, p = 0.001). The three two-by-two post-hoc tests were significant: body condition index was the highest for early-hatched birds (mean = 6.46 ± 1.24), the lowest for median-hatched individuals (mean = -5.11 ± 1.12), and intermediate for late-hatched ones (mean = 1.34 ± 1.77).

Table 1. Generalized Linear Models testing the simple and interaction effects of two explanatory variables on the probability of migrating for first-year Pied avocets (n = 557, 'Migrant model'), and being strictly resident when wintering in France (n = 475, 'Strictly resident model').

Effect	Migrant model			Strictly resident model		
	χ^2	DF	p	χ^2	DF	p
Natal colony	7.46	4	0.11	57.03	4	< 0.001
Hatching date	18.62	2	< 0.001	16.24	2	< 0.001
Interaction term	5.92	8	0.66	7.15	8	0.52

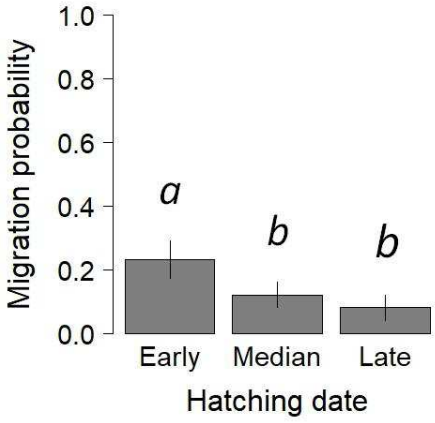


Figure 3. Probability of first-year Pied avocets migrating (n = 557) as a function of hatching date (expressed in three classes: early, median and late). Post-hoc significant differences were represented by different letters. Vertical lines represent 95% confidence intervals.

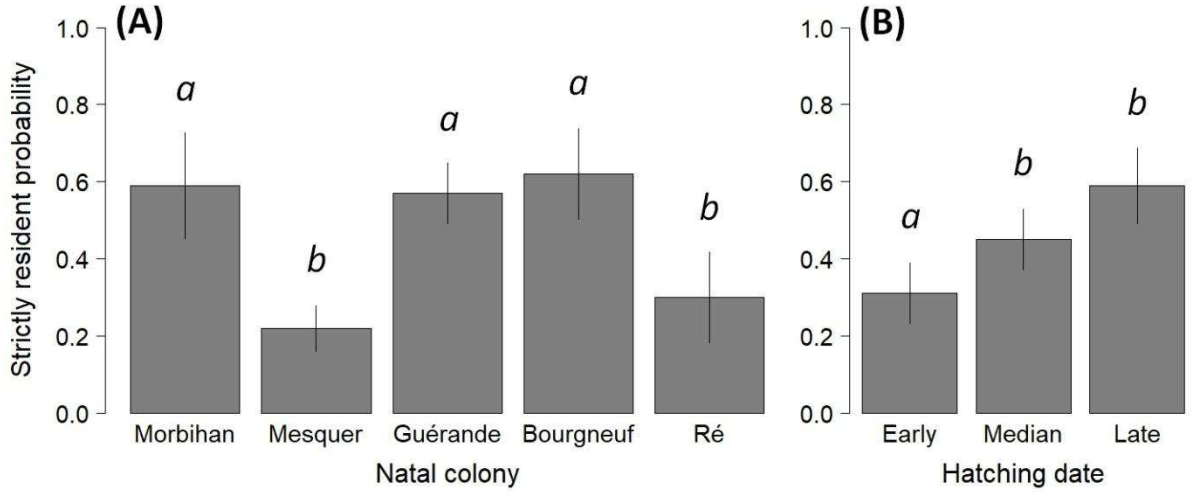


Figure 4. Probability of being strictly resident for first-year Pied avocets wintering in France (n = 475) as a function of (A) natal colony (five colonies), and (B) hatching date (expressed in three categories: early, median and late). Post-hoc significant differences were represented by different letters. Vertical lines represent 95% confidence intervals.

5. Discussion

The present study clearly demonstrates that first-year Pied avocets originating from the French Atlantic subpopulation display a partial migration pattern. More precisely, we showed that most of the birds were either strictly or locally resident, while only approximately 14% were migrant, mainly joining wintering grounds in the Iberian Peninsula or, to a lesser extent, in northwest Europe. To our knowledge, this is the first time that quantitative data has been provided on partial migration in a Pied avocet subpopulation of western Europe. Conversely, German and Danish Pied avocets were found to be strictly migrant (Salvig 1995, Hötker 1998, 2002). A possible explanation for this variation in the migratory tendency between Pied avocet subpopulations might arise from differences in weather conditions during winter. Indeed, severe winter conditions are known to trigger a decrease in habitat suitability (notably a decrease in food resources) and would promote migration in birds (Lundberg 1988, Newton 2008). Overall, weather conditions experienced in France during winter are less severe than in regions located at higher latitudes as in Germany and Denmark. In addition, since relatively clement winters were noted during the study period, this could explain why most of the French first-year Pied avocets stayed in France.

A second major result was that early-hatched Pied avocets had a higher probability of migrating (migrant tactic) compared to other birds even if only a small proportion of them migrated. A biological interpretation could be that early-hatched birds are in better condition (*i.e.* they have more fat reserves, see Merilä & Svensson 1997) at the time of migration departure and thus are able to bear the cost of travelling long distances to reach wintering quarters. Two main reasons, potentially acting in synergy, can explain this fact. Firstly, we showed that early-hatched birds were in better condition at fledging, a result which could be explained by the higher availability of high-quality rearing grounds (notably regarding food resources, Adret 1983) for early broods. If the inter-individual differences in body condition are maintained from fledging until migration departure, as demonstrated in another avian species (Merilä & Svensson 1997), it could explain the relationship found between hatching date and migration propensity. This is consistent with the role of body and local environmental conditions on post-fledging movements suggested in the Greater flamingo (Barbraud *et al.* 2003). Secondly, early-hatched birds had more time to build up reserves compared to later-hatched individuals, making the former more inclined to undertake a costly migratory journey

(Pierce 1989). Colwell *et al.* (2007) suggested that early-hatched Snowy plovers, another gregarious shorebird species, developed a migrant behaviour by wandering to join conspecific postnuptial flocks outside their own colony in which most birds were still raising their chicks or attempting to breed. In contrast, later-hatched birds would be directly incorporated at fledging into wintering flocks within their natal colony, promoting their resident behaviour (Colwell *et al.* 2007). Pied avocets also display post-nuptial flocks (Cramp & Simmons 1983, personal obs.). However, given the distribution (*i.e.* close proximity) of sites used by early post-nuptial flocks in the neighbourhood of the five colonies studied, it is unlikely that the wandering of early-hatched birds to join groups would promote migration as suggested in the hypothesis put forward by Colwell *et al.* (2007).

Complementarily, we distinguished two wintering tactics among resident individuals: strictly resident birds (43%) wintering within their natal colony, and locally resident birds (57%) wintering in other French sites. For locally resident birds, we found that the distance travelled between capture and wintering locations fluctuated according to the natal colony. These variations are probably due to the heterogeneous distribution of suitable wintering sites in the vicinity of the natal colonies. For instance, these distances are greater for birds hatched in Bourgneuf and Ré which are the most isolated grounds from other suitable wintering sites (see **Figure 2**). While we did not provide evidence of any preferential wintering destination for migrant birds according to their natal colony, we found that locally resident birds wintered preferentially in a few sites located in very close vicinity to their natal colony. Additionally, we showed that the probability of resident birds wintering within their colony of origin varied according to the natal colony: it was lower for birds from Mesquer and Ré (about 25% vs 60% for the three other colonies). Differences in carrying capacity between these five wintering sites might explain this result, due to a density-dependent process known to influence facultative partial migration (Vélez-Espino *et al.* 2013). Mesquer and Ré support a lower proportion of the almost 20 000 Pied avocets wintering annually in France when compared to the three other sites (2-3% vs 6-14%, Wetland International databases). That might mean that Mesquer and Ré are less suitable habitats at that time when competition for food resources is likely to be exacerbated, and maybe also during the breeding period for Ré. Indeed, birds originating from Ré had a lower body condition. Furthermore, we showed that early-hatched birds had a lower probability of being strictly resident as compared to median

and late-hatched ones. As already discussed, body condition is correlated with hatching dates and might thus affect the choice between the two resident tactics. Nevertheless, its influence on wintering decisions is probably less important for resident birds than for migrant ones (*i.e.* very short vs long distances to reach wintering sites). Moreover, resident birds hatched in Ré displayed a low body condition and a low probability of being strictly resident. Therefore, we suggest that the effect of hatching date might be related to the specific social behaviour already mentioned (Colwell *et al.* 2007). By wandering in the vicinity of their natal colony searching to join post-nuptial flocks, early-hatched Pied avocets would have more opportunities to reach high-quality sites to overwinter, whereas later-hatched individuals would stay with conspecifics within their natal colony, increasing their probability of becoming strictly resident.

6. Conclusion

We demonstrated that first-year French Pied avocets display a partial migration pattern in contrast with what has been found among some of the other western European subpopulations for both inexperienced birds (Hötker 1998) and adults (Salvig 1995, Hötker 1998, 2002). More precisely, we showed that most of the birds were resident, overwintering either in their natal colony or in a relatively close wintering site. In addition, we showed the influence of two context-dependent variables, hatching date being a consistent predictor of all wintering tactics. For this latter, underlying associated factors explaining wintering behaviours might differ according to tactics. For instance, the effect of body condition of birds on the decision to migrate is strongly suspected, and social behaviours would be predominant for the choice between the two resident tactics. Based on our findings, we can hypothesize that inexperienced first-year French Pied avocets display a facultative partial migration. Nevertheless, additional relevant factors necessary to clarify the control of the wintering behaviour effectively may be missing (*e.g.* genetic factors, sex, immune function and personality: Biebach 1983, Chapman *et al.* 2011, Hegemann *et al.* 2015, Nilsson *et al.* 2016). An exploration of the fitness consequences in terms of survival and reproductive success would be very helpful to evaluate the differences between the wintering tactics. In the case of facultative partial migration, the fitness of the different wintering categories would not necessarily be equal and may notably vary according to environmental conditions (Lundberg 1988, Gillis *et al.* 2008). Therefore, the study of the degree of individual lifetime fidelity (or flexibility) to wintering tactics would also be a perspective of major interest. Additionally, further investigation is needed to determine whether resident tactics promote breeding philopatry. All these issues would contribute to our understanding of the demographic mechanisms involved in the growth of the French breeding subpopulation since its settlement during the middle of the 20th century (Hötker & West 2006, BirdLife International 2015).

7. Acknowledgements

We thank the Avocet field teams of the 2006-2015 period for their invaluable assistance in the field, both in France and abroad, and the many more birdwatchers for colour-ring re-sightings across the flyway. We particularly thank Frédéric Touzalin, Alain Gentric, Julien Gernigon, François Hémery, Loïc Jomat, Fabien Mercier, Jean-Guy Robin, Franck Salmon and Matthieu Vaslin for their ringing skills and the following nature reserves involved in the Pied avocet program: Réserve naturelle des marais de Séné, Réserve Naturelle du marais de Müllembourg, Réserve naturelle de Lilleau des Niges, and Réserve naturelle de Moëze-Oléron. José Alves, Claudine de le Court and Alfonso Rocha helped with logistics and access to the staging sites in Portugal and Spain. We are grateful to Maxime Hervé for constructive advice on statistical analyses. This research was supported by the Ministère de l'Education Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (Ph.D. grant to R.C.). This work was done under the license of C.R.B.P.O. – Museum National d'Histoire Naturelle. Lastly, we are grateful to the two anonymous reviewers and Jan-Åke Nilsson for their constructive comments on an earlier version of the manuscript. Aldyth Nys edited the final version of the manuscript.

8. References

Adret, P. 1983. Une étude des comportements parentaux de l'avocette en colonie de reproduction. Organisation spatial inter- et intra-familiale. – Can. J. Zool. 61: 603–615.

Adriaensen, F. 1986. Differences in migratory behaviour between early and late brood nestlings of the robin *Erithacus rubecula*. – Ibis 129: 263–267.

Adriaensen, F. and Dhondt, A. A. 1990. Population dynamics and partial migration of the European robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. – J. Anim. Ecol. 59: 1077–1090.

Alcock, J. 2013. Animal behavior: an evolutionary approach – Sunderland, U.S.A.

Alerstam, T., Hedenström, A. and Åkesson, S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. – Oikos 103: 247–260.

Alves, J. A., Gunnarsson T. G., Hayhow, D. B., Appleton, G. F., Potts, P. M., Sutherland, W. J. and Gill. J. A. 2013. Costs, benefits, and fitness consequences of different migratory strategies. – Ecology 94: 11–17.

Ambrosini, R., Moller, A. P. and Saino, N. 2009. A quantitative measure of migratory connectivity. – J. Theor. Biol. 257: 203–211.

Barbraud, C., Johnson, A. R. and Bertault, G. 2003. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. – J. Anim. Ecol. 72: 246–257.

Berthold, P. 2001. Bird migration: a general survey. – Oxford University Press.

Biebach, H. 1983. Genetic determination of partial migration in the European robin (*Erithacus rubecula*). – Auk 100: 601–606.

BirdLife International 2015. European Red List of Birds. – Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.

Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. and Hansson, L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration. – Oikos 120: 1764–1775.

Colwell, M. A., McAllister, S. E., Millett, C. B., Transou, A. N., Mullin, S. M., Nelson, Z. J., Wilson, C. A. and LeValley, R. R. 2007. Philopatry and natal dispersal of the western snowy plover. – Wilson J. Ornithol. 119: 378–385.

Cramp, S. and Simmons, K. E. L. 1983. The birds of the western palearctic. – Oxford University Press, Vol. III., pp. 48–62.

Cuadrado, M. 1995. Winter territoriality in migrant black redstarts *Phoenicurus ochruros* in the Mediterranean area. – Bird Study 42: 232–239.

Dingle, H. 2014. Migration: the biology of life on the move. – Oxford University Press.

Gauthreaux, S. A. Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems. – In: Farner, D. S. *et al.* (eds), Avian biology. Academic Press, pp. 93–168.

Gillis, E. A, Green, D. J., Middleton, H. A. and Morrissey, C. A. (2008). Life history correlates of alternative migratory strategies in American dippers. – Ecology 89: 1687–1695.

Hegemann, A., Marra, P. P. and Tieleman, B. I. 2015. Causes and consequences of partial migration in a passerine bird. – Am. Nat. 186: 531–546.

Hötker, H. 1998. Choice of winter quarters in Avocets (*Recurvirostra avosetta*). – Biol. Cons. Fauna. 102: 118–122.

Hötker, H. 2002. Arrival of Pied Avocets *Recurvirostra avosetta* at the breeding site: effects of winter quarters and consequences for reproductive success. – Ardea 90: 379–387.

Hötker, H. and West, R. 2005. Population size, population development and habitat use of Avocets in Western Europe at the end of the 20th century. – Wader Study Group Bull. 107: 57–65.

Hötker, H. and Dodman, T. 2009. Pied avocet *Recurvirostra avosetta*. – In: Delany, S. *et al.* (eds), An atlas of wader populations in Africa and western Eurasia. Wetlands International and International Wader Study Group, Wageningen, the Netherlands, pp. 63–71.

Ketterson, E. D. and Nolan, V. Jr. 1976. Geographic variation and its climatic correlates in the sex ratio of eastern-wintering Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). – Ecology 57: 679–693.

Ketterson, E. D. and Nolan, V. Jr. 1983. The evolution of differential bird migration. – In: Johnston, R. F. (ed), Current ornithology. Plenum Press, Vol. I., pp. 357–402.

Lack, D. 1943. The problem of partial migration. – Br. Birds 37: 122–130.

Lok, T., Overdijk, O., Tinbergen, J. M. and Piersma, T. 2011. The paradox of spoonbill migration: most birds travel where survival rates are lowest. – Anim. Behav. 82: 837–844.

Lundberg, P. 1985. Dominance behaviour, body weight and fat variations, and partial migration in European blackbirds *Turdus merula*. – Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 185–189.

Lundberg, P. 1987. Partial bird migration and evolutionary stable strategies. – J. Theor. Biol. 125: 351–340.

Lundberg, P. 1988. The evolution of partial migration in birds. – Trends Ecol. Evol. 3: 172–175.

Mahéo, R., Le Drean-Quenec'Hdu, S. and Triplet, P. 2007. L'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta* hivernant en France (Littoral Manche-Atlantique), 1977-2005. – Alauda 75: 38–48.

Marra, P. P., Hobson, K. A. and Holmes, R. T. 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. – Science 282: 1884–1886.

Merilä, J. and Svensson, E. 1997. Are fat reserves in migratory birds affected by condition in early life? – J. Avian. Biol. 28: 279–286.

Newton, I. 2008. The migration ecology of birds. – Academic Press.

Nilsson, A. L. K., Nilsson J.-Å. and Mettke-Hofmann, C. 2016. Energy reserves, information need and a pinch of personality determine decision-making on route in partially migratory blue tits. – PLoS One 11: e0163213.

Norris, D. R., Marra, P. P., Kyser, T. K., Sherry, T. W and Ratcliffe, L. M. 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. – Proc. R. Soc. Lond. B. 271: 59–64.

Norris, D. R. and Marra, P. P. 2007. Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. – Condor 109: 535–547.

Pérez-Tris, J. and Tellería, J. L. 2002. Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. – J. Anim. Ecol. 71: 211–224.

Pierce, R.J. 1989. Breeding and social patterns of banded Dotterels (*Charadrius bicinctus*) at Cass river. – Notornis. 36: 13–23.

R Development Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Salvig, J. C. 1995. Migratory movements and mortality of Danish Avocets *Recurvirostra avosetta*. – Ring. & Migr. 16: 79–90.

Sanz-Aguilar, A., Béchet, A., Germain, C., Johnson, A. R. and Pradel, R. 2012. To leave or not to leave: survival trade-offs between different migratory strategies in the greater flamingo. – J. Anim. Ecol. 81: 1171–1182.

Schulte-Hostedde, A. I., Zinner, B., Millar, J. S. and Hickling, G. J. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. – Ecology 86: 155–163.

Schwabl, H. and Silverin, B. 1990. Control of partial migration and autumnal behaviour. – In: Gwinner, E. (ed), Bird migration: physiology and ecophysiology. Springer, Berlin, pp. 144–155.

Schwabl, H. 1992. Winter and breeding territorial behaviour and levels of reproductive hormones of migratory european robins. – Ornis. Scand. 23: 271–276.

Smith, H. G. and Nilsson, J.-Å. 1987. Intraspecific variation in migratory pattern of a partial migrant, the blue tit (*Parus caeruleus*): an evaluation of different hypotheses. – Auk 104: 109–115.

Stutchbury, B. J. 1994. Competition for winter territories in a neotropical migrant: the role of age, sex and color. – Auk 111: 63–69.

Vélez-Espino, L. A., McLaughlin, R. L. and Robillard, M. 2013. Ecological advantages of partial migration as conditional strategy. – Theor. Popul. Biol. 85: 1–11.

West, R. 2005. Pied Avocets wintering in Britain, 1947–2001. – Wader Study Group Bull. 107: 54–56.

9. Supplementary Material

9.1. Appendix 1: Re-sighting locations and wintering regions

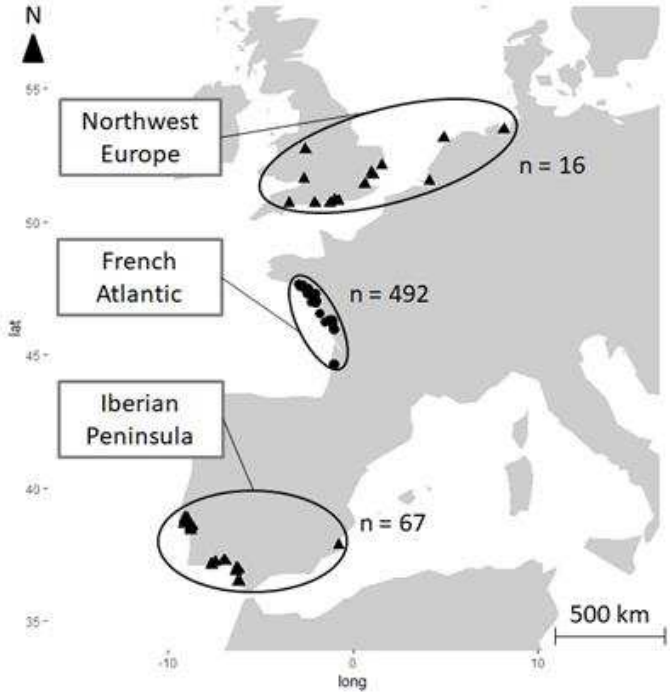


Figure A1. Distribution of all re-sightings (one location per first-year Pied avocet, n = 575) taken into account in the study. This resulted in three separate wintering regions: 'French Atlantic' for resident birds (n = 492 individuals), and both 'Northwest Europe' and 'Iberian Peninsula' for migrant ones (n = 16 and n = 67, respectively).

9.2. Appendix 2: Hatching date estimation and categorization

Based on the growth curves (bill, tibia and wing) of Pied avocet chicks provided in the supplementary material of Adret (2012), we modelled the growth of bill length (from the tip of the upper mandible to the base of the first feathers of the skull, in mm) as a function of age (in days) using a logistic equation (**Fig. A2**). We selected bill measurements instead of tibia (tibiotarsus) or wing lengths because the tibia was not measured when ringing the chicks, and bill length usually shows a very constant growth rate during pre-fledging in Charadriiformes birds (Beintema & Visser 1989). Bill length was also assumed to be more independent of environmental conditions than wing growth during this period. Equation parameters were then validated by comparing estimated and known ages of wild French chicks (n = 34, mean ± SD of known ages = 26 ± 4.6 days, ranging from 15 to 35 days). For this, estimated ages were calculated from the reversed logistic equation we had built using measurements of bill length. Differences in age (mean ± SE) between known and estimated values were 2.2 ± 0.24 days (ranging from 0 to 5 days). Consequently, the logistic growth equation was suitable to estimate chick ages using measurements of bill length during the pre-fledging period.

In the second stage, we categorized hatching dates (back-calculated using estimated ages and capture dates) into three classes from the distribution frequency of all pooled data available (n = 557, **Fig. A3**). It consisted of defining the intercepts (dotted lines) of three Normal distributions (curves) obtained using the 'mixtools' library in R software (**Fig. A3**): (i) early (n = 189, hatched before the 30rd of May), (ii) median (n = 249, hatched between the 31st of May and the 28th of June) and (iii) late-hatched chicks (n = 119, hatched after the 28th of June). These subdivisions were coherent with field observations concerning hatching peaks within the breeding region studied. The accuracy of the estimated hatching dates and hatching group assignment (*i.e.* early, median or late) was then considered as appropriate, notably with respect to the duration of the breeding season (about four months: from April to early August).

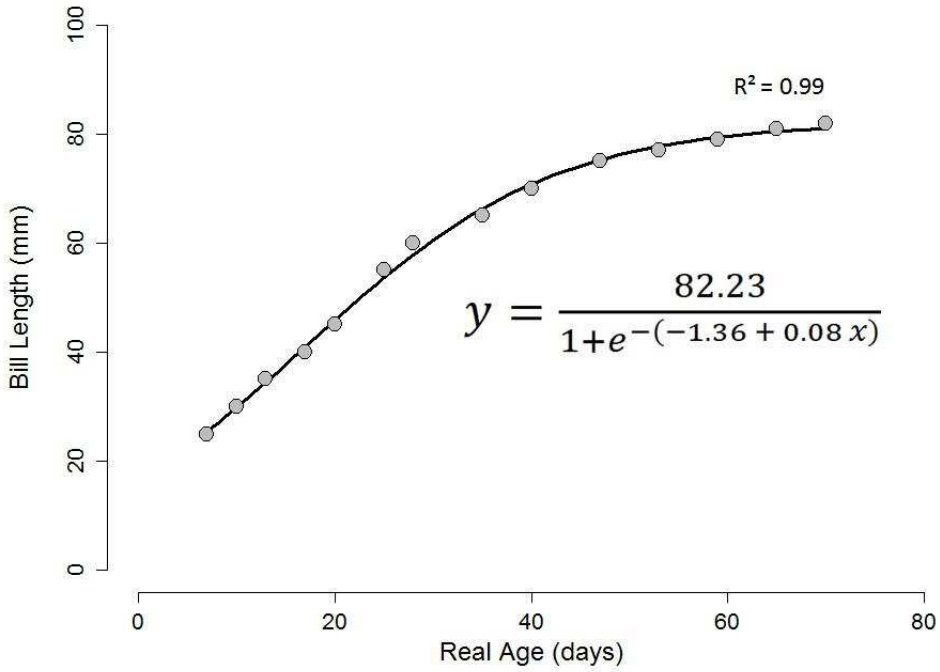


Figure A2. Logistic equation modelling the growth of bill length (y, in mm) as a function of the age (x, in days) in Pied avocet chicks from material provided in Adret (2012).

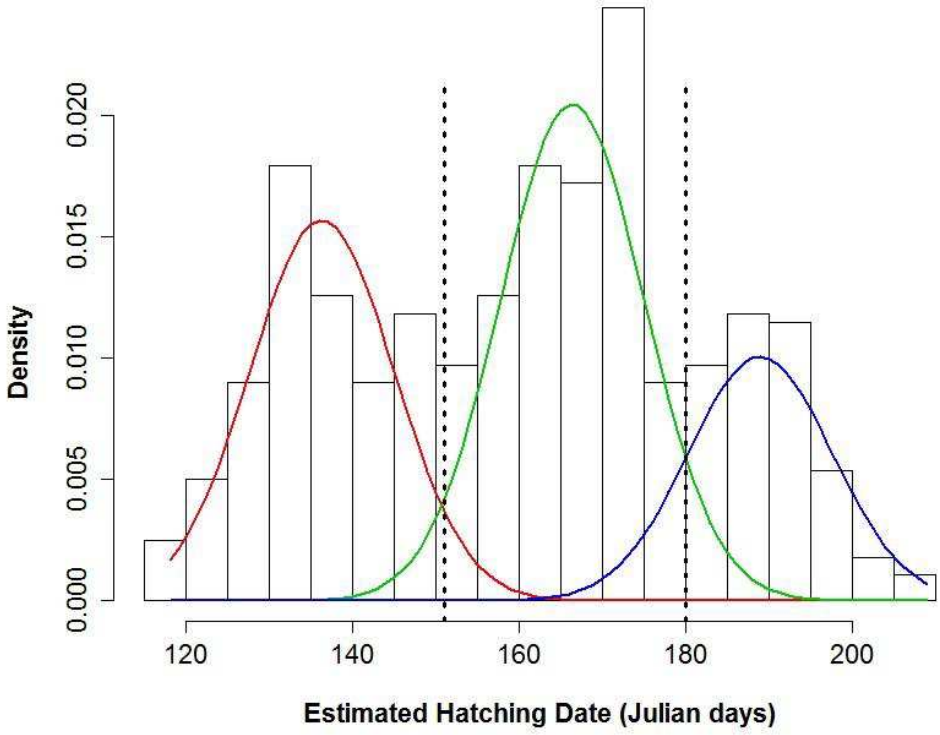


Figure A3. Distribution of estimated hatching dates (in Julian days) of the Pied avocet chicks studied (n = 557) with a three-level division (dotted lines) based on fitted Normal curves.

References:

Adret, P. 2012. Call development in captive-reared Pied Avocets, *Recurvirostra avosetta*. – J. Ornithol. 153: 535–546.

Beintema, A. J. and Visser, G. H. 1989. Growth parameters in chicks of charadriform birds. – Ardea, 77: 169–180.

Chapitre III

ARTICLE 2

The first winter influences lifetime wintering decisions in a partially migrant bird

Chambon[1,*], R., Gélinaud[2,3], G, Paillisson[4], J.M., Lemesle[5], J.C., Ysnel[1], F. & Dugravot[1], S.

[1]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Rennes 1, Rennes, France.

[2]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France.

[3]Réserve Naturelle des Marais de Séné, Bretagne Vivante/S.E.P.N.B., Séné, France.

[4]U.M.R. 6553 CNRS/Université de Rennes 1, Rennes, France.

[5]Réserve Naturelle de Lilleau des Niges, L.P.O., Les Portes-en-Ré, France.

*E-mail : remi.chambon.1@gmail.com

Accepté Avec Révisions Mineures

ANIMAL BEHAVIOUR

IF (2017): 3.067

Keywords:

Arrival-time hypothesis, capture-recapture modelling, dominance hypothesis, facultative partial migration, fidelity, pied avocet, *Recurvirostra avosetta*, site-fidelity index, survival, wintering tactic.

1. Abstract

In facultative partial migration, flexibility of the wintering behaviour throughout the birds' lifetime (switching between the migrant and resident tactics, and vice versa) may be considered as an advantage because it allows individuals to cope with environmental conditions. Quantifying the extent of flexibility of the wintering behaviour, and identifying the related factors (environmental and individual variables) are crucial issues. The present study addresses these questions in a European subpopulation of a shorebird species, the Pied avocet (*Recurvirostra avosetta*), that displays three wintering tactics: strictly resident, locally resident, and migrant. We explored tactic fidelity over consecutive years since the birds' first winter by notably testing the influence of age and estimating more specifically the long-term consistency of the first wintering tactic. We also explored tactic-related survival. Based on a 10-year ringing study carried out on five French colonies and on capture-recapture modelling (558 birds with a known first-winter tactic), we showed that birds were highly faithful to their first wintering tactic over consecutive years (probabilities ranged from 0.78 to 0.98 depending on tactic and age), and when a tactic change occurred, it mainly consisted in wintering in the French Atlantic area. Besides, we found a moderate decrease in fidelity to the migrant tactic over consecutive years with bird age. Complementarily, fidelity to the first wintering site was remarkably when birds were faithful to their first tactic. Finally, survival over winters was particularly high (≥ 0.90) and non-dependent on tactic. At the individual scale, the flexibility of the wintering tactic was therefore limited over the study period. Despite a slight age effect, other biological information resulted in invalidating two hypotheses commonly suggested to explain age-differential migration. Additional biological interpretations including the absence of harsh winters, habitat quality, and advantages of site familiarity can be put forward to interpret the main results.

2. Introduction

The wintering behaviour can arise in different ways in birds (Newton 2008). Typically, in partially migrant populations, some individuals overwinter within their breeding region (namely resident birds) while others display a migratory behaviour (migrant birds) to reach distant wintering quarters (Lack 1943, Newton 2008, Dingle 2014). In such systems, the coexistence of these wintering behaviours may increase the heterogeneity of the environmental conditions experienced by individuals in wintering sites, with possible significant consequences at both the individual and population levels (Newton 2008, Chapman *et al.* 2011). Indeed, travel costs (*i.e.* the energy expense) and wintering conditions (*e.g.* climatic conditions, food resources) are known to affect subsequent reproductive success (Norris *et al.* 2004, Sedinger *et al.* 2006), survival (Peach *et al.* 1991, Schaub *et al.* 2005), and ultimately population growth rates (Sæther & Bakke 2000, Rockwell *et al.* 2017).

In partially migrant populations, the flexibility of the wintering behaviour and site selection throughout the birds' lifetime may highly modulate all these consequences (Bearhop *et al.* 2004, Gunnarsson *et al.* 2005, Iverson & Esler 2006). The control of partial migration (see Chapman *et al.* 2011 for a review) is generally positioned along a continuum. At one end is a strong genetic basis leading to two 'wintering strategies' that remain stable throughout the individuals' lifetime (commonly called obligate partial migration; Biebach 1983, Lundberg 1988, Berthold 2001). At the other end is a combination of environmental (*e.g.* winter harshness) and individual (*e.g.* body size and condition) factors leading to two flexible 'wintering tactics' that can alternate throughout the birds' lifetime (facultative partial migration; Ketterson & Nolan 1983, Lundberg 1988, Alcock 2013). In the case of facultative partial migration, the birds' age is assumed to influence the wintering behaviour. Young birds often exhibit different wintering distributions and site-fidelity patterns than older birds (Cristol *et al.* 1999, Marchi *et al.* 2010, Lok *et al.* 2011). Several hypotheses have been suggested to explain age-differential migration in birds. The 'dominance hypothesis' assumes that migration constitutes the best option for subordinate young individuals to avoid the costs related to conspecific competition (notably resource requisition by more dominant adults; Gauthreaux 1978, Townshend 1985, Schwabl & Silverin 1990). In return, young migrant birds have to cope with putative costs associated with migration (*i.e.* travel costs and conditions in wintering grounds; Lok *et al.* 2011, 2015). As a result, the likelihood for a bird to migrate is

expected to decrease with age. The 'arrival-time hypothesis' suggests that adults benefit from overwintering nearby breeding grounds (*e.g.* access to better quality mates and nesting places), and hence predicts a shift towards wintering closer to the breeding grounds with age until sexual maturity (Ketterson & Nolan 1983). Such pattern is notably expected for territorial individuals (*i.e.* a sex-biased pattern). The predictions deriving from the two hypotheses mentioned above are very similar. In this context, the dominance would proximately influence the wintering behaviour (Gauthreaux 1982). More generally, quantifying the extent of flexibility of the wintering behaviour throughout the individuals' lifetime and the study of the associated correlates constitute a relevant way to address the issue of the control of partial migration.

However, investigating partial migration at the individual scale over a long-term period represents a challenging field work because collecting individual data in large and distant wintering quarters is difficult and requires a huge amount of time. To date, only very few studies have focused on the issue of the flexibility of the wintering behaviour and on the related consequences (see for instance Sanz-Aguilar *et al.* 2012). In the present work, we specifically addressed these issues in the partially migrant French subpopulation of Pied avocets, *Recurvirostra avosetta*. In a companion paper (Chambon *et al.* 2018), we found that three wintering tactics coexisted in first-year Pied avocets from this subpopulation: *(i)* overwintering within the natal colony site ('strictly resident tactic', SR), *(ii)* overwintering in sites located at a relatively short distance from the natal colony (at few dozen kilometres) along the French Atlantic coast ('locally resident tactic', LR), or *(iii)* reaching farther wintering quarters, mainly in the Iberian Peninsula, through migration ('migrant tactic', M). In addition, we highlighted the influence of context-dependent and individual factors on the choice of the wintering tactic for first-year birds. Accordingly, we speculated the existence of facultative partial migration in this subpopulation.

The present study is based on a 10-year ringing survey involving field re-sightings data collected in Western Europe in winter. We addressed several issues related to partial migration in this shorebird species. We explored whether wintering tactics were fixed since the birds' first winter or were flexible throughout the birds' lifetime. We particularly investigated whether and how tactic fidelity and tactic change over consecutive winters were influenced by age. Under the two hypotheses described above, we predicted a strong

decrease of fidelity to the migrant tactic with bird age in the early years of life. Additionally, we predicted similar high fidelity to the two resident tactics, irrespective of age, given the relatively short distance between natal sites (SR birds) and the other French wintering grounds (used by LR birds). We also tested whether the wintering tactic influenced individual survival. This parameter is considered as both a good indicator of wintering habitat suitability (Peach *et al.* 1991, Schaub *et al.* 2005) and the most influential fitness component of population growth rates, as suggested in long-lived species (Crone 2001).

3. Methods

3.1. Data collection and selection

The birds originated from five of the major breeding colonies located along the French Atlantic coast (**Fig. 1a**): *(i)* the gulf of Morbihan, *(ii)* the marshes of Mesquer, *(iii)* the marshes of Guérande, *(iv)* the bay of Bourgneuf, including the island of Noirmoutier, and *(v)* the island of Ré. All details on the fieldwork, data selection, and bird categorisation in relation to their wintering tactic are provided in Chambon *et al.* (2018). In short, they were ringed as chicks with a unique combination of plastic colour-rings fixed on their two tiobiotarsi (plus a metal ring from the French ringing scheme – C.R.B.P.O.), from 2006 to 2015. Given the lack of sexual dimorphism, the gender of chicks was not determined. Furthermore, the 'arrival-time hypothesis' could be tested on all these birds, irrespective of the gender, since both members of a breeding pair actively prospect for nesting places, then build and defend the nest (males being not more territorial than females; Adret 1983; Cramp & Simmons 1983).

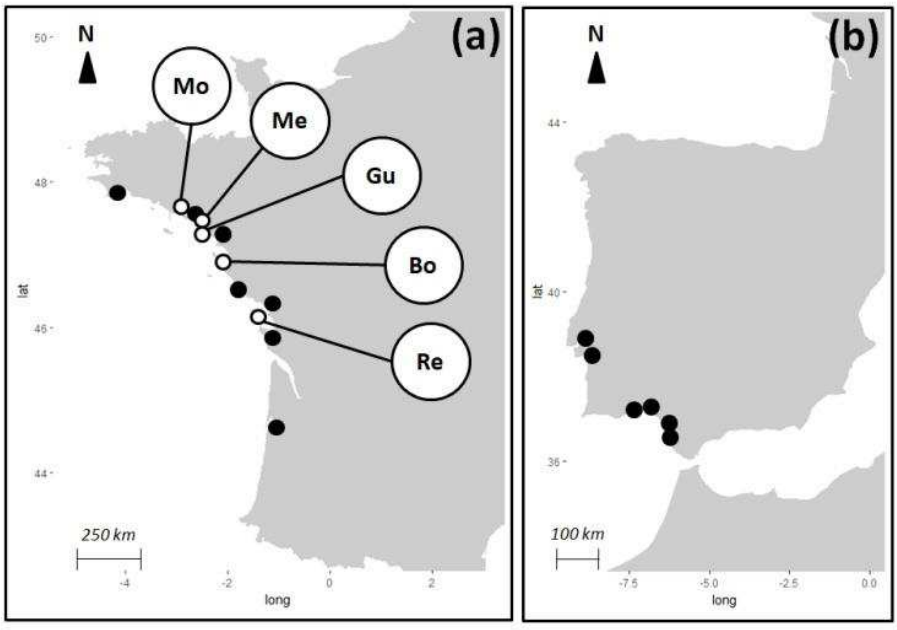


Figure 1. Location of the wintering sites used by the 558 ringed Pied avocets of the study: (a) the 12 French sites used by resident birds (following decreasing latitudes: Pont l'Abbé, the gulf of Morbihan – Mo, Vilaine-Pénerf, the marshes of Mesquer – Me, the marshes of Guérande – Gu, Loire, the bay of Bourgneuf – Bo, Olonne, Aiguillon, the island of Ré – Re, Moëze-Oléron, and Teich-Arcachon), including the five colony sites (empty circles) from the birds originated, and (b) the 6 sites used by migrant individuals in the Iberian Peninsula (following the coast from North to South: Tage, Sado, Tavira, Odiel, Guadalquivir, Cadix).

From winter 2006/2007 to winter 2016/2017, a large network of professional ornithologists and amateur bird-watchers routinely observed ringed Pied avocets, in few typical coastal grounds used by the species (*e.g.* inter-tidal mudflats), across the Atlantic coast of Western Europe. The re-sighting effort during winter was considered as relatively more intensive in France (see Chambon *et al.* 2018 for more details). Based on our full database and given the range of migratory timing, individuals re-sighted in France from 20th December to 25th February were defined as resident birds, and individuals re-sighted from 1st November to 31st March in distant areas were considered as migrant birds (Chambon *et al.* 2018). In cases of multiple re-sightings per bird and year, the closest location to the middle of the wintering period (*i.e.* 15th January) was selected in order to attribute to each bird a single wintering location and tactic per year.

As we were notably interested in the long-term consistency of the first tactic, we only focused on individuals whose first tactic was known (Chambon *et al.* 2018). We discriminated between migrant birds wintering in the Iberian Peninsula and those wintering northwest Europe because of putative differences in wintering conditions that might bias survival estimates. Nevertheless, owing to numerical issues, birds wintering in northwest Europe were excluded from the dataset (only 16 individuals re-sighted in northwest Europe during their first winter, and one individual re-sighted in northwest Europe as adult but not during its first winter). Ultimately, we analysed a re-sighting database of 558 ringed Pied avocets that were re-sighted in their first winter, and for which 364 individuals were re-sighted in subsequent winters, totalling 889 additional bird-winters (see **Table 1**). Overall, resident and migrant birds were re-sighted in 12 distinct French sites and 6 Iberian sites, respectively (**Fig. 1a**, **b**).

Table 1. Summary of the individual encounter histories of the Pied avocets studied (n = 558). The table should be read as follows: from the 212 birds exhibiting a strictly resident wintering behaviour (SR: wintering in the natal site) in their first winter, 99 kept the same behaviour, 34 changed to a locally resident behaviour (LR: wintering in another French Atlantic site; at a variable age), 2 changed to a migrant behaviour (M: wintering in the Iberian Peninsula; also at a variable age), and 14 exhibited variable wintering behaviour (called 'Multiple') throughout their individual encounter history. For the rest of the birds adopting a SR behaviour in their first winter, 53 were subsequently re-sighted in the breeding and post-nuptial periods (therefore considered as alive after the first winter), and 10 were never re-sighted irrespective of the period of the annual cycle ('NA'). Consequently, true survival rate related to the first winter for SR birds was close to 0.95.

Tactic	1st Winter	Subsequent Winters					
		Re-Sighted				Non-Resighted	
		SR	LR	M	Multiple	Alive	NA
SR	212	99	34	2	14	53	10
LR	279	29	142	2	11	81	14
M	67	3	1	24	3	30	6

3.2. Multisite capture-recapture modelling

The re-sighting database was converted into individual encounter histories to perform capture-recapture (CR) analyses. Consequently, each year of the study period constituted an occasion. For each occasion and individual, it was specified whether the bird considered was re-sighted – with the attribution of its wintering tactic (coded as 1, 2 and 3 for SR, LR and M, respectively) – or not (coded as 0). For each individual, the first tactic mentioned in its encounter history referred to the tactic displayed during its first winter. In the CR analyses, the three tactics were considered as three different sites, and we therefore used a multisite (specific case of multistate) CR modelling approach (Arnason 1973, Brownie *et al.* 1993, Schwarz *et al.* 1993). We particularly followed the method proposed by Grosbois & Tavecchia (2003), allowing the decomposition of a multi-step process expressed as the product of elementary probability matrices (see **Appendix 1**). Concretely, based on the individual encounter histories, this method allowed us to distinguish and to provide estimated probabilities of several parameters of interest for the present study: bird survival (*S*) from time

i to i + 1, then conditional on survival, fidelity (*F*) to the wintering tactic adopted at time *i* between time i to i + 1, and conditional on infidelity (1 - *F*), tactic change (*C*) from time *i* to time i + 1, while taking the re-sighting probability (*R*) into account. Therefore, all these parameters were estimated together for each pair of consecutive occasions in a multi-parameter CR model.

Each parameter can be modelled as a function of several variables (leading to different candidate functions per parameter, thereafter called 'structures'), allowing to explore different hypotheses through a model selection procedure. The initial model used in the model selection procedure was the Jolly Move (JMV) model that allows *S*, *F*, *C*, and *R* probabilities to vary with site (tactic in our case) and time (years). Based on our full re-sighting database, we noted that bird survival associated to the first tactic would be strongly underestimated by CR modelling because a fraction of the birds was never re-sighted during the subsequent winters while being still alive (**Table 1**). Moreover, even if the survival probability estimated by CR modelling should be considered as local (Lebreton *et al.* 1992), data exploration indicated that estimated survival would tend more to mirror true survival for birds re-sighted in subsequent winters. Accordingly, we allowed the *S* parameter of the initial model to also vary between two age classes: from the first to the second winter of birds, and between two consecutive winters since their second winter. This two-age-classes variable typically accounted for variation in survival between newly and previously encountered birds (transience effect; Choquet *et al.* 2005, Pradel *et al.* 2005). Then, we tested the goodness-of-fit (GOF) of the initial model to ensure that it fitted well our CR data, using the U-CARE programme, version 2.3.4 (Choquet *et al.* 2005). We removed the 3G.SR subcomponent of the GOF tests (linked to the transience effect; see Pradel *et al.* 2005 for details), and the adjusted level of overdispersion was 1.30 (**see Appendix 2**, **Table A1**).

The modelling procedure consisted in testing different structures on *S*, *F*, and *C* to explore our biological hypotheses. Following Lok *et al.* (2011), we divided our modelling procedure into three steps and based it on the initial model. In step 1, we kept *F* and *C* structures as they were in the initial model, and we tested several structures on *S* by comparing these structures and selecting the most competitive one. In step 2, we tested several structures on *F* while keeping the most competitive *S* structure from step 1, and keeping the *C* structure as in the initial model. Finally, we tested several structures on *C* in step

3 while keeping the most competitive *S* and *F* structures from the previous steps. We always maintained the *R* structure of the initial model to adjust the estimates of the other three parameters, according to potential variation in the observation effort. Furthermore, all the structures tested on *S* included the previously described two-age-classes variable. We fixed the survival value of the first age class to the unique rate of 0.93 (mean value when considering resident and migrant birds, tending towards true survival estimate; see **Table 1**). The effects of candidate variables on *S* were only tested on the second age class.

Concretely speaking, in step 1, we tested whether the *S* structure of the initial model was better supported when using a two-tactic categorisation (resident versus migrant) for the tactic variable, instead of the three tactics. If this structure was retained, it would indicate that survival was influenced by different wintering conditions between the French and Iberian areas. In addition, we tested the influence of tactic and year on survival by removing one of these two variables or both of them (keeping only the two-age-classes variable in this latter case) on all *S* structures tested. In step 2, to investigate variations in tactic fidelity with age, we tested whether the *F* structure of the initial model was better supported when tactic fidelity was additionally allowed to vary with a two-, three- or four- age-classes variable (*i.e.* distinguishing: second- and >second-winter birds; second-, third- and >third-winter birds; or second-, third-, fourth- and >fourth-winter birds, respectively). These different age classes rely on knowledge of the age of recruitment of Pied avocets in the French subpopulation (from 1 to 3 years old; Watier & Fournier 1980, Touzalin 2017). We tested additional structures by including the first tactic of the birds as a group covariate on the previous *F* structures (on all age classes except the first one), to assess the influence of the birds' first tactic on their fidelity to each tactic in the subsequent winters (*e.g.* higher fidelity rate in consecutive years to the first tactic in comparison to a newly displayed tactic). Once more, we tested the influence of tactic and year on tactic fidelity by removing one of these two variables or both of them (keeping only the age variable in this latter case) on all *F* structures tested. In step 3, we tested whether the *C* structure of the initial model was better supported when tactic change was additionally allowed to vary with a two-, three- or four-age-classes variable (as defined above). Then, we tested whether these structures were better supported when considering supplementary variation according to the birds' first tactic (group covariate for all age classes except the first one). The aim was to explore the preferential tactic change between two

consecutive winters according to the birds' age and first tactic. Finally, we tested the influence of year on tactic change by removing this variable on all *C* structures. The complete list of structures tested for each parameter is provided in **Appendix 3**, **Table A2**.

We used the E-SURGE programme, version 2.1.3 (Choquet *et al.* 2009), to build the elementary probability matrices, and to build and compare the different structures tested on the *S*, *F*, and *C* parameters. For each parameter, the comparison of the different structures tested was performed using the quasi Akaike information criterion corrected for both overdispersion and small sample sizes (QAICc; Burnham & Anderson 2002). The adjusted level of overdispersion (ĉ) from the GOF test was taken into account for the calculation of the QAICc. A model was considered to be more competitive than the others when its QAICc was at least two units lower. Final estimates of all parameters (means ranging from 0 to 1, ± SE when available) came from the model retained in step 3.

Since we suspected a large fraction of re-sighted birds to exhibit a high fidelity to the tactic displayed during their first winter, on the basis of data exploration (**Table 1**), we complementarily assessed their fidelity to their first wintering site. It was performed on LR and M birds (see Catry *et al.* 2012 and **Appendix 4** for more details on the calculation of the site-fidelity index).

3.3. Ethical note

This paper is based on re-sightings of ringed wild birds. Capture, ringing, and observations were carried out with minimal disturbance (more details are available in Chambon *et al.* 2018). Permit for the research programme and ringing permits for ringers involved in the study were provided by the organisation managing birds' capture and ringing in France ('Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux – C.R.B.P.O.' from the French 'Muséum National d'Histoire Naturelle').

4. Results

4.1. Final multi-parameter model

The most competitive structure on survival supported in step 1 of the CR analyses only included a two-age-classes variable distinguishing survival between the first and second winters (fixed value), and survival between consecutive winters in older birds (**Table 2**, and see **Appendix 5**, **Table A3** for details on the model selection). Then, for the tactic-fidelity parameter (step 2), the largely most competitive structure considered different tactic-dependent fidelity probabilities for second-, and >second-winter birds in consecutive years, with a variation according to the tactic adopted during the first winter for this last age class (**Table 2**). For step 3, the most competitive structure considered different tactic-change probabilities according to the tactic abandoned and to the tactic subsequently adopted (**Table 2**). The resulting final multi-parameter model obtained was therefore (see **Appendix 3**, **Table A2** for details on the language used): $S_{a(1)+a(2:10)}\, F_{a(1).f+a(2:10).f.Tactic}\, C_{f.to}\, R_{f.t}$

Table 2. Model selection at each step of the modelling procedure (step 1: survival parameter – *S*, step 2: tactic-fidelity parameter – *F*, and step 3: tactic-change parameter – *C*), from E-SURGE programme. For each parameter, only structures with ΔQAICc < 10 were reported in the table. The description of the E-SURGE language used to build the different structures, and the complete list of structures tested are available in **Appendix 3**, **Table A2**.

Parameter	Structure	k	Deviance	QAICc	ΔQAICc	Akaike Weight
S	a(1)+a(2:10)	93	4 574.52	3 717.78	0.00	0.71
S	a(1)+a(2:10).f(1 2,3)	94	4 575.24	3 720.63	2.85	0.17
S	a(1)+a(2:10).f	95	4 573.22	3 721.36	3.58	0.12
F	a(1).f+a(2:10).f.Tactic	75	4 582.09	3 683.00	0.00	0.80
F	f	66	4 614.13	3 687.74	4.74	0.07
F	a(1,2,3:10).f	72	4 597.20	3 687.96	4.96	0.07
F	a(1,2:10).f	69	4 607.65	3 689.36	6.36	0.03
C	f.to	48	4 600.76	3 638.41	0.00	0.63
C	a(1,2:10).f.to	51	4 595.36	3 640.70	2.28	0.20
C	a(1,2,3:10).f.to	54	4 588.11	3 641.58	3.17	0.13
C	a(1,2,3,4:10).f.to	57	4 583.31	3 644.38	5.97	0.03
C	a(1).f.to+a(2:10).f.to.Tactic	57	4 586.59	3 646.90	8.49	0.01

4.2. Estimates

From the final multi-parameter CR model described above, survival estimates were very similar according to birds' age: 0.93 between the first and second winter, and 0.90 ± 0.01 between two consecutive winters in older birds. Conditional on survival, the fidelity to a given tactic for second-winter birds was the highest for M birds (0.98 ± 0.02), intermediate for LR birds (0.88 ± 0.03), and the lowest for SR birds (0.78 ± 0.05; **Fig. 2a**). For >second-winter birds, the fidelity to one of the two resident tactics in two consecutive winters was, on average, higher for birds that exhibited the focal tactic in their first winter than for birds that displayed another tactic as first wintering behaviour: 0.89–0.93 against 0.69–0.77 depending on the focal tactic and first tactic displayed by the birds (**Fig. 2b**). Fidelity to the M tactic for >second-winter birds was also influenced by their first wintering tactic; it was particularly high for birds that displayed a M behaviour as first tactic (0.91 ± 0.05). However, fidelity to the M tactic was also very high for birds originally exhibiting a SR tactic (0.92 ± 0.08). Additionally, birds exhibiting a M tactic during their first winter were relatively less faithful to it in consecutive winters beyond the second winter when compared to younger birds (second-winter birds; differences in estimates between the two age classes: -0.07; Fig 2a, b). Birds exhibiting one of the two resident tactics as first wintering behaviour were relatively more faithful to it in consecutive winters beyond their second winter (differences in estimates between the two age classes: +0.11 and +0.05 for SR and LR; Fig 2a, b). Furthermore, the fidelity of individuals to their first wintering site (conditional on the fidelity to the first wintering tactic) was very high for the two bird groups for which it was calculated (see the calculation of this index in **Appendix 4**): 0.96 ± 0.01 for LR birds (n = 163), and 0.96 ± 0.01 for M birds (n = 27). Finally, conditional on tactic change between two consecutive winters, and regardless of bird age, individuals displaying one of the two resident tactics predominantly shifted to the other resident tactic (**Fig. 3a**, **b**), and M birds mainly became SR birds (**Fig. 3c**).

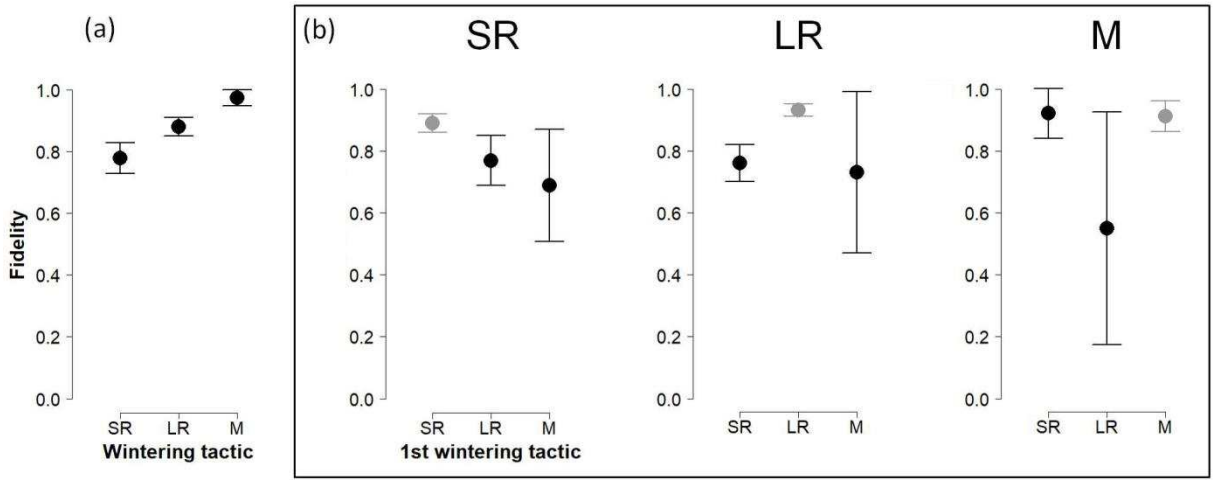


Figure 2. Estimates (± SE) of fidelity to: (a) the first wintering tactic displayed by the Pied avocets between their first and second winters (second-winter birds), and (b) to a given wintering tactic (header of each of the three graphs) between two consecutive winters in older birds (>second-winter birds), in relation to the wintering tactic adopted by birds during their first winter. Grey circles represent the estimate obtained when the focal tactic matched with the first wintering tactic of the birds. SR: strictly resident, LR: locally resident and M: migrant tactic.

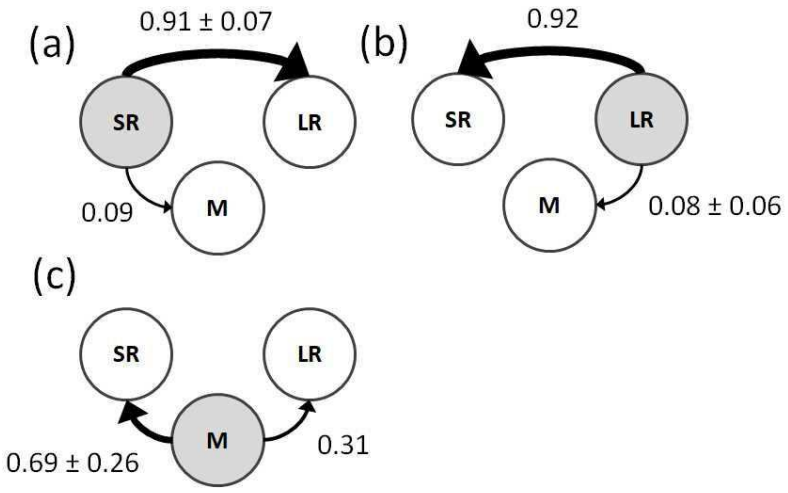


Figure 3. Estimate (± SE when available) of each tactic-change probability between two wintering tactics (arrows), conditional on infidelity to a given tactic (grey circles) in two consecutive winters: (a) from the strictly resident tactic (SR), (b) from the locally resident tactic (LR), and (c) from the migrant tactic (M).

5. Discussion

Studying partial migration and more precisely the extent of flexibility of the wintering behaviour throughout the lifetime of animals represents a great challenge. Nevertheless, this issue is of particular importance because organisms, especially birds, must face global changes bound to increase in the future (*e.g.* Pearce-Higgins & Green 2014). One additional key question is to identify the factors controlling partial migration. Addressing all these questions requires long-term data on the encounter history of marked individuals. The present work faced a typical difficulty in such a survey-based study, *i.e.* a low sample size for migrant birds (see **Table 1**). Even if interpretations should be made with caution in such circumstances, we are confident about our results concerning migrant birds overwintering in the Iberian Peninsula because they were relatively homogenous within this bird group. Furthermore, the number of re-sighted birds we studied resulted from the fact that we were interested in exploring the long-term consistency of the first wintering behaviour which forced us to only select individuals whose first wintering behaviour was known; but this number properly reflected the low proportion of French migrant birds wintering in the Iberian Peninsula (Chambon *et al.* 2018). To date, flexibility of the wintering behaviour over lifetimes has been extremely poorly documented in partially migrant birds (but see for instance Sanz-Aguilar *et al.* 2012).

The first major finding of the present study is that Pied avocets originating from the French Atlantic subpopulation displayed high fidelity to their first wintering tactic over a long-term period. This result is consistent with the work of Sanz-Aguilar *et al.* (2012). These authors indeed found that wintering Greater flamingos (*Phoenicopterus roseus*) were highly faithful to their first wintering area (they wintered either in their French natal area, in the Iberian Peninsula, in Italy, or in Africa) across years. Such a result suggests that the first winter experienced by birds largely influences their wintering decisions in later life.

We also showed a moderate age effect on tactic fidelity when distinguishing second-winter and >second-winter birds. This effect varied among wintering tactics. Birds displaying a migrant tactic in their first winter were relatively less faithful to their first tactic beyond the second winter as compared to younger (second-winter) birds, unlike individuals that firstly displayed one of the two resident tactics. In addition, second-winter birds were more faithful

to the migrant tactic than to the other two resident tactics. At first sight, these results tend to support the dominance hypothesis. Nevertheless, this hypothesis predicts that fidelity to the migrant tactic strongly decreases with age due to the subordinate status of young birds (Gauthreaux 1978, 1982). Based on the relatively slight variation of fidelity to the migrant tactic with age, our findings do not really support this. Rejection of this hypothesis appears consistent with the low proportion of migrant birds in the French Pied avocet subpopulation (12% of first wintering birds in the present study, and around 14% in Chambon *et al.* 2018), whereas we could expect it to be very high under the dominance hypothesis. In addition, the gregarious behaviour of wintering Pied avocets (Cramp & Simmons 1983), and the few agonistic interactions observed in winter are in rather sharp contrast with what is outlined in the dominance hypothesis. Under the arrival hypothesis, immature individuals are assumed to shift towards wintering closer to breeding grounds (*i.e.* a strong decreasing fidelity to the migrant tactic) to take fitness advantages from arriving earlier in breeding grounds until sexual maturity (see Ketterson & Nolan 1983), as suggested in the Black-backed gull (*Larus fuscus*; Marques *et al.* 2010), and in the Greater flamingo (Sanz-Aguilar *et al.* 2012). However, our results do not support this prediction. The relatively low variation in fidelity to the migrant tactic with age in French Pied avocets could be explained by the fact that the costs linked to the migrant tactic probably do not affect individual reproductive success. Nevertheless, Hötker (1998, 2002) suggested that breeders from the strictly migrant German subpopulation of Pied avocets would benefit from overwintering in closer areas to breeding grounds. Therefore, further investigations addressing seasonal interactions (*e.g.* the effects of wintering ground selection on the date of arrival at breeding sites and the related consequences on reproductive success; Lundberg 1988, Norris & Marra 2007, Gillis *et al.* 2008) would be needed to investigate this point in our subpopulation.

Furthermore, winter conditions probably contributed to the high rates of tactic fidelity estimated across years. Winter weather conditions are known to modulate bird behaviour; harsh winters trigger bird migration in response to lower habitat suitability, notably in food availability (Lundberg 1988, Newton 2008). German and Danish Pied avocets are more exposed to harsh wintering conditions than birds from regions located at lower latitudes; this factor probably forces them to display a strictly migrant pattern (Salvig 1995, Hötker 1998, 2002). In addition, Hötker (1998) showed that first-year German Pied avocets mainly

overwintered in France during mild winters, otherwise further south, in the Iberian Peninsula (Hötker 1998). Hötker (1998) speculated that most birds were subsequently faithful to their first wintering region, but this assumption has remained untested over a long period and requires the control of winter weather conditions (*i.e.* year effect) in the assessment of fidelity to a wintering region. Since relatively mild winters occurred in France over our study period (see more information in Touzalin 2017), we cannot rule out that harsh weather conditions would have significant consequences on tactic fidelity and the other biological parameters of interest we studied. In accordance with the absence of harsh winters during the study period, the year effect was not retained in the model selection.

Fidelity to the first wintering site (conditional on fidelity to the first tactic) was remarkably high, as found in German Pied avocets (Hötker 1998). Site fidelity over successive winters is also commonly reported in other shorebirds (*e.g.* Burton & Evans 1997, Colwell 2010, Buchanan *et al.* 2012, Lourenço *et al.* 2016, Murphy *et al.* 2017). The high fidelity to a wintering site may indicate that experience-related knowledge of wintering grounds (*e.g.* the amount of food resources, the level of disturbance, the predation risk) is important for individuals, as suggested in Sanderlings (*Calidris alba*; Lourenço *et al.* 2016). This interpretation highlights the advantages of site familiarity in winter, much more commonly admitted during breeding (Greenwood 1980, Brown & Bomberger Brown 1996, Yoder *et al.* 2004, Brown *et al.* 2008). Further investigations are therefore required to test whether site fidelity is triggered by wintering habitat suitability and predictability (as notably proposed by Robertson & Cooke 1999), and whether it significantly influences certain fitness components of individuals.

Tactic changes mainly resulted in wintering on the French Atlantic coast. This result is consistent with the mild conditions described above in the French wintering area over the study period, which limited the need to adopt a migrant behaviour to cope with wintering conditions. Furthermore, given the high tactic-fidelity rate over consecutive years, tactic-change events were relatively limited at the individual scale for most of the birds; they may be partly linked to the shift to the mate's wintering site as suggested in the Greenland white-fronted goose (*Anser albifrons flavirostris*; Marchi *et al.* 2010). The Pied avocet is indeed a monogamous mating species in which pairing may likely last for more than one season (Cramp & Simmons 1983; unpublished data), making this hypothesis plausible.

The survival estimate was particularly high (≥ 0.90) and did not differ among wintering tactics (*i.e.* the tactic effect was not retained by the model selection). These values are consistent with the high life expectancy of the species (Cramp & Simmons 1983; personal obs.). Furthermore, survival can be viewed as a proxy of wintering site quality (Peach *et al.* 1991, Schaub *et al.* 2005). In this case, most of the wintering sites in France and in the Iberian Peninsula that hosted Pied avocets over the study period can be qualified as suitable. Lok *et al.* (2011) and Sanz-Aguilar *et al.* (2012) reached the same conclusion based on high survival estimates for Spoonbills (*Platalea leucorodia leucorodia*), and Greater flamingos, respectively, which also winter in Iberian sites. The absence of harsh winters during the study period may explain both the high survival estimates and the fact that year effect was not retained in the model selection related to the survival parameter. In accordance with this explanation, Sanz-Aguilar *et al.* (2012) showed that punctual harsh winters may strongly affect bird survival.

To conclude, based on a 10-year ringing study, we showed very high fidelity of Pied avocets to their first-wintering tactic (SR, LR, or M), slightly influenced by age. Even if flexibility in tactic fidelity at the individual level was limited, it supports the facultative partial migration hypothesis (Lundberg 1987, Chapman *et al.* 2011, Alcock 2013). Moreover, in a companion study (Chambon *et al.* 2018), we highlighted the combined influence of context-dependent (natal colony as a proxy of habitat quality in winter, and hatching date) and intrinsic (body condition) variables on the probability for first-year Pied avocets to exhibit one of the three wintering tactics in their first winter; this also supports the hypothesis of facultative partial migration. We also assume that individual behavioural flexibility would be higher under harsher wintering conditions. Additional factors known to influence the choice of the wintering tactic, and ultimately tactic fidelity throughout the birds' lifetime (*e.g.* density-dependence, immune function, personality: Chapman *et al.* 2011, Vélez-Espino *et al.* 2013, Hegemann *et al.* 2015) could play a role in the case of Pied avocets. Investigating the relative importance of possible genetic factors would be of interest. The threshold model of migration advocates that *(i)* the mechanisms involved in the control of partial migration imply a genetic basis, and *(ii)* that environmental factors may modify the threshold that determines whether the genetic predisposition to migrate is expressed or not (Pulido 2011). For instance, assessing whether only migrant birds physiologically prepare for migration (*e.g.* levels of baseline corticosterone; Fudickar *et al.* 2013) would be an interesting perspective in this context.

6. Acknowledgements

First, we thank all the voluntary birdwatchers for re-sightings across the flyway. Then, we thank all nature reserves involved in the Avocet programme: Réserve naturelle des marais de Séné, Réserve Naturelle du marais de Müllembourg, Réserve naturelle de Lilleau des Niges, and Réserve naturelle de Moëze-Oléron. We particularly thank Frédéric Touzalin for his huge contribution to the Avocet programme (ringing skills and re-sightings), and José Alves, Claudine de le Court and Alfonso Rocha who notably helped with access to the staging sites in the Iberian Peninsula. This work was supported by the 'Ministère de l'Education Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche' (Ph.D. grant to R.C.). Finally, we thank two anonymous reviewers for their constructive comments on an earlier draft. Annie Buchwalter edited the final version of the manuscript.

7. References

Adret, P. (1983). Une étude des comportements parentaux de l'avocette en colonie de reroduction. Organisation spatiale inter- et intra-familiale. *Canadian Journal of Zoology, 61*(3), 603–615.

Alcock, J. (2013). *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Arnason, A. N. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Researches on Population Ecology, 15*(2), 1–8.

Bearhop, S., Hilton, G. M., Votier, S. C., & Waldron, S. (2004). Stable isotopes ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society B, 271*, 215–218.

Berthold, P. (2001). *Bird migration: a general survey*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Biebach, H. (1983). Genetic determination of partial migration in the European robin (*Erithacus rubecula*). *The Auk, 100*(3), 601–606.

Brown, C. R., & Bomberger Brown, M. (1996). *Coloniality in the cliff swallow*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Brown, C. R., Brown, M. B., & Brazeal, K.R. (2008). Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour, 76*(4), 1201–1210.

Brownie, C., Hines, J. E., Nichols, J. D., Pollock, K. H., & Hetsbeck, J. B. (1993). Capture-recapture studies for multi-strata including non-Markovian transitions. *Biometrics, 49*(4), 1173–1187.

Buchanan, J. B, Lyons, J. E., Salzer, L. J., Carmona, R., Arce, N., Wiles, G. J., Brady, K., Hayes, G. E., Desimone, S. M, Schirato, G., & Michaelis, W. (2012). Among-year site fidelity of red knots during migration in Washington. *Journal of Field Ornithology, 83*(3), 282–289.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. New York, NY: Springer.

Burton, N. H. K., & Evans, P. R. (1997). Survival and winter site-fidelity of turnstones *Arenaria interpres* and purple sandpipers *Calidris maritima* in northeast England. *Bird Study, 44*(1), 35–44.

Catry, T., Alves, J. A., Gill, J. A., Gunnarsson, T. G., & Granadeiro, J. P. (2012). Sex promotes spatial and dietary segregation in a migratory shorebird during the non-breeding season. *PLoS One, 7*(3), e33811.

Chambon, R., Dugravot, S., Paillisson, J. M., Lemesle, J. C., Ysnel, F., & Gélinaud, G. (2018). Partial migration in inexperienced Pied avocets (*Recurvirostra avosetta*): distribution pattern and correlates. *Journal of Avian Biology, 49*(6), e01549.

Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J. A., & Hansson, L. A. (2011). The ecology and evolution of partial migration. *Oikos, 120*(12), 1764–1775.

Choquet, R., Reboulet, A. M., Lebreton, J. D., Gimenez, O., & Pradel, R. (2005). U-CARE 2.2 User's Manual. Montpellier, F: CEFE/CNRS.

Choquet, R., Rouan, L., & Pradel, R. (2009). Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. In D. L., Thomson, E. G. Cooch, & M. J. Conroy (Eds.), *Modeling Demographic Processes in Marked Populations* (pp. 845–865). New York, NY: Springer.

Colwell, M. A. (2010). *Shorebird ecology, conservation, and management*. California, CA: University of California Press.

Cramp, S., & Simmons, K. E. L. (1983). *The Birds of the Western Palaearctic*. Vol. *2*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Cristol, D. A., Baker, M. B., & Carbone, C. (1999). Differential migration revisited: latitudinal segregation by age and sex class. In V. Nolan Jr., E. D. Ketterson, & C. F. Thompson (Eds.), *Current Ornithology* (pp. 33–88). Vol. *15*. New York, NY: Springer.

Crone, E. E. (2001). Is survivorship a better fitness surrogate than fecundity? *Evolution, 55*(12), 2611–2614.

Dingle, H. (2014). *Migration: the biology of life on the move*. Oxford, U.K.: Oxford University Press.

Fudickar, A. M., Schmidt, A., Hau, M., Quetting M., & Partecke, J. (2013). Female-biased obligate strategies in a partially migratory population. *Journal of Animal Ecology, 82*(4), 863–871.

Gauthreaux, S. A., Jr. (1978). The ecological significance of behavioral dominance. In P. P. G. Bateson, & P. H. Klopfer (Eds.), *Perspectives in Ethology* (pp. 17–54). New York, NY: Plenum Press.

Gauthreaux, S. A., Jr. (1982). The ecology and evolution of avian migration systems. In D. S. Farner, & J. R. King (Eds.), *Avian Biology* (pp. 93–167). New York, NY: New York Academic Press.

Gillis, E. A, Green, D. J., Middleton, H. A., & Morrissey, C.A. (2008). Life history correlates of alternative migratory strategies in American dippers. *Ecology, 89*(6), 1687–1695.

Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour, 28*(4), 1140–1162.

Grosbois, V., & Tavecchia, G. (2003). Modeling dispersal with capture-recapture data: disentangling decisions of leaving and settlement. *Ecology, 84*(5), 1225–1236.

Gunnarsson, T. G., Gill, J. A., Newton, J., Potts, P. M., & Sutherland W. J. (2005). Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B, 272*, 2319–2323.

Hegemann, A., Marra, P. P., & Tieleman, B. I. (2015). Causes and consequences of partial migration in a passerine bird. *The American Naturalist, 186*(4), 531–546.

Hötker, H. (1998). Choice of winter quarters in avocets (*Recurvirostra avosetta*). *Biologia E Conservazione Della Fauna, 102*, 118–122.

Hötker, H. (2002). Arrival of Pied avocets *Recurvirostra avosetta* at the breeding site: effects of winter quarters and consequences for reproductive success. *Ardea, 90*(3), 379–387.

Iverson, S. A., & Esler, D. (2006). Site fidelity and the demographic implication of winter movements by a migratory bird, the harlequin duck *Histrionicus histrionicus*. *Journal of Avian Biology, 37*(3), 219–228.

Ketterson, E. D., & Nolan, V., Jr. (1983). The evolution of differential bird migration. In R. F. Johnston (Ed.), *Current ornithology* (pp. 357–402). Vol. *1*. New York, NY: Plenum Press.

Lack, D. (1943). The problem of partial migration. *British Birds, 37*, 122–130.

Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs, 62*(1), 67–118.

Lok, T., Overdijk, O., Tinbergen, J. M., & Piersma, T. (2011). The paradox of spoonbill migration: most birds travel to where survival rates are lowest. *Animal Behaviour, 82*(4), 837–844.

Lok, T., Overdijk, O., & Piersma, T. (2015). The cost of migration: spoonbills suffer higher mortality during trans-Saharan spring migrations only. *Biology Letters, 11*(1), 20140944.

Lourenço, P. M., Alves, J. A., Reneerkens, J., Jelle Loonstra, A. H., Potts, P. M., Granadeiro, J. P., & Catry, T. (2016). Influence of age and sex on winter site fidelity of sanderlings *Calidris alba*. *PeerJ, 4*, e2517.

Lundberg, P. (1987). Partial bird migration and evolutionary stable strategies. *Journal of Theoretical Biology, 125*(3), 351–360.

Lundberg, P. (1988). The evolution of partial migration in birds. *Trends in Ecology & Evolution, 3*(7), 172–175.

Marchi, C., Sans, I. F., Blot, E., Hansen, J., Walsh, A. J., Frederiksen, M., & Fox, A. D. (2010). Between-winter emigration rates are linked to reproductive output in greenland white-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris*. *Ibis, 152*(2), 410–513.

Marques, P. A. M., Sowter, D., & Jorge P. E. (2010). Gulls can change their migratory behavior during lifetime. *Oikos, 119*(6), 946–951.

Murphy, S. P., Virzi, T., & Sanders, F. (2017). Exploring differences in adult survival and site fidelity of migratory and non-migratory American oystercather (*Haematopus palliatus*) populations. *Waterbirds, 40*(1), 32–43.

Newton, I. (2008). *The migration ecology of birds*. Oxford, U.K.: Academic Press.

Norris, D. R., Marra, P. P., Kyser, T. K., Sherry, T. W., & Ratcliffe, L. M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B, 271*, 59–64.

Norris, D. R., & Marra, P. P. (2007). Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor, 109*(3), 535–547.

Peach, W., Baillie, S., & Underhill, L. (1991). Survival of British sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis, 133*(3), 300–305.

Pearce-Higgins, J. W., & Green, R. E. (2014). *Birds and climate change: impacts and conservation responses*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Pradel, R., Gimenez, O., & Lebreton, J. D. (2005). Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation, 28*(2), 189–204.

Pulido, F. (2011). Evolutionary genetics of partial migration – the threshold model of migration revis(it)ed. *Oikos, 120*(12), 1776–1783.

Robertson, G. J., & Cooke, F. (1999). Winter philopatry in migratory waterfowl. *The Auk, 116*(1), 20–34.

Rockwell, S. M., Wunderle, J. M., Jr., Sillet, T. S., Bocetti, C. I., Ewert, D. N., Currie, D., White, J. D., & Marra, P. P. (2017). Seasonal survival estimation for a long-distant migratory bird and the influence of winter precipitation. *Oecologia, 183*, 715–726.

Sæther, B. E., & Bakke, O. (2000). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology, 81*(3), 642–653.

Salvig, J. C. (1995). Migratory movements and mortality of Danish avocets *Recurvirostra avosetta*. *Ringing & Migration, 16*, 79–90.

Sanz-Aguilar, A., Béchet, A., Germain, C., Johnson, A. R., & Pradel, R. (2012). To leave or not to leave: survival trade-offs between different migratory strategies in the greater flamingo. *Journal of Animal Ecology, 81*(6), 1171–1182.

Schaub, M., Kania, W., & Köppen, U. (2005). Variation in primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology, 74*(4), 656–666.

Schwabl, H., & Silverin, B. (1990). Control of partial migration and autumnal behaviour. In Gwinner, E. (Ed.), *Bird migration: physiology and ecophysiology* (pp. 144–155). Berlin, D: Springer.

Schwarz, C. J., Schweigert, J. F., & Arnason, A. N. (1993). Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics, 49*(1), 177–193.

Sedinger, J. S., Ward, D. H., Schamber, J. L., Butler, W. I., Eldridge, W. D., Conant, B., Voelzer, J. F., Chelgren, N. D., & Herzog M. P. (2006). Effects of el Niňo on distribution and reproductive performance of black brant. *Ecology, 87*(1) 151–159.

Touzalin, F. (2017). *Evolutionary demography of a partial migrant shorebird species* (Doctoral thesis). Toulouse, F: Toulouse University Press.

Townshend, D. J. (1985). Decisions for a lifetime : establishment of spatial defence and movement patterns by juvenile grey plovers (*Pluvialis squatarola*). *Journal of Animal Ecology, 54*(1), 267–274.

Vélez-Espino, L. A., McLaughlin, R. L., & Robillard, M. (2013). Ecological advantages of partial migration as conditional strategy. *Theoretical Population Biology, 85*, 1–11.

Watier, J. M., & Fournier, O. (1980). Eléments de démographie de la population d'avocettes (*Recurvirostra avosetta*) de la côte atlantique française. *L'oiseau et R.F.O., 3*, 308–321.

Yoder, J. M., Marschall, E. A., & Swanson, D. A. (2004). The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology, 15*, 469–476.

8. Supplementary Material

8.1. Appendix 1: Elementary probability matrices

Patterns of the elementary probability matrices (IS: initial state probabilities – the probability for an individual observed for the first time to adopt one of the three wintering tactics, S: survival, F: tactic fidelity, C: tactic change, and R: re-sighting) defined in E-SURGE (GEPAT module) version 2.1.3 to build the different models to be tested. Respectively, 'Fi' and 'Le' mean fidelity to a given tactic and leaving the focal tactic. The 'dead' and 'not seen' states are represented by † and 0, respectively. Estimates are represented by letters within the matrices (I, S, C, T and R), and complements (1 minus estimate) are represented by *.

IS =

	SR	LR	M
	I	I	*

S =

	SR	LR	M	†
SR	S	-	-	*
LR	-	S	-	*
M	-	-	S	*
†	-	-	-	*

F =

	FiSR	LeSR	FiLR	LeLR	FiM	LeM	†
SR	F	*	-	-	-	-	-
LR	-	-	F	*	-	-	-
M	-	-	-	-	F	*	-
†	-	-	-	-	-	-	*

C =

	SR	LR	M	†
FiSR	*	-	-	-
LeSR	-	C	*	-
FiLR	-	*	-	-
LeLR	*	-	C	-
FiM	-	-	*	-
LeM	C	*	-	-
†	-	-	-	*

R =

	0	SR	LR	M
SR	*	R	-	-
LR	*	-	R	-
M	*	-	-	R
†	*	-	-	-

8.2. Appendix 2: Goodness-of-fit (GOF) results

Table A1. Results of the different subcomponents of goodness-of-fit (GOF) of the Jolly Move (JMV) model, using U-CARE programme (version 2.3.4). The 3G.SR subcomponent was removed to adjust the global level of overdispersion (ĉ of the Global Test*) in accordance with the *S* structure of the initial model used in the model selection procedure. The meanings of all subcomponents are described in Choquet *et al.* (2005) and Pradel *et al.* (2005).

Test	χ^2	p	df	ĉ
WBWA	43.82	0.00	16	2.74
3G.SR	-	-	-	-
3G.SM	62.47	0.83	74	0.84
M.ITEC	26.08	0.02	13	2.01
M.LTEC	9.24	0.16	6	1.54
Global Test*	141.61		109	1.30

References:

Choquet, R., Reboulet, A. M., Lebreton, J. D., Gimenez, O., & Pradel, R. (2005). U-CARE 2.2 User's Manual. Montpellier, F: CEFE/CNRS.

Pradel, R., Gimenez, O., & Lebreton, J. D. (2005). Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation, 28*(2), 189–204.

8.3. Appendix 3: Tested models

Table A2. List of all the different structures (language used in E-SURGE GEMACO module) tested on *S* (survival), *F* (tactic fidelity), and *C* (tactic change) parameters by model selection, in the three steps of the modelling procedure (step 1: *S*, step 2: *F*, and step 3: *C*). *IS* was typically allowed to vary among tactics ('to'), and *R* was allowed to differ among tactics ('f') and years ('t'). For instance, the three-age-classes variable distinguishing tactic fidelity or tactic change for second-, third- and >third-winter birds was coded 'a(1,2,3:10)' (10 'year old' being the older age allowed by our study period; 'a(1,2,3:10)' equivalent to 'a(1)+a(2)+a(3:10)'). In steps 2 and 3, 'Tactic' referred to the tactic displayed by birds in their first winter (group covariate). For *C* structure, the site variable involved a variation of the probability of adopting a given tactic between the two possible other ones, according to the tactic abandoned ('f.to'). The structures of the first line corresponded to the initial model: $S_{a(1)+a(2:10).f.t}$ $F_{f.t}$ $C_{f.to.t}$ $R_{f.t}$

S structures (step 1)	*F* structures (step 2)	*C* structures (step 3)
a(1)+a(2:10).f.t	f.t	f.to.t
a(1)+a(2:10).f(1 2,3).t	a(1,2:10).f.t	a(1,2:10).f.to.t
a(1)+a(2:10).f	a(1,2,3:10).f.t	a(1,2,3:10).f.to.t
a(1)+a(2:10).f(1 2,3)	a(1,2,3,4:10).f.t	a(1,2,3,4:10).f.to.t
a(1)+a(2:10).t	a(1).f.t+a(2:10).f.Tactic.t	a(1).f.to.t+a(2:10).f.to.Tactic.t
a(1)+a(2:10)	a(1).f.t+a(2,3:10).f.Tactic.t	a(1).f.to.t+a(2,3:10).f.to.Tactic.t
	a(1).f.t+a(2,3,4:10).f.Tactic.t	a(1).f.to.t+a(2,3,4:10).f.to.Tactic.t
	f	f.to
	a(1,2:10).f	a(1,2:10).f.to
	a(1,2,3:10).f	a(1,2,3:10).f.to
	a(1,2,3,4:10).f	a(1,2,3,4:10).f.to
	a(1).f+a(2:10).f.Tactic	a(1).f.to+a(2:10).f.to.Tactic
	a(1).f+a(2,3:10).f.Tactic	a(1).f.to+a(2,3:10).f.to.Tactic
	a(1).f+a(2,3,4:10).f.Tactic	a(1).f.to+a(2,3,4:10).f.to.Tactic
	t	
	a(1,2:10).t	
	a(1,2,3:10).t	
	a(1,2,3,4:10).t	
	a(1,2:10)	
	a(1,2,3:10)	
	a(1,2,3,4:10)	

8.4. Appendix 4: Site-fidelity index

We investigated site fidelity since the first winter of the birds, conditional on fidelity to the first wintering tactic. Site fidelity was estimated independently for the locally resident (LR) and migrant (M) tactics. For this purpose, we only selected the occasions for which re-sightings matched the first tactic of the birds. For each bird, we calculated a site-fidelity index (SFI), as described in Catry *et al.* (2012):

$$SFI = 1 - \frac{ni - 1}{n - 1} \times \frac{pi}{oi - 1}$$

This index, ranging from 0 (no fidelity) to 1 (complete fidelity), takes into account the number of sites (ni) used by individual i, the total number of surveyed sites (n), the number of site change (pi) performed by individual i and the total number of sightings (oi) of individual i. In our case, for each bird qualified as LR in its first winter, n was set to 11 (*i.e.* the 12 French wintering sites involved in the present study minus one site – natal site – corresponding to the strictly resident tactic for each bird; **Fig. 1a**), and oi was the total number of occasions that matched the LR tactic. For each bird qualified as M in its first winter, n was set to 6 (*i.e.* the 6 Iberian wintering sites involved in the present study; **Fig. 1b**), and oi was the total number of occasions that matched the M tactic. The SFI was calculated for 163 and 27 birds displaying a LR or M tactic as first wintering behaviour, respectively. Lastly, oi ranged from 2 to 9 (with a median value of 3), and systematically included the first occasion (winter).

References:

Catry, T., Alves, J. A., Gill, J. A., Gunnarsson, T. G., & Granadeiro, J. P. (2012). Sex promotes spatial and dietary segregation in a migratory shorebird during the non-breeding season. *PLoS One, 7*(3), e33811.

8.5. Appendix 5: Model selection results

Table A3. Model selection result at each step of the modelling procedure (step 1: survival parameter – *S*, step 2: tactic-fidelity parameter – *F*, and step 3: tactic-change parameter – *C*), from E-SURGE programme. The model corresponding to the most competitive structure for each parameter of interest is in bold. Each model was run three times with different initial parameter values to ensure convergence to the lowest deviance (Lebreton & Pradel 2002). Overall, the best model can be written as follows: $S_{a(1)+a(2:10)}$ $F_{a(1).f+a(2:10).f.Tactic}$ $C_{f.to}$ $R_{f.t}$

Parameter	Structure	k	Deviance	QAICc	ΔQAICc	Akaike Weight
S	**a(1)+a(2:10)**	**93**	**4 574.52**	**3 717.78**	**0.00**	**0.71**
S	a(1)+a(2:10).f(1 2,3)	94	4 575.24	3 720.63	2.85	0.17
S	a(1)+a(2:10).f	95	4 573.22	3 721.36	3.58	0.12
S	a(1)+a(2:10).t	101	4 566.34	3 729.89	12.11	0.00
S	a(1)+a(2:10).f(1 2,3).t	110	4 561.49	3 747.12	29.34	0.00
S	a(1)+a(2:10).f.t	119	4 553.68	3 762.35	44.57	0.00
F	**a(1).f+a(2:10).f.Tactic**	**75**	**4 582.09**	**3 683.00**	**0.00**	**0.80**
F	f	66	4 614.13	3 687.74	4.74	0.07
F	a(1,2,3:10).f	72	4 597.20	3 687.96	4.96	0.07
F	a(1,2:10).f	69	4 607.65	3 689.36	6.36	0.03
F	a(1,2,3,4:10).f	75	4 592.69	3 691.16	8.16	0.01
F	a(1,2:10)	65	4 623.09	3 692.43	9.43	0.01
F	a(1,2,3:10)	66	4 620.44	3 692.59	9.59	0.01
F	a(1,2,3,4:10)	67	4 620.31	3 694.70	11.70	0.00
F	a(1).f+a(2,3:10).f.Tactic	84	4 578.06	3 700.07	17.07	0.00
F	a(1).f+a(2,3,4:10).f.Tactic	93	4 553.59	3 701.69	18.69	0.00
F	t	73	4 613.15	3 702.45	19.45	0.00
F	a(1).f.t+a(2:10).f.Tactic.t	102	4 545.54	3 716.20	33.20	0.00
F	f.t	93	4 574.52	3 717.78	34.78	0.00
F	a(1,2:10).t	82	4 608.13	3 718.69	35.69	0.00
F	a(1).f.t+a(2,3:10).f.Tactic.t	111	4 530.75	3 725.82	42.82	0.00
F	a(1,2,3:10).t	90	4 597.74	3 728.81	45.81	0.00
F	a(1).f.t+a(2,3,4:10).f.Tactic.t	120	4 530.46	3 746.87	63.87	0.00
F	a(1,2:10).f.t	120	4 535.63	3 750.85	67.85	0.00
F	a(1,2,3:10).f.t	144	4 505.92	3 786.16	103.16	0.00
F	a(1,2,3,4:10).t	97	4 672.36	3 802.22	119.22	0.00
F	a(1,2,3,4:10).f.t	165	4 482.58	3 820.90	137.90	0.00

Table A3. (continued)

Parameter	Structure	k	Deviance	QAICc	ΔQAICc	Akaike Weight
C	**f.to**	**48**	**4 600.76**	**3 638.41**	**0.00**	**0.63**
C	a(1,2:10).f.to	51	4 595.36	3 640.70	2.28	0.20
C	a(1,2,3:10).f.to	54	4 588.11	3 641.58	3.17	0.13
C	a(1,2,3,4:10).f.to	57	4 583.31	3 644.38	5.97	0.03
C	a(1).f.to+a(2:10).f.to.Tactic	57	4 586.59	3 646.90	8.49	0.01
C	a(1).f.to+a(2,3:10).f.to.Tactic	66	4 574.61	3 657.34	18.93	0.00
C	a(1).f.to+a(2,3,4:10).f.to.Tactic	75	4 563.43	3 668.65	30.23	0.00
C	f.to.t	75	4 581.91	3 682.86	44.45	0.00
C	a(1,2:10).f.to.t	102	4 554.90	3 723.40	84.99	0.00
C	a(1,2,3:10).f.to.t	126	4 542.09	3 770.16	131.75	0.00
C	a(1).f.to.t+a(2:10).f.to.Tactic.t	140	4 527.75	3 793.12	154.70	0.00
C	a(1,2,3,4:10).f.to.t	147	4 530.28	3 812.33	173.92	0.00
C	a(1).f.to.t+a(2,3:10).f.to.Tactic.t	187	4 510.86	3 899.74	261.33	0.00
C	a(1).f.to.t+a(2,3,4:10).f.to.Tactic.t	220	4 496.91	3 978.48	340.06	0.00

References:

Lebreton, J. D., & Pradel, R. (2002). Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics, 29*, 353–369.

Chapitre IV

ARTICLE 3

Paradoxical natal philopatry over the lifetime in a pionneer shorebird species

Chambon[1,*], R., Gélinaud[2,3], G, Ysnel[1], F. & Dugravot[1], S.

[1]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Rennes 1, Rennes, France.

[2]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France.

[3]Réserve Naturelle des Marais de Séné, Bretagne Vivante/S.E.P.N.B., Séné, France.

*E-mail : remi.chambon.1@gmail.com

En Préparation

Keywords:

Bird, breeding dispersal, E-SURGE, natal dispersal, site fidelity.

1. Abstract

Breeding selection over consecutive breeding seasons may have important consequences at the individual and population levels. Breeding-site fidelity is expected to be advantageous for individuals in terms of familiarity with the environment. However, such advantages may be strongly modulated by the stability and predictability of the habitats. Moreover, the choice of the wintering site may also influence both site fidelity and inter-site movements. We investigated survival, site fidelity and inter-site movements of a semi-colonial pioneer shorebird species, the Pied avocet (*Recurvirostra avosetta*), using a 10-year capture-recapture dataset. Birds studied originated from the French Atlantic partially migrant subpopulation and were ringed when they were chicks. More specifically, they originated from five of the major French breeding sites included in protected and managed areas. We found that birds were strongly faithful to their natal site over a long-term period and that the choice of the wintering ground influenced site fidelity across breeding seasons. In addition, our study highlighted that inter-site movements were highly structured spatially. The effect of habitat management on the strong natal philopatry reported in this species over a long-term period was discussed. Consequently, our results may contribute to provide a management framework for conservation issues.

2. Introduction

Breeding site selection is a major decision that iteroparous species regularly face. Dispersal movements, which lead to a change of breeding site, are traditionally categorized into two types (Greenwood *et al.* 1979, Clobert *et al.* 2001): *(i)* natal dispersal is the change of location between the natal event and the first breeding events (inexperienced individuals regarding breeding event), and *(ii)* breeding dispersal is the change of location between the successive reproductive seasons of experienced birds (*i.e.* individuals that have already attempted to breed at least once). On the whole, the decision to move or not to another site over successive years may have important consequences at the individual (Forero *et al.* 1999, Clobert *et al.* 2001, Germain *et al.* 2017) and population levels (Clobert *et al.* 2001, Ortego *et al.* 2008, Tenan *et al.* 2017).

Although birds can move easily, the occurrence of dispersal and the related distances are variable among species or taxa, and are sometimes particularly limited (Paradis *et al.* 1998, Wheelwright & Mauck 1998, Huyvaert & Anderson 2004). Several variables may influence dispersal parameters and more generally breeding site selection over years. For instance, the rate of breeding-sites changes may decrease with distances (Serrano *et al.* 2003, Citta & Lindberg 2007, Péron *et al.* 2010). Such a pattern probably results from the prospecting behaviour of the birds in the vicinity of their breeding site in order to collect public information (*i.e.* local performance of consepecifics) or other cues such as number of breeding pairs, for further breeding habitat selection (Doligez *et al.* 2002, Doligez *et al.* 2004, Ward 2005, Calabuig *et al.* 2008a, Calabuig *et al.* 2010). However, the dispersal decision may also strongly depend on the previous breeding success of experienced birds (Switzer 1997, Calabuig *et al.* 2008b) in comparison to the performance of their conspecific neighbours (Doligez *et al.* 2002, Boulinier *et al.* 2008). Consequently, the experience of the birds may be particularly decisive, and the age of the birds can influence return rates and dispersal patterns since age generally increases individual breeding experience and competitiveness (Greenwood 1980, Pradel *et al.* 1997, Balkiz *et al.* 2010, Péron *et al.* 2010). Furthermore, the wintering and breeding regions may be particularly connected in migratory species, the breeding area influencing the wintering quarter selection (migratory connectivity: Webster & Marra 2005). Nevertheless, very little is known about the extent to which the choice of the wintering ground can modulate

breeding-site-fidelity patterns, notably in partially migrant bird populations (Lundberg 1988, Newton 2008, Chapman *et al.* 2011).

Overall, several hypotheses tend to consider site fidelity as an advantageous behavioural option in term of fitness. More precisely, site fidelity may support site familiarity which could provide useful information on predation risk and food resources (Greenwood 1980, Isbell, Cheney & Seyfarth 1990, Jacquot & Solomon 1997, Yoder *et al.* 2004), and significantly improve individual survival (Brown *et al.* 2008). Moreover, site fidelity may limit the time and energy expenditures devoted to the prospection for new breeding sites and to agonistic interactions, while promoting the advantages of familiarity among neighbours (Allainé 1991, Eason & Hannon 1994, Brown & Bomberger Brown 1996, van der Jeugd *et al.* 2002, Temple *et al.* 2006, Grabowska-Zhang *et al.* 2012). For experienced birds, natal philopatry is a specific case of site fidelity to their natal ground that may strengthen some site-fidelity advantages (Nottebohm 1972, Anderson *et al.* 2014). Nevertheless, the advantages of site fidelity and the resulting patterns of dispersal may be particularly modulated by the stability and predictability of the breeding habitats (notably regarding nesting substrate and food resources availability; Greenwood 1980, Robinson & Oring 1997, Coulson 2016).

Many capture-recapture (CR) data are based on individuals ringed as adults (Thorup *et al.* 2014). Consequently, few studies have discriminated between natal and breeding dispersal contexts, and examined the role of the natal site on site fidelity and dispersal movements in birds over long-term periods (*e.g.* Balkiz *et al.* 2010, Péron *et al.* 2010). Moreover, most of these works were restrained to relatively limited spatial scales. Such limitation may tend to underestimate true survival and dispersal rates, notably in young birds. Our 10-year CR data provided a unique opportunity to examine survival, breeding-site-fidelity and dispersal patterns of a semi-colonial shorebird species (Cramp & Simmons 1983), the Pied avocet, across both large and fine spatial scales. The birds originated from the French Atlantic subpopulation of the western European breeding population (Hötker & Dodman 2009), and more precisely from five of the major French Atlantic breeding sites. They were subsequently re-sighted throughout the breeding range of the western European breeding population.

We first used CR modelling to examine patterns of survival, site fidelity, and dispersal movements in consecutive years, over a long-term period. The Pied avocet is a pioneer species

nesting in substrates with low-density vegetation cover within coastal weltands (Cramp & Simmons 1983, Sueur *et al.* 2007, Thorup & Bregnballe 2015). In the middle of the 20th century, the species (re)settled the littoral of Western Europe (Hötker & West 2006, BirdLife International 2015), notably thanks to the creation of suitable breeding grounds in nature reserves and other types of protected areas (Birds and Habitat Directives; Lang 1982, Donald *et al.* 2007). These managed sites contrast with the unstable habitats originally used by the Pied avocets. In this context, since most of the current French breeding sites are managed to promote breeding of ground-nesting birds and are consequently predictable regarding nesting requirements, we expected a strong site fidelity to their natal site for the French Pied avocets over their lifetime. Furthermore, the French Pied avocets are partially migrant, birds adopting a given year one of three wintering tactics since their first winter (Chambon *et al.* 2018): overwintering in *(i)* the natal site, *(ii)* a neighbouring French site, and *(iii)* a site located in another subpopulation (mainly in the Iberian Peninsula) through a migration movement. Since wintering locations were available, we therefore tested whether breeding-site fidelity is influenced by the wintering-ground selection. We predicted the highest site-fidelity propensity over two consecutive breeding seasons for the birds that overwintered in the site used for breeding the first of the two years. The lowest propensity was expected for birds that overwintered in another French site, likely located in the vicinity of other suitable breeding sites, thereby increasing dispersal opportunities. Since migration generally involves a return to the departure site, we also predicted a strong breeding-site fidelity for migrant birds.

3. Methods

3.1. Breeding sites and ringed birds

From 2006 to 2015, a ringing campaign was simultaneously carried out in five of the major breeding sites of Pied avocets distributed along the French Atlantic coast (**Fig. 1**): *(i)* the gulf of Morbihan (Mo), *(ii)* the marshes of Mesquer (Me), *(iii)* the marshes of Guérande (Gu), *(iv)* the bay of Bourgneuf, including the island of Noirmoutier (Bo), and *(v)* the island of Ré (Re). Each breeding site correspond to a wetland entity composed of a mosaic of man-made ponds (*i.e.* mainly salt pans) used by the birds for feeding, resting, and breeding. More specifically, Pied avocets nested on the ground, mainly on islets, in conspecific groups distributed among the suitable ponds. These sites were separated by unsuitable habitats, and distance between them ranged from 13 to 208 km (orthodromic distances; **Appendix 1**, **Table A1**). The number of breeding pairs estimated for each site was relatively stable between 2006 and 2016, excepted for Me and Gu for which this estimate increased (variation approximately > 50% from 2006 to 2016, unpublished data).

Every year (except in 2007 for Bo, and in 2012 for Mo), chicks were captured by hand just before fledging (*i.e.* when they were aged between 20 and 30 days) between April and August. Overall, 2 099 chicks were captured and ringed during this period: 226, 437, 590, 339 and 507 from Mo, Me, Gu, Bo and Re, respectively. Once captured, each bird was ringed with a metal ring from the French Ringing Scheme (C.R.B.P.O.) on the right tarsometatarsus, and with a unique colour combination fixed onto the two tibiotarsi. For Me, Gu and Re, ringed chicks represented more than 50% of the fledglings counted in these sites from 2006 to 2015 (approximately 40% for Mo and 25% for Bo). Then, the ringed birds were subsequently re-sighted or not during the following breeding periods within the breeding range of the western European breeding population of Pied avocets (Hötker & Dodman 2009).

Re-sightings came from a network of professional ornithologists and amateur bird-watchers. The five breeding sites described above were monitored every year with a relatively strong and stable observation effort across years. Indeed, each pond of these sites was generally prospected two to four times per month between March and August. Re-sightings from other breeding sites distributed along the French Atlantic coast and located in other western European subpopulations were also collected, but with a lower observation effort.

For our analyses, we took into account each of the five breeding sites where ringed birds were born (Mo, Me, Gu, Bo, and Re). Furthermore, for the sake of simplification, re-sightings from the other French and European breeding sites were respectively pooled and considered as two artificial breeding sites as follows: elsewhere in France (EwF; **Appendix 2**), and elsewhere in Europe (EwE; **Appendix 2**). These two additional sites allowed us to estimate dispersal movements across a wide geographical range, and to maximise the tendency of estimating true survival rather than local survival.

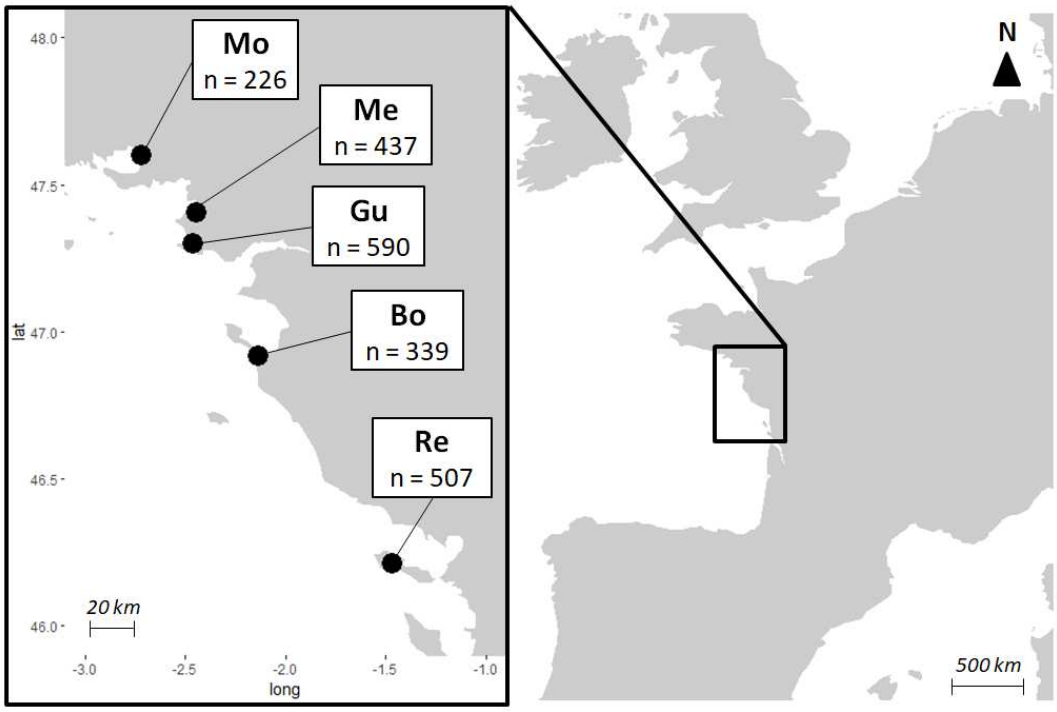


Fig. 1. Location of the five French breeding sites (Mo, Me, Gu, Bo and Re) where the 2 099 ringed Pied avocets were born. The numbers of individuals taken into account for this study are reported for each natal site.

3.2. Individual encounter histories

Re-sightings were treated as CR data (Lebreton *et al.* 1992). Years were considered as occasions, and individual encounter histories were composed of a single location *per* occasion (*i.e.* in one of the 7 breeding sites considered for the analyses) when the birds were re-sighted in the given year. For each bird, the first location referred to the natal site (*i.e.* the ringing event). We only considered re-sightings collected between April and June (restricted breeding

period) to avoid transient birds at the end of the breeding period, and to avoid re-sightings associated to late laying of a second clutch of eggs.

Many birds were re-sighted several times during the restricted period *per* year. Since CR analyses required one location *per* occasion, we selected one unique site *per* year on the basis of the reproductive status of the ringed birds. This status was based on behavioural observations associated to the re-sightings, and on our field experience: *(i)* 'possible breeder' (*i.e.* seen in a breeding site), *(ii)* 'probable breeder' (*i.e.* agonistic interactions, mating, parading, alarming, prospecting for a nesting location, or building a nest), and *(iii)* 'confirmed breeder' (*i.e.* strong antipredator behaviour, close proximity to at least one chick or juvenile, or staying on a nest – incubation). It was not possible to assign a non-breeder status. The location of the first re-sighting associated to a 'confirmed breeder' status was selected for each occasion *per* bird. When no 'confirmed breeder' status was recorded for a given occasion, we selected the first 'probable breeder' status re-sighting. Then, if no 'probable breeder' status was recorded, we selected the re-sighting associated to a 'possible breeder' status which was the closest to the middle of the restricted breeding period (15th of May). We applied the same procedure independently of bird age since French-hatched Pied avocets are able to breed as early as when they are one-year old (Watier & Fournier 1980; personal obs.).

Individual re-sightings were thus selected from 2007 to 2016, and 1 262 ringed Pied avocets (60%; n = 141, 307, 386, 185 and 243 birds born in Mo, Me, Gu, Bo, and Re, respectively; **Fig. 1**) were re-sighted at least once after their capture event through this data selection procedure. The individual histories related to these birds were overall composed of 3 790 re-sightings. Among all the one-year-old ringed birds observed in a given breeding site from 2007 and 2016, 19% exhibited a 'confirmed breeder' status, 43% a 'probable breeder' status, and the others a 'possible breeder' status. Then, in birds older than one year, 41%, 31%, and 28% of the re-sightings were associated to a 'confirmed breeder', 'probable breeder', and 'possible breeder' status, respectively. Moreover, since Pied avocets rarely skip breeding after their first breeding attempt (Cramp & Simmons 1983; Touzalin 2017), the risk of assigning a breeding site to a non-breeding event was relatively low for the birds from the second age class. Consequently, the sites assigned to the ringed birds along their individual history were actually used for breeding for most of the occasions.

3.3. Multisite capture-recapture modelling

We used a multisite (specific case of multistate) CR modelling approach (Arnason 1973; Brownie *et al.* 1993; Schwarz *et al.* 1993) to analyse individual encounter histories. More precisely, we applied the method proposed by Grosbois & Tavecchia (2003). This method, expressed as the product of elementary probability matrices (**Appendix 3**), can provide quantitative estimates of survival (*S*) from time *i* to time *i* + 1, then, conditional on survival, breeding-site fidelity (*F*) between time *i* and time *i* + 1, and conditional on emigration (1 - *F*), breeding-site change probability (*C*) to any other breeding site at time *i* + 1, while taking the re-sighting probability (*R*) into account. For each pair of consecutive occasions, all these parameters were estimated together in a multi-parameter CR model.

Each elementary probability matrix corresponded to a biological parameter that could be modelled independently as function of several variables (leading to different candidate functions for each parameter, thereafter called 'structures'). Theses structures allow testing different biological hypothesis on the basis of a model selection procedure. This model selection needed an initial model. The Jolly Move (JMV) model was used as initial model, and its structures allowed a variation of *S*, *F*, *C* and *R* probabilities with site and time (years). We tested the goodness-of-fit (GOF) of this model using the U-CARE programme version 2.3.4 (Choquet *et al.* 2005). The different components of the GOF test are detailed in Pradel *et al.* (2005). The 3G.SR component test indicated that newly ringed birds had a different probability of being later reencountered than older birds that was already ringed (transience effect; **Appendix 4**, **Table A2**). This subcomponent was removed to adjust the global level of overdispersion ($\hat{c}$ = 2.87; **Appendix 4**, **Table A2**) that was considered as reasonable. Thus, to account for the transience effect, a two-age-classes effect was added on the structure of the *S* parameter, distinguishing survival from hatching to the following breeding season, and the averaged survival between two successive years in older birds (until 10 years old).

Following Lok *et al.* (2011), the modelling procedure that consisted in testing different structures on the parameters of interest (*S*, *F* and *C*) was divided into three steps and based on the initial model. In step 1, the *F* and *C* structures were kept as in the initial model, and several structures were tested on *S*. These structures were compared and the most competitive one was selected. In step 3, different structures were tested and compared on *F*

while keeping the *S* and *C* structures as in the model selected in the step 1. In step 3, the *S* and *F* structures from the model selected in step 2 was conserved whereas several structures were tested and compared on *C*. The *R* structure (site and time dependent) was always maintained as in the initial model to adjust the estimates of the other parameters, according to potential variation in the observation effort. All the candidate structures on *S* included the two-age-classes variable previously described.

More concretely, in step 1, we tested whether the structure of the *S* structure of the initial model was better supported when keeping both site and year variations only on one of the two age classes, then by removing either the time or site effect on all the structures tested. The last structure tested on *S* included only the two-age-classes effect. In step 2, we tested whether the *F* structure of the model selected in the previous step was better supported when adding a two-, three- or four-age-classes effect. This effect tested for a progressive variation of fidelity in early years of life according to both site and year for each age class. Until four age classes were tested because even if most of the French Pied avocets are suspected to attempt to breed at one year old (as described earlier), all young Pied avocets are considered as recruited with certainty after three years of age (Touzalin 2017). Then, we tested whether the *F* structure was better supported when adding the natal colony of the birds as a group covariate (Mo, Me, Gu, Bo or Re) on the fidelity to a given site for birds older than one year. This effect would estimate their fidelity to their natal site between two consecutive years over a long-term period (natal philopatry) and would more generally indicate whether birds exhibited different fidelity patterns to breeding sites according to their natal origin. We finally tested whether all the previous candidate structures of *F* were better supported when removing either the year or site effect (with the group covariate), or both (keeping only the multi-age-classes effect). In step 3, we tested whether the *C* structure of the model retained in the previous step was better supported when adding a two-, three-, or four-age-classes effect. This multi-age-classes effect tested for a progressive variation of inter-site movement structure with age, according to the site left and year. Additionally, we tested the effect of the natal site covariate on these structures for birds older than one year, testing for a preferential destination according to the natal origin of the birds (*e.g.* specific return to the natal site). Then, we tested whether all these structures were better supported when removing the year

effect. The complete list of the candidate structyres tested and compared for each parameter of interest is provided in **Appendix 5**, **Table A3**.

We used the E-SURGE programme, version 2.1.3 (Choquet *et al.* 2009) to build the elementary probability matrices and to built and compare the different candidate structures tested on the three parameters of interest (see **Appendix 5**, **Table A3** for the formulation of each model using the model definition language of E-SURGE). Multisite models are sensitive to local minima during the likelihood maximisation procedure, so each model was run three times with different initial parameter values to ensure convergence to the lowest deviance (Lebreton & Pradel 2002). The comparison of the different structures was performed using the quasi Akaike information criterion corrected for small sample sizes and overdispersion (QAICc: Burnham & Anderson 2002). The adjusted level of overdispersion resulting from the GOF test was implemented in the model selection procedure to adjust the calculation of the QAICc. A model was considered to explain the data significantly better than the others when its QAICc value was at least two units lower. All final parameter estimates (ranging from 0 to 1, ± SE when available) resulted from the best supported model in step 3.

3.4. Site fidelity and wintering tactic

Using the re-sighting data collected between 2006 and 2015, we tested for a link between the breeding-site-fidelity probability over two successive years and the wintering ground selected during the inter-season of these two breeding seasons, for birds breeding in a French site the first of the two years. We adapted the terminology used in a previous work (Chambon *et al.* 2018) and distinguished three wintering tactics: *(i)* first-year birds wintering in their natal site and older birds wintering in the breeding site used in the previous breeding season – called strictly resident birds (SR), *(ii)* birds wintering in another French Atlantic site – called locally resident birds (LR), and *(iii)* individuals wintering in more distant sites located in other European grounds – called migrant birds (M). We selected 1 386 histories in which ringed birds were re-sighted in two consecutive breeding periods and additionally in the winter season occurring between these two periods. To analyze these data, we built a mixed generalized linear model (GLMM) with Binomial error family and logit link-function, in which we tested the simple and interaction effects of the wintering tactic and a two-age-classes component (n = 375 and 1 011 histories, related to one-year old – between the capture and

the following breeding season – and older birds, respectively). Since all the histories taken into account were related to 701 individuals, identity of the birds was used as a random effect in the model. Breeding site (Mo, Me, Gu, Bo, Re, or EwF) was also used as a random effect. Tests of type II were carried out and estimated marginal means (EMMeans) were used to perform pair-wise post-hoc Tukey comparisons by taking the effect of each significant variable into account. These statistical analyses were carried out using R version 3.4.1 (R Development Core Team 2017).

4. Results

4.1. Description of the individual encounter histories

As a descriptive stage, and based on all the individual encounter histories we analysed, *(i)* 275 ringed birds were re-sighted at least once in Mo, *(ii)* 353 in Me, *(iii)* 492 in Gu, *(iv)* 175 in Bo, *(v)* 224 in Re, *(vi)* 106 in the sites distributed along the French Atlantic coast – mainly located in the vicinity of Re, *(vii)* 7 on the French coast along the English channel, *(viii)* 4 in the Iberian Peninsula, *(ix)* 16 in the United Kingdom, *(x)* 66 along the coasts of Belgium, The Netherlands, Germany, and Denmark, *(xi)* 5 on the coasts of the Baltic sea, *(xii)* 1 in Poland, and *(xiii)* 1 on the French Mediterranean coast. The detailed locations of all the re-sightings taken into account in the CR analyses are available in the **Appendix 2**, with a specific focus on the EwF re-sightings.

4.2. Final multi-parameter model

The most competitive structure on survival supported in step 1 included only a two-age-classes effect on survival, distinguishing survial between the capture and the following breeding season and survival between two consecutive breeding seasons since the first breeding season following the capture (**Table 1**, and see **Appendix 6, Table A4** for details on the model selection). In step 2, the most competitive structure considered different site-dependent fidelity probabilities for one year old and older birds with a variation according to the natal site for the second age-class (**Table 1**). Finally, following the step 3, the best supported structure on site-change probability considered different probabilities according to the site abandoned and to the site subsequently chosen (**Table 1**). The final multi-parameter model was therefore: $S_{a(1,2:10)}\, F_{a(1).f+a(2:10).f.nat}\, C_{f.to}\, R_{f.t}$

From the final multi-parameter model, survival estimate was 0.66 ± 0.01 between the capture event and the following breeding season, then 0.91 ± 0.01 between two consecutive breeding periods in older birds. Then, for one year old birds, fidelity to the natal site differed according to the site (ranging from 0.51 ± 0.03 to 0.76 ± 0.05; **Fig. 2a**). More precisely, site fidelity was the lowest for birds from Me and Gu. For older individuals, breeding-site fidelity over two consecutive breeding seasons was influenced by the natal origin of the birds (**Fig. 2b**). More particularly, site fidelity to each of the five major French breeding sites (Mo, Me,

Gu, Bo, and Re) was much higher for the birds that were born in the given site (ranging from 0.79 ± 0.02 to 0.94 ± 0.01; **Fig. 2b**) than for the birds hatched in one of the other sites (ranging for 0.00 ± 0.00 to 0.79 ± 0.12; **Fig. 2b**). Site fidelity to EwF and EwE depended on the hatching site, and ranged from 0.10 ± 40 to 0.66 ± 0.09, and 0.52 ± 0.08 to 0.90 ± 0.05, respectively (**Fig. 2b**). Conditional on emigration, a preferential destination was detected according to the site abandoned (one or two destinations with relatively high estimates; **Fig. 3**). More precisely, Me was the preferential destination of birds leaving Mo (0.42 of probability for birds leaving Mo) and Gu (0.42). Moreover, Gu was the second preferential destination of birds leaving Mo (0.37), and the preferential destination of birds leaving Me (0.46), Bo (0.32), and breeding sites located in other European subpopulations (0.35). In addition, EwF was the second preferential destination of birds leaving Bo (0.29), and the preferential destination of birds leaving Re (0.72). Then, Re was the preferential destination of birds leaving the breeding sites constituting the EwF site (0.41). The details of all settlement probabilities (see **Appendix 7**, **Fig. A2**) suggest that dispersing birds preferentially selected close sites, inter-site-movement probabilities tending to decrease with distance for birds staying within the breeding area of the French Atlantic subpopulation. Finally, the re-sighting probability was allowed to differ among breeding sites and years, and was estimated as follows (mean ± SD across years): *(i)* Mo, 0.75 ± 0.20, *(ii)* Me, 0.65 ± 0.33, *(iii)* Gu, 0.72 ± 0.18, *(iv)* Bo, 0.37 ± 0.23, *(v)* Re, 0.54 ± 0.29, *(vi)* EwF, 0.33 ± 0.20, and *(vii)* EwE, 0.25 ± 0.09.

4.3. Site fidelity and wintering tactic

The simple effects of the wintering tactic (χ^2 = 66.49, DF = 2, p < 0.001) and age class (χ^2 = 7.21, DF = 1, p = 0.01) on the breeding-site-fidelity probability were significant, but the effect of the interaction term was not (χ^2 = 2.02, DF = 2, p = 0.36). Overall, post-hoc tests (**Fig. 4a**, **b**) highlighted that the site-fidelity probability was significantly the highest for the birds that wintered in their previous breeding site (SR, a1: 84% ± 2, a2: 89% ± 1) than for birds that wintered in a neighbouring site (LR, a1: 58% ± 4, a2: 68% ± 3), with an intermediate estimate for birds wintering in foreign quarters (M, a1: 73% ± 6, a2: 80% ± 4). For disperser birds, the selected breeding site matched with the site where they overwintered between the two breeding seasons for 58% (first age class) and 46% (second age class) of LR birds and for 45% (first age class) and 13% (second age class) of M birds.

Table 1. Model selection considering each step of the modelling procedure used in the analyses (step 1: survival parameter – *S*, step 2: site-fidelity parameter – *F*, and step 3: site-change parameter – *C*). The two most competitive structures are reported for each step. The description of the E-SURGE language used to build the different structures and the detailed model selection are available in **Appendix 6**, **Table A4**.

Parameter	Structure	k	Deviance	QAICc	ΔQAICc	Akaike Weight
S	a(1,2:10)	474	23 291.21	9 146.58	0.00	1.00
S	a(1)+a(2:10).t	482	23 263.61	9 155.92	9.34	0.01
F	a(1).f+a(2:10).f.nat	454	22 901.12	8 963.51	0.00	1.00
F	a(1).f+a(2,3:10).f.nat	489	22 813.48	9 015.71	52.19	0.00
C	f.to	151	23 255.74	8 413.05	0.00	1.00
C	a(1,2:10).f.to	176	23 198.32	8 445.96	32.91	0.00

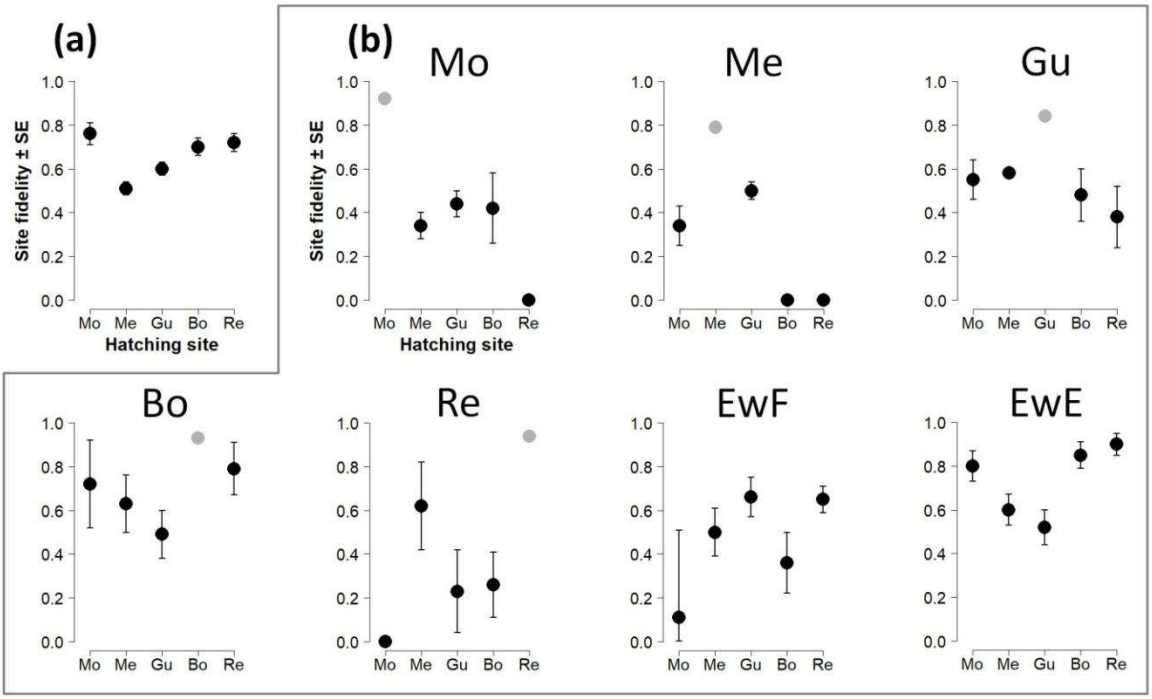


Figure 2. Site-fidelity probability (% ± SE) to (a) the natal site in one-year-old Pied avocets (natal dispersal context), and (b) a given breeding site (header of each of the 7 graphs) according to natal origin (Mo, Me, Gu, Bo, or Re) in Pied avocets aged more than one year. Each disk represents a site fidelity estimate calculated from the best supported CR model. For adults, grey disks represent the estimate obtained for birds originating from the focal breeding site (natal philopatry estimate). Two artificial sites were taken into account: EwF (elsewhere in France – several colony sites mainly located in the vicinity of Re) and EwE (elsewhere in Europe).

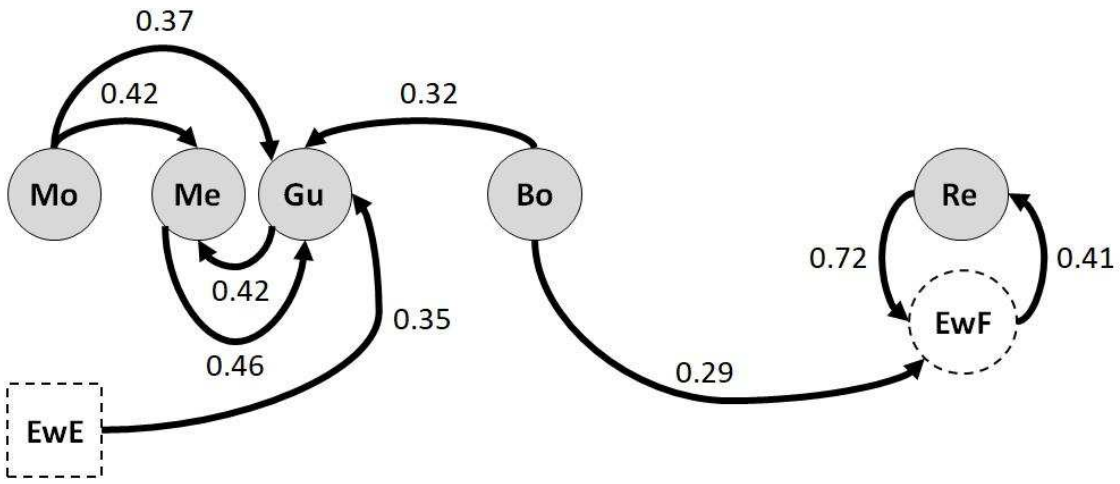


Figure 3. Preferential destination(s) (arrows) of Pied avocets based on inter-site movement probabilities (%), conditional on a change of breeding site over two consecutive breeding seasons. The relative distances among the five main French Atlantic sites (grey disks: Mo, Me, Gu, Bo, and Re) are respected. The EwF (elsewhere in France) artificial breeding site was positioned by taking into account the average proximity to Re of the re-sightings assigned to it. The EwE (elsewhere in Europe) artificial breeding site was arbitrarily positioned. Preferential destination(s) and associated settlement probabilities are represented for (a) one-year-old Pied avocets and, (b) older individuals.

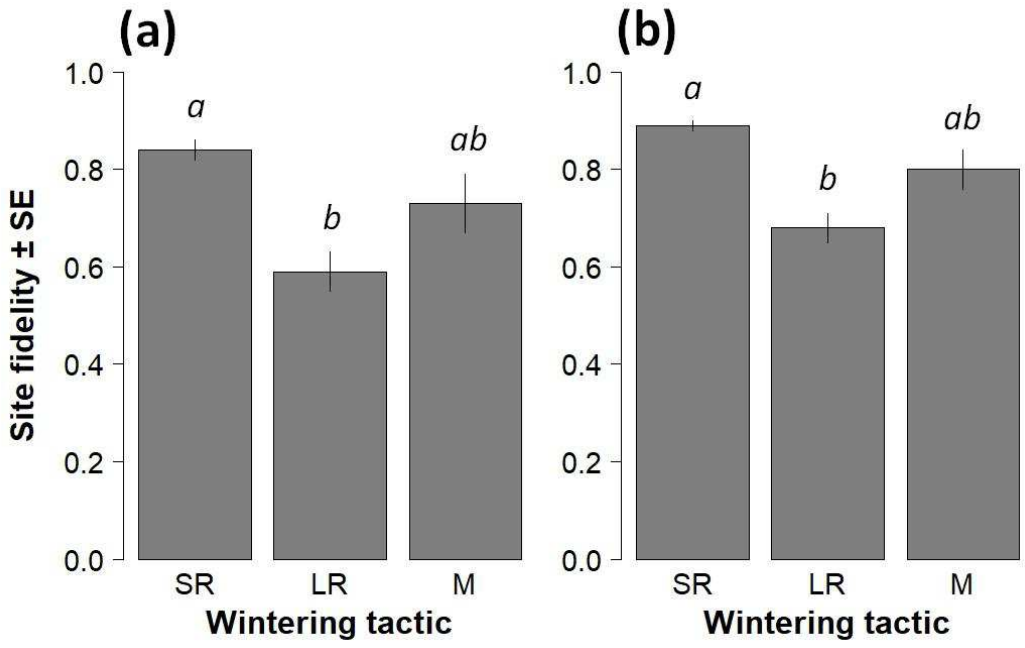


Figure 4. Effect of the wintering tactic (SR: strictly resident, LR: locally resident, and SM: short migrant) on the site-fidelity probability (%) for (a) one-year-old Pied avocets, and (b) older individuals. Post-hoc significant differences are represented by different letters.

5. Discussion

Our study clearly demonstrated that one-year-old French Pied avocets exhibited a high fidelity rate to their natal site, and that older individuals were particularly faithful to their natal site in consecutive years over a long-term period. Even if fidelity to the natal site was lower among one-year-old birds (most of them being suspected to attempt to breed for the first time), as reported in many vertebrate species (Greenwood 1980), the estimated rates were relatively high for a shorebird species (Colwell 2010). Moreover, the fidelity rates estimated for older birds, mainly including experienced breeders, were also ones of the highest reported in waterbirds such as seabirds and shorebirds (Coulson 1996, Colwell 2010). The American avocet shares the same main ecological requirements as the Pied avocet (*e.g.* water level and salinity, and availability of suitable nesting substrates; Gibson 1971, Hannam *et al.* 2003) but typically breed inland in ephemeral wetlands (Robinson & Oring 1997). Robinson & Oring (1997) showed that the proportion of American avocets returning to their study area (including several inland wetland complexes) at the breeding age (two years old) was approximately 23% of the surviving birds, and that 56% of surviving birds ringed as adults were located in the site over the two years following ringing. Therefore, we suggest that the high contrast of these rates with our estimates may be mainly due to the unstability and unpredictability of the breeding habitats used by the American avocets (Robinson & Oring 1997), in contrast to the breeding sites used by the French Pied avocets. In a complementarily work (unpublished data), we demonstrated that punctual islets creation within few ponds of the French breeding habitats (salt pan areas) can significantly increase the number of suitable nesting subtrastes and nesting events in the breeding sites. Consequently, the habitat management (*e.g.* nesting-substrate creation and maintenance) of the five natal sites involved in our study may create a local habitat dynamics ensuring the suitability of the sites over years and likely promoting the advantages of both site and inter-individual familiarity in this pioneer species (Greenwood 1980, Brown & Bomberger Brown 1996, Brown *et al.* 2008, Coulson 2016). Our work therefore contributes to examine the influence of habitat stability and predictability in breeding site selection across years. However, our data did not allow us to test whether Pied avocets breeding in their natal colony, or more generally in their previous breeding site, actually exhibit a higher breeding success than newly settled ones.

Furthermore, the distribution of wintering sites nearby natal grounds and the birds' wintering behaviour may also contribute to the strong fidelity reported to the natal site over years. A previous work showed that birds hatched on the French Atlantic littoral mainly adopted a resident behaviour by wintering in their natal site or in a neighbouring site (Chambon *et al.* 2018). Then, this decision was particularly stable in subsequent winters (unpublished data). The present work highlighted that the individuals that wintered in the same site as the previous breeding season displayed a higher site-fidelity probability the following breeding season than birds that wintered in a neighbouring French wintering site, with an intermediate estimate for migrant birds. These results clearly support our predictions. Hence, our work contributes to assess the consequences of the wintering behaviour and wintering-site selection on breeding event in terms of breeding-site fidelity and selection across years in partially migrant systems.

Although birds were particularly faithful to their natal site since the first year, many one-year-old and older birds dispersed over two consecutive years. Additionally, the inter-site movement patterns resulting from our analyses showed that dispersing birds leaving a French site preferentially settled in very close sites, the settlement probability tending to decrease with inter-site distance. One explanation for such a settlement pattern may be the prospecting behaviour of the birds in the breeding sites located in the vicinity of the site previously used for breeding, promoting the selection of neighbouring sites for dispersing birds (Calabuig *et al.* 2008a, Calabuig *et al.* 2010). Then, the destination could be also linked to the wintering behaviour of the bird. Their tendency to winter either in their natal site or in neighbouring sites (Chambon *et al.* 2018) may have led to this preferential destination pattern. These hypotheses may explain the lower fidelity rate estimated in one-year-old and older birds for Me and Gu, the two closest natal sites, then the preferential destination for each other. Nevertheless, our data did not allow us to test the effect of the individual breeding success on the dispersal decision and breeding-site selection as done in numerous studies (Switzer 1997, Forero *et al.* 1999, Doligez *et al.* 2002, Boulinier *et al.* 2008, Calabuig *et al.* 2008b). In shorebird species, successful breeders return at significantly higher rates than unsuccessful ones (Colwell 2010). Furthermore, the fidelity pattern to each natal site highlighted that birds that were not born in a given site exhibited a relatively low fidelity to this site over consecutive years. This result may notably suggest that a substantial proportion of the birds that were not

faithful to their natal site at one year old were subsequently not faithful to the breeding site reached a given year. Thus the determinants to this behavioural heterogeneity in site-fidelity remain to be investigated (*e.g.* sex and personality; Greenwood 1980, Dingemanse *et al.* 2003, Serrano *et al.* 2003).

Finally, our work confirmed that very few exchanges take place between the Western European and the 'Mediterranean and South-East Europe' breeding populations of Pied avocets (Hötker & Dodman 2009). In addition, when breeding in a site located in another subpopulation, birds seem to be recruited for the following years (almost 0.70 of site fidelity to the EwE site on average). Our results also reinforce the idea that movements of birds from the French Atlantic subpopulation are strongly structured spatially across the breeding and winter seasons (Chambon *et al.* 2018; unpublished data). The marshes of Mesquer and Guérande were the preferential destination of many dispersing birds, a factor that likely contributed to the increase of the number of breeding pairs reported in these sites during the study period (unpublished data). Then, survival estimates tended to true survival rates (consistent with estimates related to data analyses involving wintering re-sightings), and were particularly high (Colwell 2010) and similar among breeding sites. They may reflect certain components of breeding-habitat quality, as commonly suggested for wintering habitats (Peach *et al.* 1991, Schaub *et al.* 2005, Lok *et al.* 2011). However, the mean breeding success reported in the five major breeding sites where the birds were born was relatively low and similar (< 0.7 fledging *per* breeding pair; unpublished data), in compliance with the low breeding success commonly reported in shorebird species (Piersma & Baker 2000, Colwell 2010). Therefore, adult survival over consecutive years and overall longevity (up to 25 years; Cramp & Simmons 1983, unpublished data) likely contributed to offset breeding failures and thus likely ensured the growth of the French Atlantic subpopulation since its settlement in the middle of the 20th century (Hötker & West 2006, BirdLife International 2015).

6. Acknowledgements

We gratefully thank the Avocet field teams of the 2006-2016 period, and the many more birdwatchers. We specifically thank F. Touzalin, J.-C. Lemesle, A. Gentric, J. Gernigon, F. Hémery, L. Jomat, F., J.-G. Robin, F. Salmon, and M. Vaslin for their ringing skills and contribution to data collection. We particularly thank the nature reserves involved in the Avocet program (Séné, Müllembourg, Lilleau des Niges, and Moëze-Oléron). Finally, we thank A. Buchwalter who edited the final version of the manuscript.

7. References

Allaine, D. (1991) The effects of colony size and breeding stage on colony defence pattern in the Black-headed Gull. *Acta Oecologica*, 12, 385–396.

Anderson, R.C., Peters, S. and Nowicki S. (2014) Effects of early auditory experience on the development of local song preference in female swamp sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 437–447.

Arnason, A.N. (1973) The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Researches on Population Ecology*, 15, 1–8.

Balkiz, O., Bechet, A., Rouan, L., Choquet, R., Germain, C., Amat, J.A., Rendon-Martos, M., Baccetti, N., Nissardi, S., Ozesmi, U. and Pradel, R. (2010) Experience-dependent natal philopatry of breeding greater flamingos. *Journal of Animal Ecology*, 79, 1045–1056.

BirdLife International. (2015) *European Red List of Birds*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.

Boulinier, T., McCoy, K.D., Yoccoz, N.G., Gasparini, J. and Tveraa, T. (2008) Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: kittiwakes cue on neighbours. *Biological Letters*, 4, 538–540.

Brown, C.R. and Bomberger Brown, M. (1996) *Coloniality in the Cliff Swallow*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Brown, C.R., Brown, M.B. and Brazeal, K.R. (2008) Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour*, 76, 1201–1210.

Brownie, C., Hines, J.E., Nichols, J.D., Pollock, K.H. and Hetsbeck, J. B. (1993) Capture-recapture studies for multi-strata including non-Markovian transitions. *Biometrics*, 49, 1173–1187.

Burnham, K.P. and Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. New York.

Cadbury, C.J. and Olney, P.J.S. (1978) Avocet population dynamics in England. *British Birds*, 71, 102–121.

Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J.M. and Cordero, P.J. (2008a) Public information in selection of nesting colony by lesser kestrel: which cues are used and when are they obtained? *Animal Behaviour*, 75, 1611–1617.

Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P.J., and Aparicio, J.M. (2008b) Causes, consequences and mechanisms of breeding dispersal in the colonial lesser kestrel, *Falco naumanni*. *Animal Behaviour*, 76, 1989–1996.

Calabuig, G., Ortego, J., Aparicio, J.M. and Cordero, P.J. (2010) Intercolony movements and prospecting behaviour in the colonial lesser kestrel. *Animal Behaviour*, 79, 811–817.

Chambon, R., Dugravot, S., Paillisson, J.-M., Lemesle, J.-C., Ysnel, F. and Gélinaud, G. (2018) Partial migration in inexperienced Pied avocets (*Recurvirostra avosetta*): distribution pattern and correlates. *Journal of Avian Biology*, in press.

Chapman, B.B., Brönmark, J.-A. and Hansson, L.-A. (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120, 1764–1775.

Choquet, R., Reboulet, A.M., Lebreton, J.D., Gimenez, O. and Pradel, R. (2005) *U-CARE 2.2 User's Manual*. CEFE, Montpellier, France.

Choquet, R., Rouan, L. and Pradel, R. (2009) Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. *Modeling Demographic Processes in Marked Populations* (eds D.L. Thomson, *E.G.* Cooch and M.J. Conroy), pp. 845–865. Vol.3. New York.

Citta, J.J. and Lindberg, M.S. (2007) Nest-site selection of passerines: effects of geographic scale and public and personal information. *Ecology*, 88, 2034–2046.

Clobert, J.E., Danchin, E., Dhondt, A.A. and Nichols, J.D. (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, New York, NY.

Colwell, M.A. (2010) *Shorebird ecology, conservation, and management*. University of California Press.

Coulson, J.C. (2016) A review of philopatry in seabirds and comparisons with other waterbird species. *Waterbirds*, 39, 229–326.

Cramp, S. and Simmons, K.E.L. (1983) *The Birds of the Western Palaearctic*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford, UK.

Dingemanse, N.J, Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. and Drent, P.J. (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 741–747.

Doligez, B., Danchin, E. and Clobert, J. (2002) Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, 297, 1168–1170.

Doligez, B., Pärt, T., Danchin, E., Clobert, J. and Gustafsson, L. (2004) Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, 73, 75–87.

Eason, P. and Hannon, S.J. (1994) New birds on the block – new neighbours increase defensive costs for territorial-male Willow Ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34, 419–426.

Forero, M.G., Donazar, J.A., Blas, J. and Hiraldo, F. (1999) Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. *Ecology*, 80, 1298–1310.

Germain, M., Pärt, T., Gustafsson, L. and Doligez, B. (2017) Natal dispersers pay a lifetime cost to increased reproductive effort in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B,* 284, 2016–2445.

Gibson, F. (1971). The breeding biology of the American Avocet (*Recurvirostra Americana*) in Central Oregon. *The Condor*, 73, 444–454.

Grabowska-Zhang, A.M., Sheldon, B.C. and Hinde, C.A. (2012) Long-term familiarity promotes joining in neighbour nest defence. *Biological Letters*, 8, 544–546.

Greenwood, P.J., Harvey, P.H. and Perrins, C.M. (1979) The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 48, 123–142.

Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140–1162.

Grosbois, V. and Tavecchia, G. (2003) Modeling dispersal with capture-recapture data: disentangling decisions of leaving and settlement. *Ecology*, 84, 1225–1236.

Grosbois, V., Reboulet, A.M., Prévot-Julliard, A.-C., Bottin, L. and Lebreton, J.D. (2003) Dispersion et recrutement chez la Mouette rieuse *Larus ridibundus*. *Alauda*, 71, 139–144.

Hannam, K.M., Oring, L.W. and Herzog, M.P. (2003). Impacts of Salinity on Growth and Behavior of American Avocet Chicks. *Waterbirds*, 26, 119–125.

Huyvaert, K.P. and Anderson, D.J. (2004) Limited dispersal by Nazca boobies Sulagranti. *Journal of Avian Biology*, 35, 46–53.

Hötker, H. and West, R. (2005) Population size, population development and habitat use of Avocets in Western Europe at the end of the 20th century. *Wader Study Group Bulletin*, 107, 57–65.

Hötker, H. and Dodman, T. (2009) Pied avocet *Recurvirostra avosetta*. *An atlas of wader populations in Africa and western Eurasia*. (eds S. Delany *et al.*), pp. 63–71. Wetlands International and International Wader Study Group, Wageningen, the Netherlands.

Isbell, L.A., Cheney, D.L. and Seyfarth, R.M. (1990) Costsand benefits of home range shifts among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in Amboseli National Park, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 351–358.

Jacquot, J.J. and Solomon, N.G. (1997) Effects of site familiarity on movement patterns of male prairie voles *Microtus ochrogaster*. *American Midland Naturalist*, 138, 414–417.

Kokko, H., Harris, M.P. and Wanless, S. (2004) Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *Journal of Animal Ecology*, 73, 367–376.

Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert J. and Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.

Lebreton, J.D. and Pradel, R. (2002) Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, 29, 353–369.

Lok, T., Overdijk, O., Tinbergen, J.M. and Piersma, T. (2011) The paradox of spoonbill migration: most birds travel where survival rates are lowest. *Animal Behaviour*, 82, 837–844.

Lundberg, P. (1988) The evolution of partial migration in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 172–175.

Newton, I. (2008) *The migration ecology of birds*. Academic Press.

Norris, D.R., Marra, P.P., Kyser, T.K., Sherry, T.W. and Ratcliffe, L.M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 59–64.

Nottebohm, F. (1972) The origins of vocal learning. *American Naturalist*, 106, 116–140.

Ortego, J., Calabuig, G., Aparicio, J.M. and Cordero, P.J. (2008) Genetic consequences of natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Molecular Ecology*, 17, 2051–2059.

Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J. and Gregory, R.D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, 67, 518–536.

Peach, W., Baillie, S. and Underhill, L. (1991) Survival of British Sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to west African rainfall. *Ibis*, 133, 300–305.

Péron, G., Lebreton, J.D. and Crochet P.A. (2010) Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *Journal of Animal Ecology*, 79, 317–326.

Piersma, T. & Baker, A.J. (2000) Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. *Behaviour and conservation* (eds L.M. Gosling & W.J. Sutherland), pp. 105–124. Cambridge University Press.

Pradel, R., Johnson, A.R., Nager, R., Viallefont, A. and Cezilly, F. (1997) Local recruitment in the Greater Flamingo: a new approach using capture-mark recapture data. *Ecology*, 78, 1431–1445.

Pradel, R., Gimenez, O. and Lebreton, J.D. (2005) Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, 28, 189–204.

R Development Core Team. (2016) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Robinson, J.A. and Oring, L.W. (1997). Natal and breeding dispersal in American avocets. *The Auk*, 114, 416–430.

Schaub, M., Kania, W. and Köppen, U. (2005) Variation in primary production during winter induces synchrony in survival rates in migratory white storks *Ciconia ciconia*. *Journal of Animal Ecology*, 74, 656–666.

Schwarz, C.J., Schweigert, J.F. and Arnason, A.N. (1993) Estimating migration rates using tag-recover ydata. *Biometrics*, 49, 177–193.

Serrano, D., Tella, J.L., Donazar, J.A. and Pomarol, M. (2003) Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Ecology*, 84, 3044–3054.

Sueur, F., Triplet, P. and Carruette, P. (2007) Trente ans de reproduction de l'avocette élégante *Recurvirostra avosetta* dans le parc du Marquenterre (réserve naturelle de baie de Somme – France). *Alauda*, 75, 38–63.

Switzer, P.V. (1993) Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, 7, 533–555.

Switzer, P.V. (1997) Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40, 307–312.

Temple, H.J., Hoffman, J.I. and Amos, W. (2006) Dispersal, philopatry and intergroup relatedness: fine-scale genetic structure in the white-breasted thrasher, *Ramphocinclus brachyurus*. *Molecular Ecology*, 15, 3449–3458.

Tenan, S., Fasola, M., Volponi, S., Tavecchia, G. (2017) Conspecific and not performance-based attraction on immigrants drives colony growth in a waterbird. *Journal of Animal Ecol*ogy, 86, 1074–1081.

Thorup, K., Korner-Nievergelt, F., Cohen, E.B. and Baillie, S.R. (2014). Large-scale spatial analysis of ringing and re-encounter data to infer movement patterns: a review including methodological perspectives. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1337–1350.

Thorup, O. and Bregnballe, T. (2015). Pied Avocet conservation in Denmark – breeding conditions and proposed conservation measures. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.*, 109, 134–144.

Touzalin, F. (2017) *Evolutionary demography of a partial migrant shorebird species* (Doctoral thesis). Toulouse, France.

Van der Jeugd, H.P., van der Veen, I.T. and Larsson, K. (2002) Kin clustering in barnacle geese: familiarity or phenotype matching? *Behavioural Ecology*, 13, 786–790.

Ward, M.P. (2005) Habitat selection by dispersing yellow-headed blackbirds: evidence of prospecting and the use of public information. *Oecologia*, 145, 650–657.

Watier, J.M. and Fournier, O. (1980) Eléments de démographie de la population d'Avocettes (*Recurvirostra avosetta*) de la côte atlantique française. *L'oiseau et R.F.O.*, 3, 308–321.

West, R. (2005) Pied Avocets wintering in Britain, 1947–2001. *Wader Study Group Bulletin*, 107, 54–56.

Webster, M.S. and Marra, P.P. (2005) The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions. (eds R. Greenberg and P.P. Marra), pp. 199–209. *Birds of Two Worlds: The Ecology and Evolution of Migration*. Baltimore Johns Hopkins University Press.

Wheelwright, N.T. and Mauck, R.A. (1998) Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of Savannah Sparrows. *Ecology*, 79, 755–767.

Yoder, J.M., Marschall, E.A. and Swanson, D.A. (2004) The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology*, 15, 469–476.

8. Supplementary Material

8.1. Appendix 1: Inter-site distances (km)

Table A1. Inter-site orthodromic distances (km), based on unique spatial coordinates *per* site obtained by averaging the coordinates of the capture location of each individual involved in the study. Only the five monitored French Atlantic breeding sites from which ringed birds originated were considered.

From/To	Mo	Me	Gu	Bo	Re
Mo	-	-	-	-	-
Me	37	-	-	-	-
Gu	44	12	-	-	-
Bo	99	64	55	-	-
Re	208	172	164	109	-

8.2. Appendix 2: Re-sightings map

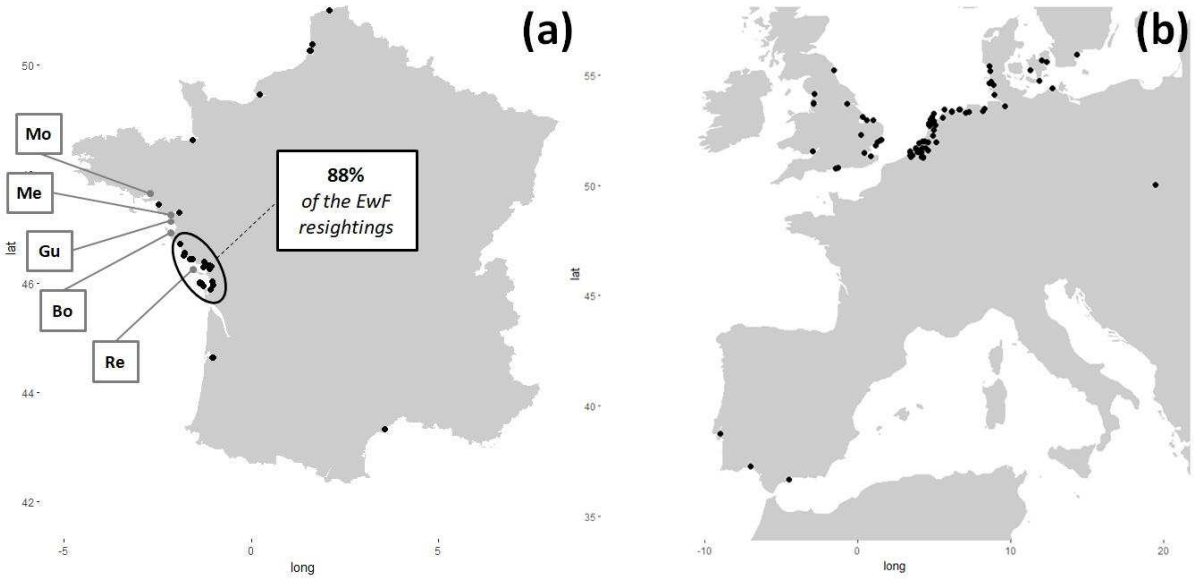


Figure A1. Spatial distribution of all the re-sightings **(a)** attributed to the artificial EwF (elsewhere in France) breeding site – mainly (88%) located relatively close to the Re breeding site, and **(b)** attributed to the artificial EwE (elsewhere in Europe) breeding site.

8.3. Appendix 3: Elementary probability matrices

Patterns of the elementary probability matrices (*IS*: initial states, *S*: survival, *F*: breeding-site fidelity, *C*: breeding-site change, and *R*: re-sighting) defined in the E-SURGE program, version 2.1.3 to build the different models tested. 'Fi' means fidelity to a site, and 'Le' means leaving a site. The dead and 'not seen' states are represented by † and 0, respectively. Estimates are represented by letters within the matrices (I, S, F, C and R), and complements (1 minus estimate) are represented by *.

IS =

	Mo	**Me**	**Gu**	**Bo**	**Re**	**EwF**	**EwE**
	I	I	I	I	*	-	-

S =

	Mo	**Me**	**Gu**	**Bo**	**Re**	**EwF**	**EwE**	**†**
Mo	S	-	-	-	-	-	-	*
Me	-	S	-	-	-	-	-	*
Gu	-	-	S	-	-	-	-	*
Bo	-	-	-	S	-	-	-	*
Re	-	-	-	-	S	-	-	*
EwF	-	-	-	-	-	S	-	*
EwE	-	-	-	-	-	-	S	*
†	-	-	-	-	-	-	-	*

F =

	FiMo	**LeMo**	**FiMe**	**LeMe**	**FiGu**	**LeGu**	**FiBo**	**LeBo**	**FiRe**	**LeRe**	**FiEwF**	**LeEwF**	**FiEwE**	**LeEwE**	**†**
Mo	F	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Me	-	-	F	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gu	-	-	-	-	F	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bo	-	-	-	-	-	-	F	*	-	-	-	-	-	-	-
Re	-	-	-	-	-	-	-	-	F	*	-	-	-	-	-
EwF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	F	*	-	-	-
EwE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	F	*	-
†	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*

C =

	Mo	Me	Gu	Bo	Re	EwF	EwE	†
FiMo	*	-	-	-	-	-	-	-
LeMo	-	C	C	C	C	C	*	-
FiMe	-	*	-	-	-	-	-	-
LeMe	C	-	C	C	C	C	*	-
FiGu	-	-	*	-	-	-	-	-
LeGu	C	C	-	C	C	C	*	-
FiBo	-	-	-	*	-	-	-	-
LeBo	C	C	C	-	C	C	*	-
FiRe	-	-	-	-	*	-	-	-
LeRe	C	C	C	C	-	C	*	-
FiEwF	-	-	-	-	-	*	-	-
LeEwF	C	C	C	C	C	-	*	-
FiEwE	-	-	-	-	-	-	*	-
LeEwE	C	C	C	C	C	*	-	-
†	-	-	-	-	-	-	-	*

R =

	0	Mo	Me	Gu	Bo	Re	EwF	EwE
Mo	*	R	-	-	-	-	-	-
Me	*	-	R	-	-	-	-	-
Gu	*	-	-	R	-	-	-	-
Bo	*	-	-	-	R	-	-	-
Re	*	-	-	-	-	R	-	-
EwF	*	-	-	-	-	-	R	-
EwE	*	-	-	-	-	-	-	R
†	*	-	-	-	-	-	-	-

8.4. Appendix 4: Goodness-of-fit (GOF) results

Table A2: Results of the goodness-of-fit (GOF) of the Jolly Move (JMV) model, using the U-CARE program, version 2.3.4. The JVM test gives the global level of overdispersion. We systematically distinguished one-year-old birds from older birds in the survival parameter in the capture-recapture modelling to account for the overdispersion linked to the 3G.SR subcomponent, so we excluded the 3G.SR subcomponent from the calculation of the global overdisperison level in order to adjust this value (JMV*).

Test	χ^2	p	df	ĉ
WBWA	365.49	0.00	67.00	5.46
(3G.SR)	(317.12)	(0.00)	(42.00)	(7.55)
3G.SM	474.29	0.00	245.00	1.94
M.ITEC	132.79	0.00	29.00	4.58
M.LTEC	38.25	0.00	11.00	3.48
JMV*	1 010.81	-	352	2.87

8.5. Appendix 5: Tested models

Table A3. List of all the different structures (language used in E-SURGE GEMACO module) tested on *S* (survival), *F* (site fidelity), and *C* (site change) parameters by model selection, in the three steps of the modelling procedure (step 1: *S*, step 2: *F*, and step 3: *C*). *IS* was typically allowed to vary among sites ('to'), and *R* was allowed to differ among sites ('f') and years ('t'). For instance, the three-age-classes variable distinguishing site fidelity or site change for one year old, two years old and >two years old birds was coded 'a(1,2,3:10)' (10 years old being the older age allowed by the study period; 'a(1,2,3:10)' equivalent to 'a(1)+a(2)+a(3:10)'). In steps 2 and 3, 'nat' referred to the natal site of the birds (group covariate). For *C* structure, the site variable involved a variation of the probability of choosing a given site among the possible other ones, according to the site abandoned ('f.to'). The structures of the first line corresponded to the initial model: $S_{a(1,2:10).f.t}$ $F_{f.t}$ $C_{f.to.t}$ $R_{f.t}$

S structures (step 1)	*F* structures (step 2)	*C* structures (step 3)
a(1,2:10).f.t	f.t	f.to.t
a(1).f.t+a(2:10)	a(1,2:10).f.t	a(1,2:10).f.to.t
a(1)+a(2:10).f.t	a(1,2,3:10).f.t	a(1,2,3:10).f.to.t
a(1,2:10).f	a(1,2,3,4:10).f.t	a(1,2,3,4:10).f.to.t
a(1).f+a(2:10)	a(1).f.t+a(2:10).f.nat.t	a(1).f.to.t+a(2:10).f.to.nat.t
a(1)+a(2:10).f	a(1).f.t+a(2,3:10).f.nat.t	a(1).f.to.t+a(2,3:10).f.to.nat.t
a(1,2:10).t	a(1).f.t+a(2,3,4:10).f.nat.t	a(1).f.to.t+a(2,3,4:10).f.to.nat.t
a(1).t+a(2:10)	f	f.to
a(1)+a(2:10).t	a(1,2:10).f	a(1,2:10).f.to
a(1,2:10)	a(1,2,3:10).f	a(1,2,3:10).f.to
	a(1,2,3,4:10).f	a(1,2,3,4:10).f.to
	a(1).f+a(2:10).f.nat	a(1).f.to+a(2:10).f.to.nat
	a(1).f+a(2,3:10).f.nat	a(1).f.to+a(2,3:10).f.to.nat
	a(1).f+a(2,3,4:10).f.nat	a(1).f.to+a(2,3,4:10).f.to.nat
	t	
	a(1,2:10).t	
	a(1,2,3:10).t	
	a(1,2,3,4:10).t	
	a(1,2:10)	
	a(1,2,3:10)	
	a(1,2,3,4:10)	

8.6. Appendix 6: Model selection results

Table A4. Model selection result at each step of the modelling procedure (step 1: survival parameter – *S*, step 2: tactic-fidelity parameter – *F*, and step 3: tactic-change parameter – *C*), from E-SURGE programme. The model corresponding to the most competitive structure for each parameter of interest is in bold. Overall, the best model can be written as follows: $S_{a(1,2:10)}$ $F_{a(1).f+a(2:10).f.nat}$ $C_{f.to}$ $R_{f.t}$

Parameter	Structure	k	Deviance	QAICc	ΔQAICc	Akaike Weight
S	**a(1,2:10)**	**474**	**23 291.21**	**9 146.58**	**0.00**	**1.00**
S	a(1)+a(2:10).t	482	23 263.61	9 155.92	9.34	0.01
S	a(1)+a(2:10).f	483	23 279.84	9 163.95	17.37	0.00
S	a(1,2:10).t	490	23 244.86	9 168.39	21.82	0.00
S	a(1,2:10).f	487	23 302.24	9 181.25	34.67	0.00
S	a(1).f+a(2:10)	478	23 476.63	9 220.66	74.08	0.00
S	a(1).t+a(2:10)	483	23 468.69	9 229.75	83.17	0.00
S	a(1)+a(2:10).f.t	532	23 236.82	9 266.34	119.76	0.00
S	a(1).f.t+a(2:10)	520	23 403.45	9 295.45	148.88	0.00
S	a(1,2:10).f.t	567	23 119.60	9 310.66	164.08	0.00
F	**a(1).f+a(2:10).f.nat**	**454**	**22 901.12**	**8 963.51**	**0.00**	**1.00**
F	a(1).f+a(2,3:10).f.nat	489	22 813.48	9 015.71	52.19	0.00
F	a(1,2,3:10).f	433	23 227.21	9 028.00	64.49	0.00
F	a(1,2:10).f	426	23 278.69	9 029.65	66.13	0.00
F	a(1,2,3,4:10).f	440	23 218.93	9 041.45	77.94	0.00
F	f	421	23 360.42	9 046.51	83.00	0.00
F	a(1,2,3:10)	417	23 407.10	9 053.51	89.99	0.00
F	a(1,2,3,4:10)	418	23 401.03	9 053.71	90.19	0.00
F	a(1,2:10)	416	23 433.25	9 060.30	96.79	0.00
F	a(1,2:10).t	432	23 368.72	9 074.98	111.47	0.00
F	a(1,2,3:10).t	440	23 325.34	9 078.53	115.02	0.00
F	a(1).f+a(2,3,4:10).f.nat	524	22 761.99	9 081.58	118.06	0.00
F	T	423	23 464.03	9 087.26	123.74	0.00
F	a(1,2,3,4:10).t	447	23 313.62	9 090.82	127.31	0.00
F	f.t	474	23 291.21	9 146.58	183.06	0.00
F	a(1,2:10).f.t	516	23 131.02	9 190.91	227.39	0.00
F	a(1,2,3:10).f.t	572	23 009.47	9 284.55	321.03	0.00
F	a(1,2,3,4:10).f.t	621	22 953.99	9 386.58	423.06	0.00
F	a(1).f.t+a(2:10).f.nat.t	692	22 517.00	9 414.23	450.72	0.00
F	a(1).f.t+a(2,3:10).f.nat.t	781	22 339.29	9 584.90	621.39	0.00
F	a(1).f.t+a(2,3,4:10).f.nat.t	820	22 213.19	9 645.46	681.95	0.00

Table A4. (continued)

Parameter	Structure	K	Deviance	QAICc	ΔQAICc	Akaike Weight
C	**f.to**	**151**	**23 255.74**	**8 413.05**	**0.00**	**1.00**
C	a(1,2:10).f.to	176	23 198.32	8 445.96	32.91	0.00
C	a(1,2,3:10).f.to	211	23 138.21	8 499.85	86.80	0.00
C	a(1,2,3,4:10).f.to	246	23 083.13	8 556.44	143.39	0.00
C	a(1).f.to+a(2:10).f.to.nat	316	22 696.95	8 576.30	163.25	0.00
C	a(1).f.to+a(2,3:10).f.to.nat	491	22 585.92	8 941.18	528.13	0.00
C	f.to.t	454	22 901.12	8 963.51	550.46	0.00
C	a(1).f.to+a(2,3,4:10).f.to.nat	640	22 483.33	9 270.25	857.20	0.00
C	a(1,2:10).f.to.t	642	22 711.45	9 354.78	941.73	0.00
C	a(1).f.to.t+a(2:10).f.to.nat.t	744	22 057.12	9 388.91	975.86	0.00
C	a(1).f.to.t+a(2,3:10).f.to.nat.t	807	22 161.53	9 592.45	1 179.40	0.00
C	a(1,2,3:10).f.to.t	791	22 558.08	9 687.78	1 274.73	0.00
C	a(1).f.to.t+a(2,3,4:10).f.to.nat.t	845	22 255.26	9 727.96	1 314.91	0.00
C	a(1,2,3,4:10).f.to.t	830	25 295.66	10 746.55	2 333.50	0.00

8.7. Appendix 7: Detailed settlement probabilities

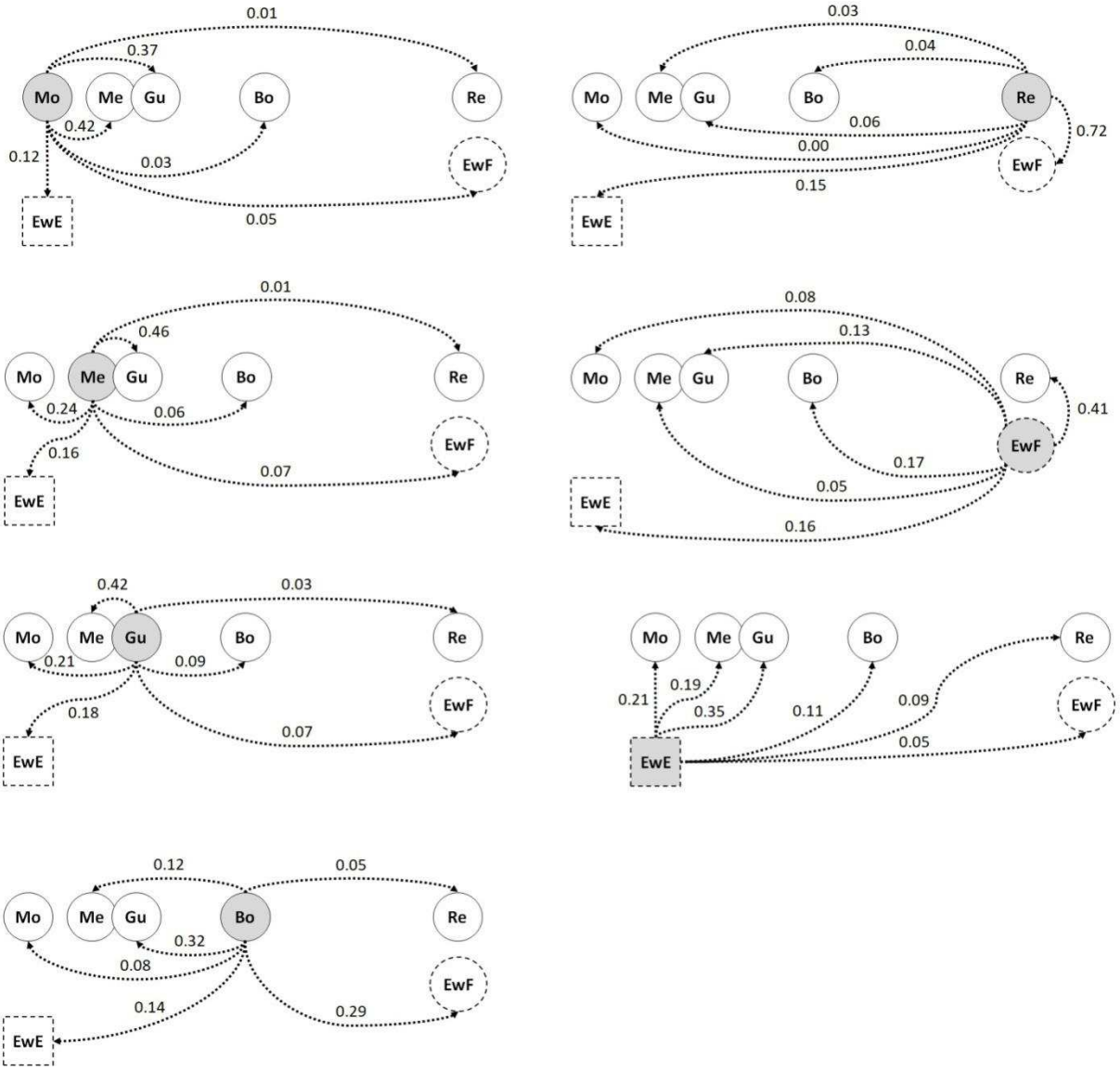


Figure A2. Settlement probabilities (0 – 1), conditional on emigration (complement of fidelity), from the previous breeding site (grey area) to the breeding site reached the next year (arrows) in Pied avocets. The relative distances among the five main French Atlantic sites (grey disks: Mo, Me, Gu, Bo, and Re) were respected (center of the disks). The EwF artificial breeding site was positioned by taking into account the average proximity to Re of the re-sightings assigned to it. The EwE artificial breeding site was arbitrarily positioned. Each estimate was calculated from the best supported capture-recapture model.

Chapitre V

ARTICLE 4

Islet creation increases nesting opportunities of the Pied avocet (*Recurvirostra avosetta*) in a managed salt pan area

Chambon[1,*], R., Dugravot[1], S., Ysnel[1], F. & Gélinaud[2,3], G.

[1]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Rennes 1, Rennes, France.

[2]E.A. 7462 G-TUBE, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France.

[3]Réserve Naturelle des Marais de Séné, Bretagne Vivante/S.E.P.N.B., Séné, France.

*E-mail : remi.chambon.1@gmail.com

Accepté Avec Révisions Mineures

WATERBIRDS

IF (2017): 0.669

Keywords:

Artificial area, management, islet creation, Natura 2000, nesting, shorebirds.

1. Abstract

The effectiveness of islet creation and restoration on Pied avocet (*Recurvirostra avosetta*) nesting was assessed in 14 ponds (6 managed islets of 140 m² on average per managed pond) from a salt pan complex located in France. A Before-After-Control-Impact design considering the two years before and the two years following management was used. The mean number of nests built after management was significantly higher than before management in the managed ponds, whereas no nesting occurred in the control ponds that lacked suitable islets. This mean value was similar to the number of nests built in the reference ponds regularly used by the species for nesting in the study area. The proportion of nests built in the managed ponds relatively to the study area was substantial (27%). Furthermore, birds nesting on these newly suitable substrates were aged four on average and originated from the study area and from the two closest breeding areas to a lesser extent, on the basis of a banding study carried out in five French breeding areas. These results support the hypothesis that such management actions increase nesting opportunities in artificial areas and may provide important alternatives when conditions change in previously used nesting grounds.

2. Introduction

In the past century, human activities have increased the loss and degradation of wetlands, and negatively affected waterbirds which highly depend on these habitats (Fraser & Keddy 2005, Colwell 2010). More particularly, shorebirds are strongly impacted: many populations are declining, and almost one fifth of the species are considered threatened (Delany & Scott 2002, Baker *et al.* 2004, Colwell 2010). In response, wetland management has been widely implemented, especially by creating artificial habitats and restoring natural ones. Wetland restoration currently is implemented worldwide (Wolters *et al.* 2005, Nakamura *et al.* 2006, Erwin & Beck 2007). Some countries or regions have enforced policies and laws to ensure the implementation of wetland management. For example, European birds benefit from the Birds Directive that aims to conserve all European wild birds and the habitats of endangered and migratory species since 1979 (Lang 1982, Donald *et al.* 2007). Birds Directive and Habitats Directive (a more generalist European legal act on the conservation of wild flora and fauna and of natural habitats, adopted in 1992) provide management frameworks and establish a network of protected sites (called Natura 2000 network) across the European Union (Donald *et al.* 2007).

Managed coastal wetlands, used by shorebirds throughout their annual cycle (Colwell 2010), have been extensively modified by humans. They notably include salt pans, aquaculture ponds, and reservoirs. Even if artificial wetlands do not completely replace the functions of natural ones (Ma *et al.* 2004, Desrochers *et al.* 2008), they can provide alternative or complementary habitats for waterbirds at all life stages by providing them resting, roosting, and nesting grounds (Weber & Haig 1996, Kushlan & Hafner 2000, Erwin & Beck 2007, O'Neal *et al.* 2008). Consequently, the actual improvement of habitat quality for waterbirds such as shorebirds through habitat management is a critical conservation issue (Weber & Haig 1996, Erwin 2002; Taft *et al.* 2002, Colwell 2010). This is particularly true in artificial habitats given the globally continuous loss of natural wetlands (Czech & Parsons 2002).

The Pied avocet (*Recurvirostra avosetta*) is a shorebird species that was very rare in Western Europe at the end of the 19th century (Hötker & Dodman 2009, BirdLife International 2015). The number of Pied avocets breeding in many Western European countries started to increase from about 1940 onwards (Hötker & West 2006; Hötker & Dodman 2009). A better

protection from hunting and egg collecting, and the creation of nature reserves with suitable habitats and of other protected areas thanks to the Birds Directive are the main hypotheses proposed to explain the growth of the Western European population of Pied avocets during the 20th century (Hötker & West 2006). Currently, Pied avocets typically breed in a few artificial coastal habitats such as salt pans (Cramp & Simmons 1983; Hötker & West 2006), and most of the breeding sites are included in protected areas (BirdLife International 2015). More precisely, they mainly nest on islets of variable size if available in ponds, or on pond banks to a lesser extent. Islets therefore represent nesting substrates that limit terrestrial predation on nests, a major cause of both egg and chick mortality (Thorup & Bregnballe 2015). In this context, we aimed to assess the effectiveness of management actions carried out in a French breeding area belonging to the Natura 2000 network, that consisted of creating and restoring islets in an artificial mosaic of salt pans. We especially predicted that such management would significantly increase the number of nests built in the managed ponds, and evaluated the proportion of nests built in the managed ponds relatively to the study area. Furthermore, based on a long-term banding study conducted in five of the main breeding areas of the French Atlantic coast, including the study area, we explored the origin and age of the Pied avocets nesting in the managed ponds.

3. Methods

3.1. Study area

The study area is the marshes of Mesquer (Me), a mosaic of salt pans located within the Atlantic coast of northwest France (**Fig. 1**). It is composed of man-made ponds used by the Pied avocet for feeding, resting, nesting, and chick rearing throughout the breeding period (from April to August). Overall, the study area covers 411.9 ha and involves 398 ponds, many of which are exploited by humans (salt workers). Furthermore, this area belongs to the European Natura 2000 network of protected areas.

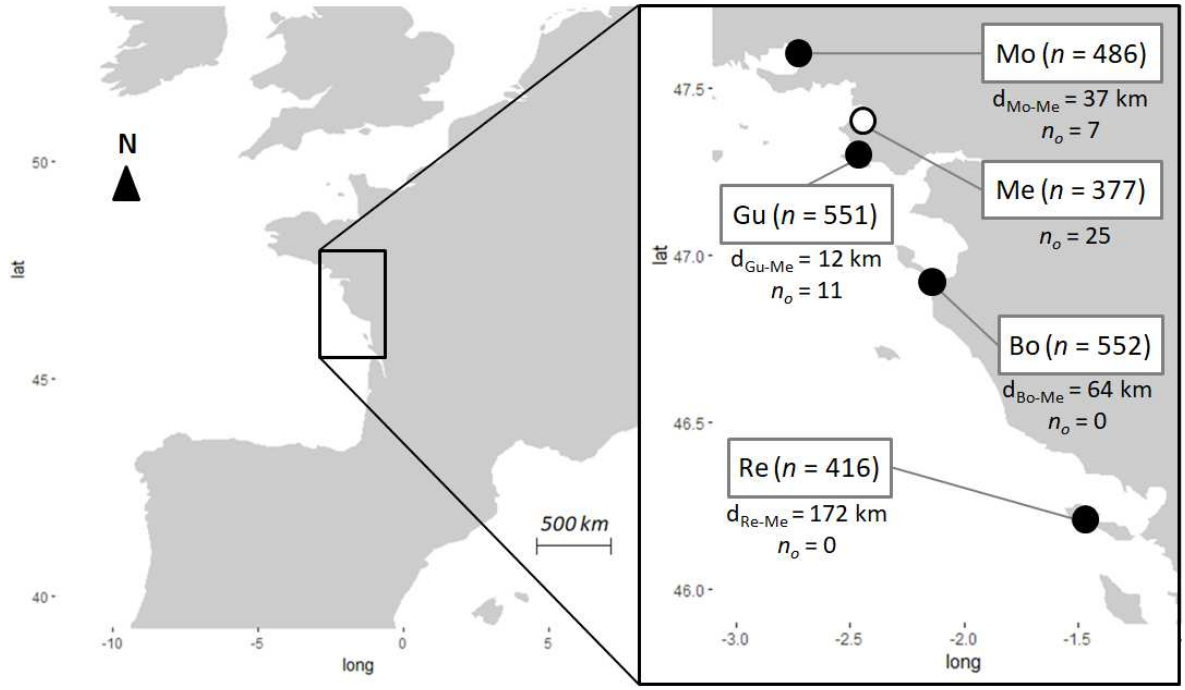


Figure 1. Location of the study area (Me: marshes of Mesquer, white circle) and the four other French breeding areas (Mo: Gulf of Morbihan; Gu: marshes of Guérande; Bo: bay of Bourgneuf; Re: island of Ré; full black circles) along the Atlantic coast, from which banded Pied avocets originated. The orthodromic distance between a given breeding area and the study area is specified ($d_{x\text{-}Me}$, in km), and the total number of banded chicks is provided in parentheses (*n*) for each of the five breeding areas. The number of banded birds originated from each of these areas, and nesting in the managed ponds in the two years following management is given for each pond of the study area (n_o).

3.2. Management actions

In the last decade, artificial islets were created or restored in the study area within the Natura 2000 network guidelines to offer additional nesting substrates to shorebirds. Management actions were carried out in 14 unexploited ponds that were devoid of suitable islets for nesting, from 2009/2010 to 2012/2013 winters depending on the pond (**Table 1**). More precisely, islets were created in 12 ponds that did not include any islets, and all the islets of two ponds were restored by increasing the height and removing the vegetation that made them unsuitable for nesting (**Table 1**). We considered islet restoration as the creation of suitable islets for nesting, and merged these two management actions in the statistical analyses. On the whole, the pond area and the number and mean area of islets created or restored per pond varied among the managed ponds (**Table 1**). This variability resulted from the shape of the candidate ponds (unexploited ones), and from the management planners' choices.

Table 1. Details of the managed ponds and management actions. For each managed pond (Id), the pond area (m²), the year and type of management action (C: islet creation; R: islet restoration) carried out in winter are described. The number of managed islets (created or restored) and their mean area (m²) per managed pond are provided.

Managed Pond		Management		Managed Islets	
Id	Area (m²)	Year (Winter)	Action	Number	Mean Area ± SD (m²)
1	9336	2009/2010	C	3	141 ± 49
2	5102	2009/2010	C	2	162 ± 33
3	9650	2009/2010	C	1	236
4	4137	2009/2010	C	1	133
5	2240	2009/2010	C	1	142
6	13351	2009/2010	C	4	64 ± 12
7	11920	2010/2011	R	6	189 ± 71
8	13598	2011/2012	C	2	169 ± 68
9	10701	2011/2012	C	1	209
10	17723	2012/2013	C	22	11 ± 8
11	8031	2012/2013	C	2	77 ± 13
12	11099	2012/2013	C	12	5 ± 3
13	12117	2012/2013	C	1	208
14	20859	2012/2013	R	23	219 ± 75

3.3. Banding survey

A banding survey was carried out in five of the major breeding areas located along the Atlantic coast of France (**Fig.1**): *(i)* the gulf of Morbihan (Mo; n = 486 chicks banded from 1996, except in 2012); *(ii)* the marshes of Mesquer (study area; n = 377 chicks banded from 2004, except in 2005); *(iii)* the marshes of Guérande (Gu; n = 551 chicks banded from 2001, except in 2005); *(iv)* the bay of Bourgneuf (Bo; n = 552 chicks banded from 2003, except in 2007) including the island of Noirmoutier; and *(v)* the island of Ré (Re; n= 416 chicks banded from 2006). Details on capture and banding are available in Chambon *et al.* (2018). In short, chicks were captured by hand just before fledging and marked with plastic color bands onto the two tibiotarsi, plus a metal ring on one of the tarsometatarsi. Then, they were subsequently re-sighted along the coast of Western Europe in non-breeding and breeding seasons, thanks to a large network of professional and amateur ornithologists.

3.4. Field procedures

Between 2008 and 2014, the study area was carefully surveyed throughout the breeding period (from 1st April to 15th August). Each pond was visited once a week (two or three times a month in very rare cases), and the location of each new nest was recorded. Based on our fieldwork experience, we are confident that these frequent nest surveys ensured the quality of the nesting effort estimation for the Pied avocet. Complementarily to the nest surveys, re-sightings of banded birds were collected (*i.e.* identification, location, and behavioral observations) at the same time. Hence, banded birds nesting in the study area were identified when it was possible. Unfortunately, the breeding success of Pied avocets was difficult to assess in our study area and was consequently not considered in the analyses.

3.5. Data analyses

3.5.1. Before-After-Control-Impact design

To test whether islet creation significantly increased the suitability of ponds regarding nesting events, we primarily used a Before-After-Control-Impact (BACI) design taking the two years before and the two years following islet creation into account for each of the 14 managed ponds. We chose the two-year periods before and after islet creation for standardization issues given the available data (**Table 2**). The 'after' period could be

considered as the early response of the Pied avocet to islet creation. We compared the mean number of nests counted in the managed ponds between the 'before' and 'after' periods (either by averaging the two years of each period for each pond or by distinguishing the first and second years following islet creation; detailed data are available in **Table 2**). Moreover, we compared the mean number of nests counted in the managed ponds between the two years following islet creation. We used permutation paired t-tests for all these comparisons. In addition, we performed the same comparisons on 14 control ponds (see below for the selection procedure) that were devoid of suitable islets.

3.5.2. Comparison with the reference ponds.

We compared the mean number of nests counted in the managed ponds in the 'after' period (the two years of each period being averaged and also treated independently for each pond) with the mean number of nests counted in 14 reference ponds (regularly used for nesting by Pied avocets, see below for the selection procedure) during the study period to complementarily assess the effectiveness of islet creation. We used Permutation t-tests for these analyses.

3.5.3. Selection of the control and reference ponds.

We selected 14 control ponds to isolate the effect of management actions in the managed ponds. Each control pond matched with the image of one managed pond in its 'before' period, especially regarding surface area (< 10% difference), the absence of islets for managed ponds subject to islet creation, the presence of unsuitable islets for managed ponds subject to islet restoration, and several variables related to the potential for human disturbances nearby. Control ponds were randomly selected among the candidate unexploited ponds. Since management actions were carried out in different years, we compared the 'before' and 'after' periods of each control pond in the same years as for the managed ponds they matched. We selected 14 reference ponds in the study area to also contribute to assess the effectiveness of management actions. Each reference pond was randomly selected among the ponds used for nesting by Pied avocets at least four years (more than half of the study period) between 2008 and 2014.

3.5.4. Evolution of nesting response across the years in the managed ponds.

We studied the evolution of the response of the species until 2014 in 6 ponds where islets were created in 2009/2010 winter (**Table 1**) by describing the number of nests (mean ± SE, min and max) built each year in these ponds from the 2012 breeding season to the 2014 breeding season.

3.5.5. Relative importance of nests built in the managed ponds.

To explore how islet creation significantly increased nesting opportunities in the study area, we described the evolution of the number of nests counted in the study area and in the managed ponds across the years (*i.e.* growth tendency). Relatively to the study area, we also described the proportion of nests counted in the managed ponds where islet creation was already implemented for each year of the study period (mean ± SE, min and max).

3.5.6. Management and environmental variables.

We discriminated ponds exhibiting management success (at least one nest counted) or failure (no nest) in the two years following the implementation of the actions. We explored the influence of several management and environmental variables on management success and failure (**Table 3**). For this purpose, the following variables were firstly enter for each managed pond: *(i)* the pond area; *(ii)* the type of management (*i.e.* islet creation or restoration); *(iii)* the number of islets created or restored; *(iv)* the cumulated area of suitable islets after management; *(v)* the presence of at least one pond regularly used for nesting over the study period (*i.e.* receiving at least one nest per year in 4 years between 2008 and 2014) within a 100-m radius from the managed pond; *(vi)* the presence of at least one pond regularly used for nesting over the study period but considered as a major nesting pond (*i.e.* supporting more than 36 nests between 2008 and 2014 – the third quartile of the distribution of the total number of nests counted in each pond regularly used over the study period) within a 100-m radius from the managed pond; *(vii)* the presence of adjacent professional activities (*e.g.* ponds actively used by salt workers for salt collecting); and *(viii)* the presence of an adjacent human structure (*e.g.* roads and car parks). Then, we inspected the impact of these variables on management success by looking for a pattern of influence on the basis of the two categories of ponds regarding management success (*e.g.* all management failures close to

human structures). For lack of sufficient sample size, no statistical test was performed on all these data, so a descriptive approach was used to detect potential tendencies.

3.5.7. Individual data from marked birds.

We described the age of the banded Pied avocets nesting on the managed ponds (mean ± SE, min and max) in the two years following each management action, and we used exact multinomial tests (testing the equality of counts) to describe the natal origin of these birds. In the French subpopulation, first-year Pied avocets are able to breed but all birds are expected to be recruited three years after their birth (Watier & Fournier 1980, Touzalin 2017).

We used QGIS (QGIS Development Team 2018), and R (R Development Core Team 2017) to perform spatial and statistical analyses, respectively. We used historical aerial photographs to characterize and select each category of ponds (managed, control and reference), and to enter the management and environmental variables presented above.

4. Results

4.1. Before-After-Control-Impact design

No nesting event was recorded in the control ponds in the two years before and after management carried out in the managed ponds they matched (**Fig. 2**). Hence, no statistical test was performed for these ponds. The number of nests in the managed ponds was on average higher after management than before (mean = 0 ± 0 SE versus 6.96 ± 2.12 SE, t = -3.286, p = 0.002, n = 14 ponds; **Fig. 2**). The effect of management also was significant when considering each of the two years after management independently (year 1: mean = 0 ± 0 SE versus 4.93 ± 1.86 SE, t = -2.647, p = 0.002, n = 14; year 2: mean = 0 ± 0 SE versus 9.00 ± 2.78 SE, t = -3.234, p = 0.006, n = 14; Fig. 1). After management, no significant difference was found between year 1 and 2 (t = -1.929, p = 0.084, n = 14; **Fig. 2**).

4.2. Comparison with the reference ponds

The average number of nests recorded in the managed ponds in the two years after management was not significantly different than in the reference ponds (mean = 4.38 ± 1.03 SE for reference ponds, t = -1.096, p = 0.28, n = 14; **Fig. 2**). When we discriminated the two years after management, no significant difference between the managed and reference ponds was found (year 1: t = 0.256, p = 0.77, n = 14; Year 2: t = -1.556, p = 0.13, n = 14; **Fig. 2**).

4.3. Evolution of nesting response across the years in the managed ponds

Among the 6 ponds where islets were created in the 2009/2010 winter, one pond did not support any nest in the two years following management. However, a success occurred in this pond five years after management (11 nests counted in 2014; **Table 2**). In the other five ponds, a success occurred at least in one of the two years following management, and the mean number of nests counted per year in these ponds ranged from 7.2 ± 2.7 SE to 10 ± 3.1 SE between 2012 and 2014 (min and max values ranged from 0 to 2 and from 17 to 29, respectively; **Table 2**).

Table 2. Number of nests counted in each managed pond of the study area, according to the year (from 2008 to 2014). The type of management action carried out in each pond is specified (C: islet creation; R: islet restoration). The years in light gray correspond to the two years before management actions and the years in dark gray correspond to the two years following management actions.

	Management	Nests Counted in						
Pond	Action	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
1	C	0	0	1	7	11	16	2
2	C	0	0	2	0	4	5	17
3	C	0	0	2	5	1	11	4
4	C	0	0	0	0	0	0	11
5	C	0	0	1	0	0	1	4
6	C	0	0	2	14	29	17	9
7	R	0	0	0	0	0	0	0
8	C	0	0	0	0	11	30	25
9	C	0	0	0	0	8	6	9
10	C	0	0	0	0	0	25	18
11	C	9	1	0	0	0	5	22
12	C	0	0	0	0	0	11	23
13	C	0	0	0	0	0	1	0
14	R	0	0	0	0	0	0	1

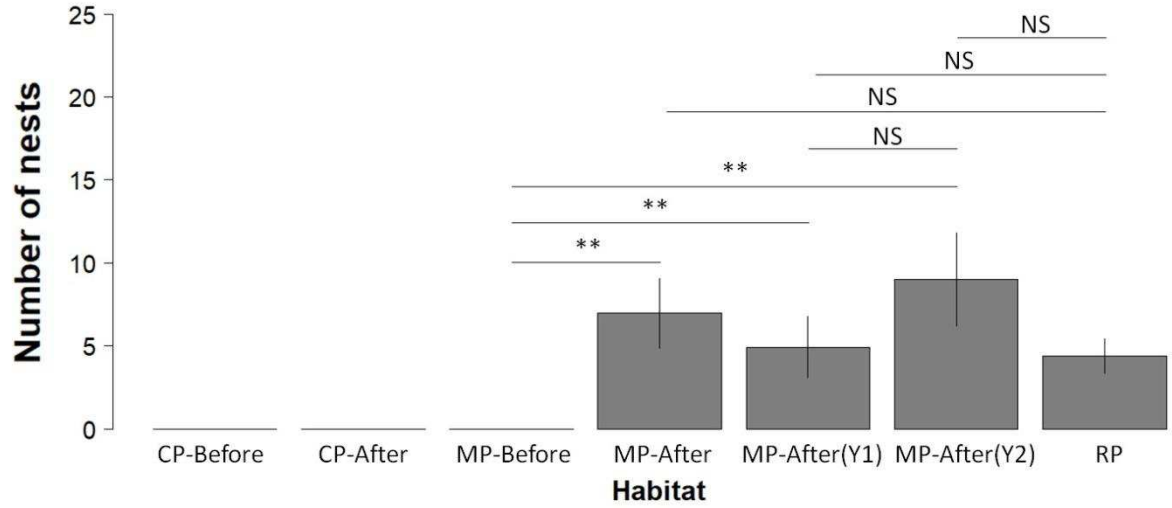


Figure 2. Mean number (± SE) of Pied avocet nests counted for two years before ('Before') and after ('After') management, in control ponds ('CP'), managed ponds ('MP'), and reference ponds ('RP'). For the managed ponds, the first and second years following management are additionally discriminated ('Y1' and 'Y2', respectively). Non-significant differences are represented by 'NS', and significant ones are represented by a star, according to their significance level (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, and *** $P < 0.001$).

4.4. Relative importance of nests built in the managed ponds

Overall, between 2010 and 2014 (the period following the implementation of the first management actions), the mean number of nests reported in the study area and in the managed ponds increased gradually over years (**Fig. 3**). During this period, the proportion of nests counted in the managed ponds increased gradually with the number of managed ponds where management actions were implemented, and was on average 27.4% ± 7.2 SE (**Fig. 3**).

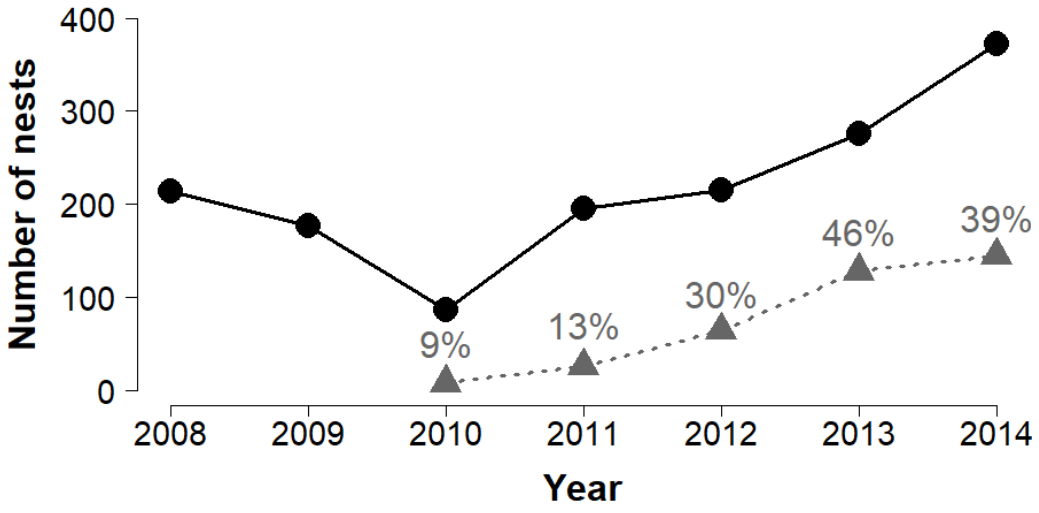


Figure 3. Evolution of the total number of Pied avocet nests counted in the study area (black line and dots), and evolution of the number of nests counted in the managed ponds (gray dotted line and triangles) across the years. Gray percentages refer to the proportion of nests built in the managed ponds relatively to the study area by considering only the managed ponds where management actions were already implemented for a given year.

4.5. Management and environmental variables

The description of management and environmental variables did not reveal a strong pattern between these data and management success (**Table 3**). Only two managed ponds were classified as unsuccessful. Overall, pond area, the number of suitable islets after management, and cumulative area of suitable islets seemed relatively similar in successful and unsuccessful managed ponds. One of the two ponds for which management failed involved islet restoration. However, only one nest was built in the second year of the 'after' period in the other managed pond that involved islet creation and that was considered as successful. Half of the successful managed ponds were close to at least one pond regularly used for nesting by the Pied avocet during the study period. Only one of these managed ponds was

close to a major pond regularly used for nesting. In addition, four and five ponds among successful managed ponds were adjacent to human activities and infrastructures, respectively.

Table 3. Exploration of the potential influence of several management and environmental variables on management success (success: at least one nest counted in a managed pond in the two years following management). Each variable was entered separately for the 12 successful managed ponds and the two unsuccessful ones.

Management and Environmental Variables	Management Success	
	Success	Failure
Number of Ponds (*n*)	12	2
Mean Pond Area (± SD)	11151 ± 5051	8028 ± 5503
Number of Ponds Managed through Islet Restoration	1	1
Mean Number of Managed Islets per Pond (± SD)	6 ± 8	4 ± 4
Mean of the Cumulative Managed Islets Area per Pond (± SD)	941 ± 1668	635 ± 709
Number of Ponds at Proximity of a Regular Nesting Pond	6	0
Number of Ponds at Proximity of a Major Regular Nesting Pond	1	0
Number of Ponds Adjacent to Human Activities	4	0
Number of Ponds Adjacent to Human Infrastructures	5	0

4.6. Individual data from marked birds

The average age of banded birds nesting for the first time in the managed ponds in the two years following management was 4.34 ± 0.47 SE years (ranging from 1 to 13 years, n = 43 birds). Most of these nesting birds originated from the study area, while the others originated from two breeding areas located in its vicinity (58% of the birds from the study area, 26% from Gu, and 16% from Mo; Fig. 1; global test: $p = 0.002$; two-by-two multiple comparisons: only non-significant between Gu and Mo: $p = 0.48$).

5. Discussion

The creation and restoration of islets and floating platforms are major, locally and easily implementable conservation measures proposed for ground-nesting birds using wetland habitats within a conservation framework (Shealer *et al.* 2006, Sueur *et al.* 2007, Colwell 2010, Thorup & Bregnballe 2015). While numerous studies have demonstrated the importance of managing habitat variables such as water depth, salinity, and vegetation for waterbirds (Colwell 2010, Ma *et al.* 2010), our work clearly demonstrates that creating islets may significantly and rapidly (in the two years following management) increase pond suitability for the nesting of Pied avocets, and consequently nesting opportunities in artificial areas such as salt pans. The exploration of our data complementarily supports the idea that islet creation is an efficient management action on a longer period (until five years after management). In addition, maintaining the suitability of existing islets (notably vegetation management; Thorup & Bregnballe 2015), may also be expected to be efficient and one of the fastest and least costly management actions likely to be implemented in this context. Nevertheless, our data may suggest that the response of the species is quite higher in ponds in which management consisted in creating new islets for the first time. Furthermore, the cumulated number of nests recorded in relatively few managed ponds represented on average a quarter of all the nests counted each year in our study area. Consequently, management actions likely promoted the increase of the number of nests and breeding pair estimates reported since 2010 in the study area (G. Gélinaud, unpub. data). More generally, our work unambiguously contributes to assess the value of management efforts in artificial and protected areas. The lack of strong patterns between management success and environmental variables does not support the hypothesis of social attraction of conspecifics nesting in the close vicinity of the managed ponds, as commonly suggested in birds at the site level (Smith & Peacock 1990, Serrano & Tella 2003). In addition, potential disturbance linked to human activities did not seem to influence nesting success in managed ponds. However, the question of the impacts of human presence remains to be explored more accurately (Carney & Sydeman 1999; Thorup & Bregnballe 2015).

In a previous work, the data from the long-term banding campaign carried out in five French breeding areas indicated that Pied avocets from the French Atlantic coast are strongly faithful to their natal area throughout their lifetime and that inter-area-movement

propensities decrease with inter-area distance (R. Chambon, unpub. data). The present analysis of the banding data shows that almost 60% of the banded birds nesting in the managed ponds in the two years following management were born in the study area, whereas the remaining banded birds nesting in these ponds originated from the two closest breeding areas to the study area. Most of the other French breeding areas are subject to management actions such as islet creation and restoration; therefore our results strongly suggest that such measures promote the fidelity to the natal area reported in this pioneer shorebird species that originally used unstable habitats, like the American avocet (*Recurvirostra americana*; Robinson & Oring 1997). Moreover, the origin of the banded birds nesting in the managed ponds is consistent with the inter-area-movement patterns mentioned above. Furthermore, individual data indicated that most of these banded birds were more than one year old, suggesting that these birds were mainly experienced breeders. Conditions (*e.g.* nesting substrate suitability and both intra- and inter-specific competition) and their variation across the years in the previously used nesting grounds probably led them to search for a new nesting place. Investigating individual fidelity to nesting ponds would be an interesting perspective. More generally, islet creation in artificial areas such as salt pans is therefore a crucial conservation measure for the Pied avocet and other birds with similar ecological requirements, particularly in a global change context (Pearce-Higgins & Green 2014).

6. Acknowledgements

We thank the Avocet field teams of the 2008-2014 period for their invaluable assistance in the field. We particularly thank Frédéric Touzalin for his banding skills and for his huge fieldwork. We also thank the intercommunal structure Cap Atlantique which provided the data related to the management actions within the Natura 2000 framework, and particularly Philippe Della Valle and Valériane Métayer. In addition, we thank Loïc Valéry for valuable advice. This research was supported by the Ministère de l'Education Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (Ph.D. grant to RC). Capture and banding was done under the license of the C.R.B.P.O. – Museum National d'Histoire Naturelle (personal program 307 granted to Guillaume Gélinaud) and our methods meet all ethical guidelines for the use of wild birds in research, as stipulated by the standards and policies of our home country and area of research. We also thank two anonymous reviewers and Stephanie L. Jones (editor of the journal) for their constructive comments on an earlier draft. Finally, we thank Annie Buchwalter who edited the final version of the manuscript.

7. References

Baker, A. J., P. M. Gonzlez, T. Piersma, L. J. Niles, I. de Lima Serrano do Nascimento, P. W. Atkinson, N. A. Clark, C. D. T. Minton, M. K. Peck, and G. Aarts. 2004. Rapid population decline in red knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. Proceedings of the Royal Society of London B 271: 875-882.

BirdLife International. 2015. European red list of birds. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg, L.

Carney, K. M. and W.J. Sydeman. 1999. A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. Waterbirds 22: 68-79.

Chambon, R., S. Dugravot, J. M. Paillisson, J. C. Lemesle, F. Ysnel and G. Gélinaud. 2018. Partial migration in inexperienced pied avocets (*Recurvirostra avosetta*): distribution pattern and correlates. Journal of Avian Biology 49: e01549.

Colwell, M. A. (Eds.). 2010. Shorebird ecology, conservation, and management. University of California Press, London, U.K.

Cramp, S. and K. E. L. Simmon (Eds.). 1983. The birds of the Western Palaearctic, vol. 2. Oxford University Press, Oxford, U.K.

Czech, H. A. and K. C. Parsons. 2002. Agricultural wetlands and waterbirds: a review. Waterbirds 25: 56-65.

Delany, S. and D. Scott (Eds). 2002. Waterbird population estimates, 3rd ed. Wetlands International Global Series v. 12. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.

Desrochers, D. W., J. C. Keagy and D. A. Cristol. 2008. Created versus natural wetlands: avian communities in Virginia salt marshes. Ecoscience 15: 36-42.

Donald, P. F., F. J. Sanderson, I. J. Burfield, S. M. Bierman, R. D. Gregory and Z. Waliczky. 2007. International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. Science 317: 810-813.

Erwin, R. M. 2002. Integrated management of waterbirds: beyond the conventional. Waterbirds 25: 5-12.

Erwin, R. M. and R. A. Beck. 2007. Restoration of waterbird habitats in Chesapeake Bay: great expectations or Sisyphus revisited? Waterbirds 30: 163-176.

Fraser, L. H. and P. A. Keddy (Eds.). 2005. The world's largest wetlands: ecology and conservation. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Hötker, H. and R. West. 2006. Population size, population development and habitat use of Avocets in Western Europe at the end of the 20th century. Wader Study Group Bulletin 107: 57-65.

Hötker, H. and T. Dodman. 2009. Pied Avocet *Recurvirostra avosetta*. Pages 63-71 *in* An Atlas of Wader Populations in Africa and Western Eurasia (S. Delany, T. Dodman, D. Stroud and D. Scott, Eds.). Wetlands International and International Wader Study Group, Wageningen, The Netherlands.

Kushlan, J. A. and H. Hafner (Eds.). 2000. Heron conservation. Academic Press, London, U.K.

Lang, J. T. 1982. The European Community directive on bird conservation. Biological Conservation 22: 11-25.

Ma, Z. J., B. Li, K. Jing, S. M. Tang and J. K. Chen. 2004. Are artificial wetlands good alternatives to natural wetlands for waterbirds? A case study on Chongming Island, China. Biodiversity and Conservation 13: 333-350.

Nakamura, K., K. Tockner and K. Amano. 2006. River and wetland restoration: lessons from Japan. Bioscience 56: 419-429.

O'Neal, B. J., E. J. Heske and J. D. Stafford. 2008. Waterbird response to wetlands restored through the conservation reserve enhancement program. Journal of Wildlife Management 72: 654-664.

Pearce-Higgins, J. W. and R. E. Green (Eds.). 2014. Birds and climate change: impacts and conservation responses. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

QGIS Development Team 2018. QGIS Geographic Information System v. 2.18.16. Open Source Geospatial Foundation. http://www.qgis.org/, accessed 17 September 2018.

R Development Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing v. 3.4.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/, accessed 17 September 2018.

Robinson, J. A. and L. W. Oring. 1997. Natal and breeding dispersal in American avocets. The Auk 114: 416-430.

Serrano, D. and J. L. Tella. 2003. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. Journal of Animal Ecology 72: 400-410.

Shealer, D. A., J. M. Buzzell and J. P. Heiar. 2006. Effect of floating nest platforms on the breeding performance of black terns. Journal of Field Ornithology 77: 184-194.

Smith, A. T. and M. M. Peacock. 1990. Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. Conservation Biology 4: 320-323.

Sueur, F., P. Triplet and P. Carruette. 2007. Trente ans de reproduction de l'Avocette élégante Recurvirostra avosetta dans le parc du Marquenterre (réserve naturelle de baie de Somme – France). Alauda 75: 38-63. (In French)

Taft, O. W., M. A. Colwell, C. R. Isola and R. J. Safran. 2002. Waterbird responses to experimental drawdown: implications for multispecies management of wetland mosaics. Journal of Applied Ecology 39: 987-1001.

Thorup, O. and T. Bregnballe. 2015. Pied Avocet conservation in Denmark – breeding conditions and proposed conservation measures. Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 109: 134-144.

Touzalin, F. 2017. Evolutionary demography of a partial migrant shorebird species. Ph.D. Dissertation, Toulouse University, Toulouse, France.

Watier, J.M. and O. Fournier. 1980. Eléments de démographie de la population d'Avocettes (*Recurvirostra avosetta*) de la côte atlantique française. L'oiseau et R.F.O. 3: 308-321. (In French)

Weber, L. M. and S. M. Haig. 1996. Shorebird use of south Carolina managed and natural coastal wetlands. Journal of Wildlife Management 60: 73-82.

Wolters, M., A. Garbutt and J. P. Bakker. 2005. Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. Biological Conservation 13: 249-268.

UNIVERSITE ECOLOGIE
BRETAGNE GEOSCIENCES
LOIRE AGRONOMIE ALIMENTATION

UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Titre : Dynamiques spatio-temporelles individuelles chez une sous-population migratrice partielle d'une espèce limicole pionnière, l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*)

Mots clés : CMR, E-SURGE, Fidélité, Gestion, Modélisation, Mouvements

Résumé : La description de la sélection des sites d'hivernage et de reproduction, ainsi que l'étude des déterminants et conséquences associés à l'échelle individuelle sont cruciales afin de comprendre et prédire les tendances démographiques populationnelles. Ces problématiques sont d'autant plus importantes chez les espèces limicoles, telle que l'Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*), inféodées aux zones humides littorales qui sont particulièrement menacées par les changements globaux. Les principales analyses présentées dans ce document se basent sur des histoires de captures individuelles (2099 Avocettes baguées parmi 5 sites natals majeurs du littoral Atlantique français entre 2006 et 2015). Le comportement adopté lors du premier hiver (hivernage au sein du site natal, d'un autre site du littoral Atlantique français ou d'un quartier plus lointain par migration) est influencé par certaines caractéristiques liées à l'éclosion (site et date). Ce comportement est par la suite particulièrement bien conservé sur le long terme. En période de reproduction, les oiseaux étudiés sont considérablement fidèles à leur site natal à travers les années, probablement en réponse à certaines actions de gestion des habitats de nidification dont l'efficacité a été démontrée en parallèle. Enfin, à partir du premier hiver, la survie interannuelle est relativement importante et indépendante du comportement hivernal et du site de reproduction. L'ensemble des résultats obtenus contribue alors à la compréhension de la dynamique de la sous-population étudiée et aux réflexions nécessaires à l'élaboration de plans de conservation pour l'espèce et celles présentant des exigences écologiques similaires.

Title: Individual spatio-temporal dynamics in a partially migrant subpopulation of a pioneer species, the Pied avocet (*Recurvirostra avosetta*)

Keywords: CMR, E-SURGE, Fidelity, Management, Modelling, Movements

Abstract: The description of the wintering- and breeding-ground-selection patterns and the study of the associated determinants and consequences at the individual scale are crucial to understand and predict individuals' distribution and demographic trends at the population scale. These issues are of major importance for Shorebirds, like the Pied avocet (*Recurvirostra avosetta*), which typically use coastal wetlands that are threatened by global changes. The main analyses from the present document are based on individual encounter histories (2099 Avocets ringed between 2006 and 2015 among 5 of the major breeding sites from the French Atlantic littoral). The results show that natal conditions (site and date) influence the wintering behaviour adopted during the first winter (overwintering in the natal site, in a neighbouring French site, or in a foreign quarter through migration). Birds are particularly faithful to this behaviour in subsequent winters. Furthermore, ringed birds are strongly faithful to their natal site over breeding seasons. This philopatry is likely influenced by the management actions carried out in the nesting habitats of the natal sites, of which the effectiveness was additionally demonstrated. Finally, the interannual survival is relatively high from the first winter and independent of the wintering behaviour and breeding site. Overall, the results contribute to understand the dynamics of the subpopulation studied and to elaborate a management framework for the conservation of the Pied avocet and species with similar ecological requirements.