

COLLEGE SCIENCES & TECHNOLOGIES POUR L'ENERGIE ET  
L'ENVIRONNEMENT DE LA COTE BASQUE

Université de Pau et des Pays de l'Adour

**Licence Biologie des Organismes**

**Potentiel évolutif de la dispersion natal dans une population naturellement fragmentée : étude empirique chez le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*)**

**THIBAUT Robin**

**Stage effectué(e) du 29 mai au 28 juin 2019 à**

**Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive, 43 Boulevard du 11  
novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex**

**Sous la direction scientifique de Mme DOLIGEZ Blandine**



## Remerciements

Je remercie sincèrement Blandine DOLIGEZ, chercheuse au Laboratoire de Biométrie et de Biologie Évolutive de Lyon, pour son encadrement, sa pédagogie et ses précieux conseils dans l'écriture de ce présent rapport.

Je tiens aussi à remercier l'équipe Cinclus 2019 pour les bons moments en waders partagés dans les rivières sous le soleil comme sous la pluie. Je remercie tout particulièrement Aurore Lacombe et Théo Boudard, étudiants à l'université de Lyon 1 pour leur aide dans les analyses statistiques effectuées.

## Table des matières

|                                                                               |           |
|-------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1. Introduction .....</b>                                                  | <b>1</b>  |
| <b>2. Matériels et méthodes .....</b>                                         | <b>5</b>  |
| 2.1. Modèle biologique.....                                                   | 5         |
| 2.2. Site d'étude .....                                                       | 6         |
| 2.3. Suivi de la population .....                                             | 7         |
| 2.4. Variables analysées .....                                                | 9         |
| 2.5. Analyses statistiques du potentiel évolutif .....                        | 10        |
| <b>3. Résultats .....</b>                                                     | <b>11</b> |
| 3.1. Sources de variabilité dans la distance de dispersion natale .....       | 11        |
| 3.2. Lien entre la distance de dispersion et la survie apparente locale ..... | 13        |
| 3.3. Héritabilité de la distance de dispersion .....                          | 13        |
| <b>4. Conclusion et discussion .....</b>                                      | <b>14</b> |
| <b>5. Bibliographie .....</b>                                                 | <b>17</b> |

## 1. Introduction

La dispersion natale fait partie intégrante de la dispersion biologique. Elle est définie par Greenwood & Harvey en 1982 comme étant le mouvement d'un individu, depuis son site de naissance jusqu'à son site de première reproduction (dispersion natale). Ainsi, la dispersion détermine les flux de gènes intra et inter-population, ce qui va affecter nombre de processus écologiques et évolutifs dans les populations naturelles, incluant la dynamique et la génétique des populations ainsi que la répartition spatiale de l'espèce en fonction des conditions environnementales (Dunning et al. 1995; *Metapopulation Biology* 1997; Hanski et Hanski 1999; Hauser 2001) Considéré comme un trait d'histoire de vie important, elle détermine la capacité d'une espèce à répondre aux modifications environnementales via les changements de répartition spatiale. Ainsi dans un contexte d'anthropisation croissante de nombreux espaces naturels, il apparaît important de comprendre les mécanismes de la dispersion et les processus évolutifs qui l'ont façonné pour prédire les trajectoires évolutives des populations à long terme.

En particulier, la question de savoir si la dispersion est un trait soumis à la sélection et peut évoluer en milieu naturel peut se poser. Cela pourrait affecter le potentiel des populations à répondre aux variations environnementales. De façon générale, le potentiel évolutif d'un trait dépend de trois conditions : (1) le trait doit être variable entre individus, afin que certains phénotypes puissent être sélectionnés ; (2) il doit être lié à la valeur sélective (reproduction et/ou survie), de façon à ce que la sélection naturelle puisse agir et favoriser les individus dont la valeur du trait concerné est lié à une plus grande valeur sélective ; et (3) il doit être héritable, de façon à ce que l'action de la sélection naturelle puisse se transmettre aux générations suivantes (Endler 1986).

Du fait de l'importance de la dispersion sur de nombreux processus en populations naturelles, de nombreuses études empiriques ont été conduites sur ce trait, et ont mis en évidence que la dispersion n'est pas un trait fixe pour une population ou même un individu donné, mais est en réalité influencée par de nombreux facteurs environnementaux, externes à l'individu (e.g. qualité de l'habitat, condition sociales) mais aussi individuels (e.g. condition corporelle, état hormonal). Ainsi, la dispersion apparaît variable entre individus en fonction des conditions qu'ils peuvent rencontrer. En effet, selon la disponibilité en ressources sur leur lieu de naissance, certaines nichées se verront avantagées ou au contraire désavantagées, ce qui aura de possibles répercussions sur la condition corporelle des juvéniles et par conséquent

possiblement aussi sur leur dispersion natale. De la même façon la pollution de certain cours d'eau pourrait entrainer un dérèglement hormonal et ainsi impacter le comportement de dispersion de certain individus (Roche 2011).

Les études théoriques s'intéressant à l'évolution de la dispersion ont clairement montré que trois grandes pressions de sélection agissent sur la dispersion, toutes en lien avec la variation de l'environnement : (1) la variation de l'environnement général (biotique et abiotique : disponibilité des ressources, risque de prédation, de parasitisme), (2) la variation de l'environnement social (densité de congénères) et (3) la variation de l'environnement génétique (structuration spatiale des individus apparentés) (Hauser 2001). L'action de ces pressions de sélection peut favoriser la dispersion car elle permet aux individus de s'installer dans un habitat plus favorable (e.g. avec un risque réduit de prédation, de parasitisme et/ou de compétition intra ou interspécifique, y compris de compétition avec les apparentés) (Hauser 2001) ; dans ce cas, la dispersion peut augmenter la fitness des individus (Bowler et Benton 2005). Néanmoins, la dispersion peut engendrer différents coûts, soit directs (coût énergétique lié au déplacement) soit indirects (coût énergétique lié à l'exploration d'un nouveau territoire), (Bonte et al. 2012).

Ainsi, selon les situations, des prédictions contraires peuvent être faites sur les liens entre dispersion et facteurs individuels : par exemple, si les bénéfices de la dispersion sont importants, il est possible que les individus les plus robustes soient ceux qui peuvent faire face aux coûts et disperser pour s'installer dans de meilleurs territoires, générant une relation positive entre probabilité ou distance de dispersion et condition corporelle. Au contraire, si les bénéfices de la philopatrie sont importants, alors la compétition pour rester sur son lieu de naissance sera forte dans les habitats productifs, et ainsi les individus les moins compétitifs pourraient être forcés de disperser par les individus les plus compétitifs, générant une relation négative entre probabilité ou distance de dispersion et compétitivité, souvent mesurée par la condition corporelle. Ainsi les études empiriques réalisées sur la dispersion ne mettent pas en évidence de liens clairs entre dispersion et composantes de la valeur sélective (Germain et al. 2017). Néanmoins, il est possible qu'en fonction des situations, la dispersion entraîne un gain ou une perte de valeur sélective, et soit donc soumise à la sélection naturelle.

Enfin, différentes études ont montré une base génétique des comportements de dispersion, avec un niveau d'héritabilité faible à moyen selon les études (ce qui pourrait aussi passer par le

biais de contraintes liées à la morphologie) (Doligez Blandine, Gustafsson Lars, et Pärt Tomas 2009; Danchin et al. 2011). Ainsi, différentes études montrent que les trois conditions nécessaires à l'évolution d'un trait, à savoir sa variabilité, son impact sur la fitness et son héritabilité (Endler 1986), semblent réunies. Toutefois, peu d'études ont cherché à tester les trois conditions simultanément, sur une même population, et le potentiel évolutif de la dispersion reste donc dans de nombreux cas mal connu.

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés au potentiel évolutif de la dispersion natale dans une population de Cincles plongeurs (*Cinclus cinclus*) dans le massif de la Chartreuse. Le cincle est inféodé aux cours d'eau rapides de basse et moyenne montagne (Cramp 1988). Ce milieu de vie lui impose une distribution spatiale fragmentée et linéaire, contraignant ainsi fortement ses mouvements de dispersion natale. Néanmoins, le cincle est (comme tous les oiseaux) une espèce à forte capacité de déplacement. De ce fait il semble pertinent de comprendre la dispersion de cette espèce, qui a essentiellement lieu après la naissance (dispersion natale). Dans la population d'étude, nous avons cherché à quantifier (i) l'effet de différents facteurs environnementaux et individuels (Sexe, Condition corporelle, et Date de ponte) sur la distance de dispersion, pour caractériser la variabilité inter-individuelle dans la dispersion et ses origines ; (ii) l'impact de la dispersion natale sur la fitness des individus et plus particulièrement la survie locale apparente ; et pour finir (iii) l'héritabilité de la dispersion en comparant les distances de dispersion entre parents et jeunes.



*Figure 1 : Photographie d'un Cincle plongeur adulte bagué. Crédit : Robin THIBAUT*



*Figure 2 : Photographie d'un Cincle plongeur juvénile avec une bague métal. Crédit : Robin THIBAUT*



## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Modèle biologique

Le cincle plongeur est un petit passereau (50 à 70 g) inféodé aux rivières de basses et moyennes montagnes (Cramp 1988), où il effectue la totalité de son cycle de vie. Sa morphologie hydrodynamique et ses pattes puissantes lui permettent de plonger, nager et marcher sur le lit la rivière, où il chasse des macro-invertébrés aquatiques, qui constituent la très grande majorité de ses ressources alimentaires. Le cincle démarre sa reproduction mi-février dans les zones de plaine à mi-mars plus en altitude, et les couples les plus précoces peuvent avoir 2 pontes par saison de reproduction (jusqu'à mi-juin). Le nid, une coupelle de brindilles surmontée d'un dôme de mousse, est construit toujours à proximité directe de l'eau, de préférence en surplomb de l'eau, sur des rochers, parois, à côté ou derrière des cascades, ainsi que sur des sites anthropiques (ponts, tunnels, seuils de barrage) ; le nid est couramment réutilisé d'une année sur l'autre, même s'il n'est pas rare que les deux pontes annuelles se fassent dans deux nids différents proches l'un de l'autre (surtout si la première nichée est parasitée par des acariens).

Les pontes sont majoritairement composées de 5 œufs (parfois 6 œufs surtout lors de la première ponte et 3 ou 4 lors de la seconde). L'incubation est assurée par la femelle seule pendant 17 jours, le mâle assurant la garde du territoire contre les intrus, pour empêcher l'usurpation du territoire. Les deux parents nourrissent ensuite de façon égale les jeunes pendant la croissance au nid (20 à 25 jours) puis encore pendant 2 à 3 semaines après l'envol. A l'indépendance, les jeunes quittent le territoire natal puis explorent les rivières ; ils commenceront à se fixer pour acquérir un territoire à partir de l'automne. Le cincle est territorial toute l'année, même s'il tolère les visiteurs au moment de l'automne et l'hiver (une migration saisonnière ayant lieu depuis les sites plus en altitude). Une fois adulte, le cincle est également très philopatrique (plus de 90% des adultes recapturés dans la population étudiée le sont sur leur territoire de l'année passée ou à proximité directe). Il sera question ici de s'intéresser exclusivement à la dispersion natale (entre le site de naissance et celui de première capture), qui représente la dispersion majeure chez cette espèce.



## 2.2. Site d'étude

La population étudiée est située dans le massif de la Chartreuse et ses alentours, qui est un massif montagneux des Préalpes, sur un total de 12 rivières et de leurs affluents couvrant une zone d'environ 1 000 km<sup>2</sup>. Ces 12 rivières diffèrent pour plusieurs caractéristiques, en particulier le degré d'anthropisation, l'altitude ou encore le débit. Au total, plus de 330 nichoirs ont été posés sur l'ensemble des rivières suivies et 200 nids naturels ont été recensés depuis le début du suivi de la population, en 2014 (cf : **Figure 3**). Les nichoirs consistent en un tube (en PVC) de 30 cm de long et 20 cm de diamètre fermés à un bout, et installés le plus souvent sous les ponts. La zone d'étude couvre environ 200 territoires, qui correspondent à une portion de rivière de 300 m à 3 km de long, en fonction des sites de reproduction disponibles. Chaque année, la reproduction d'environ 180 couples est suivie sur la zone (certains nids étant inaccessibles du fait de la configuration des rivières, d'autres restant introuvés chaque année).

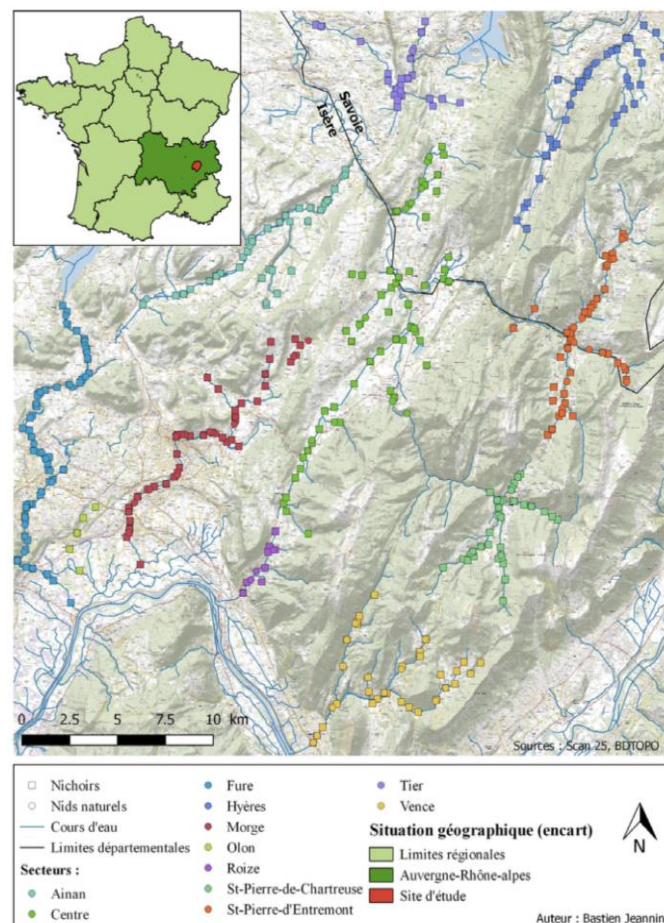


Figure 3 : Carte des différentes rivières étudiées et des nids sur l'ensemble du massif de la Chartreuse, France

### 2.3. Suivi de la population

L'étude s'articule autour de deux opérations majeures : (1) la capture des individus adultes présents sur les rivières (à partir de mi-janvier) et (2) le suivi des nids pour obtenir les données de reproductions majeures (à partir de mi-février).

Les adultes sont capturés grâce à des filets japonais tendus au travers de la rivière, vers lesquels les oiseaux sont rabattus. Après la capture, les oiseaux sont identifiés à l'aide d'une bague aluminium numérotée individuellement fournie par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) qui est la composante du Museum National d'Histoire Naturel en charge des programmes de baguages d'oiseaux au niveau national (permettant l'identification en main) ainsi qu'une combinaison unique de 2 ou 3 bagues plastiques couleur (permettant l'identification à distance) (cf : **Figure 1**). Après quoi l'âge et le sexe de l'oiseau sont relevés, selon certains critères (Demongin 2015). Leur âge est déterminé selon l'usure des couvertures primaires : fine et pointue chez les jeunes individus (oiseaux de deuxième année calendaire, notés 2A) ; épaisse et à bout carré chez les individus plus âgés (oiseaux de plus de deux années calendaires, notés +2A). L'espèce effectuant une mue complète postnuptiale en été, il n'est pas possible d'ager au-delà de 2 années calendaires. En plus du plumage, la couleur de l'iris peut apporter un complément d'information : brun terne ou brun-gris chez le 2A et brun-roux chez le +2A. Pour le sexe, il n'existe pas de dimorphisme sexuel chez cette espèce. En revanche, un dimorphisme de taille est observé, perceptible sur la mesure de la longueur de l'aile (Demongin 2015; Marzolin 1990). Cette mesure est donc effectuée à l'aide d'un réglet à butée : inférieure à 94 mm pour les femelles et supérieure à 96 mm pour les mâles. La zone de chevauchement ne permet pas de connaître le sexe des individus ayant une longueur d'aile comprise entre 94 et 96 mm. Une plaque d'incubation, présente uniquement chez les femelles durant la période de reproduction permet quant à elle d'affirmer avec certitude le sexe de l'individu. Ils sont pesés (à 0.1 g près) et mesurés : longueur du tarse (à 0.1 mm près), de l'aile pliée (à 0.5 mm près), ainsi que d'autres mesures (morphologiques et comportementales) non exploitées ici. Des prélèvements de sang et plumes sont également réalisés (non utilisés ici). Une fois l'ensemble des mesures et prélèvements effectués, les oiseaux sont relâchés directement à proximité du site de capture.

Le suivi des nids se fait via une visite hebdomadaire de l'ensemble des sites de reproduction possibles (naturels et artificiels), permettant de détecter la présence de nouveaux nids et suivre l'avancée de leur construction. Lorsque les nids sont presque prêts, une visite est effectuée tous les 5 jours pour déterminer la date de ponte exacte. Une fois les premiers œufs détectés, une visite supplémentaire est effectuée quelques jours plus tard pour obtenir la taille de ponte finale. A partir de la date de ponte du dernier œuf, Nous comptons 17 jours avant de vérifier l'éclosion des œufs, pour s'assurer de la date exacte d'éclosion. Les jeunes sont pesés afin de s'assurer de la date d'éclosion, les jeunes du jour pesant moins de 5 g à la fin de leur première journée.

Ensuite, les nids sont visités 5 fois durant la période de croissance au nid :

1. Au jour 4 à 6 après éclosion, l'identité des parents est vérifiée (capturés parfois plus d'un mois plus tôt) ; un enregistrement vidéo d'environ 1h est réalisé avec une caméra est posée à distance du nid et pointée sur celui-ci pour identifier les parents à l'aide des combinaisons de bagues couleur. Lorsque les parents ne sont pas bagués avec une combinaison couleur, ou s'ils n'ont pas été capturés au préalable, une séance de capture supplémentaire de ces adultes est organisée dans les jours qui suivent.
2. Au jour 7, les poussins sont bagués (sauf si leur masse est inférieure à 20g car le développement des doigts ne permet alors pas de s'assurer que la bague ne va pas glisser et tomber ou se coincer), avec une bague aluminium uniquement. Un échantillon de sang (15 à 40 µl) est prélevé, les poussins sont pesés et leur rythme respiratoire est mesuré.
3. Au jour 8 à 10, un enregistrement à distance des comportements parentaux est réalisé pour (1) quantifier le taux de nourrissage de chaque parent et (2) mesurer le niveau de néophobie de chaque parent (réaction face à la présence d'un nouvel objet sur le nid) ; ces mesures n'étant pas utilisées ici, elles ne sont pas détaillées.
4. Au jour 12, les poussins sont mesurés : masse, longueur du tarse, longueur de la 3e primaire et développement des primaires (longueur maximale sortie du fourreau) et rythme respiratoire. Les poussins qui n'avaient pas pu être bagués au jour 7 le sont s'ils ont survécu.
5. Au jour 19-20, la présence des poussins au nid est vérifiée à distance pour obtenir une mesure du succès reproducteur final (après le jour 13 il n'est plus possible de vérifier le contenu du nid sans risquer un envol prématuré des jeunes) ; une mesure du succès binaire (succès / échec) est ainsi obtenue.

Les sessions de capture s'organisent le plus souvent en fonction des nids actifs. Ils font souvent suite au check ring lorsqu'un individu non-bagué est vu ou bien s'il s'agit d'une recrue (individu ayant seulement une bague métal). L'individu sur la **Figure 2** sera donc considéré comme recru s'il est recapturé dans les futures années.

## 2.4. Variables analysées

Les distances de dispersion ont été extraites des données de baguage des jeunes et captures des adultes, en calculant les distances le long de la rivière, pour les individus ayant dispersé en restant sur une même rivière (ou ses affluents), et en considérant les distances le long de la rivière jusqu'aux points les plus proches entre deux rivières (auquel est additionnée la distance entre les deux rivières), pour les individus ayant changé de rivière. En effet, le cincle se déplace quasi-exclusivement le long des rivières, dont il ne s'éloigne que très temporairement. Ce comportement permet de calculer avec plus de précision le déplacement réellement effectué par les individus que chez nombre d'autres espèces. L'hypothèse de moindre distance loin de l'eau découle également de ce comportement. Les distances de dispersion ont été calculées à l'aide du logiciel QGIS, en utilisant l'outil « graphe routier » qui calcule des distances entre deux points (ici le nid de naissance et le lieu de première recapture) en suivant un vecteur poly-lignes, ici le réseau hydrographique.

La condition corporelle est mesurée par le ratio de la masse sur la longueur du tarse, en utilisant les mesures réalisées au jour 12 (donc pré-dispersion) ; elle reflète l'écart de la masse par rapport à celle attendue d'après la taille squelettique de l'individu, et est supposée donner une indication des réserves et de l'état général de l'individu (Peig et Green 2009).

Enfin, sera considéré comme mesure de la survie, la recapture d'un individu d'une année ultérieure : si un individu né l'année  $t$  est recapturé l'année  $t + x$ , nous considérons qu'il a survécu (survie = 1) ; s'il n'a en revanche pas été recapturé, nous considérons qu'il est mort (survie = 0). Cette approximation repose sur l'hypothèse que la probabilité de détection des individus ne dépend pas de la variable considérée ici, c'est-à-dire la distance de dispersion (pour prendre en compte cette détection et son hétérogénéité éventuelle entre individus, des modèles de capture-recapture seraient nécessaires).

## 2.5. Analyses statistiques du potentiel évolutif

La variabilité de la distance de dispersion en fonction de différents facteurs, ses liens avec la survie et son niveau d'héritabilité ont été testés à l'aide du logiciel R (Version 1.1.456). La distance de dispersion a été transformée par logarithme népérien pour normaliser les données.

La variabilité de la distance de dispersion en fonction de différents facteurs environnementaux et individuels a été testée en utilisant un modèle linéaire incluant comme facteurs explicatifs le sexe, l'indice de condition corporelle, l'altitude, la date de ponte de la nichée dont est issu l'individu considéré et la rivière (fonction `lm` dans R). A partir de ce modèle initial a été effectuée une sélection de modèle grâce à la fonction « dredge » de R (package MuMIn (Kamil 2019)), basée sur le critère AICc (Critère d'Information d'Akaike corrigé pour les petits effectifs ; Burnham et Anderson, 2002) : le modèle ayant l'AIC le plus faible est considéré comme le modèle expliquant le mieux les données avec le plus petit nombre de paramètres.

Ainsi différents facteurs environnementaux et intrinsèques pouvant engendrer de la variabilité, ont été testés pour mesurer leur influence sur la dispersion des individus. Pour ce faire des modèles statistiques ont été établis et testés avec la fonction *lm(distance\_ln~facteur environnemental)*.

De la même façon l'influence de la distance de dispersion sur la survie a été testée pour mesurer son impact sur la Fitness. En utilisant la survie en variable réponse et la distance de dispersion en variable explicative.

Enfin l'héritabilité de la distance de dispersion a pu être mesurée en comparant les distances de dispersion entre parents (variable en Y) et jeunes (variable en X) : la pente de la régression donne une estimation de l'héritabilité (Falconer et Mackay 1996). Seules les données de dispersion pour un seul des parents sont utilisées, l'héritabilité correspond alors à la moitié de la pente (Falconer 1960).

### 3. Résultats

#### 3.1. Sources de variabilité dans la distance de dispersion natale

L'histogramme (cf : **Figure 4**) des distances de dispersion natale en fonction du sexe montre qu'elles varient entre individus (entre 0 km et presque 20 km pour les mâles, N = 51, et entre 0 km et plus de 35 km pour les femelles, N = 57), même si la grande majorité des individus restent à proximité de leur lieu de naissance (2.25 km).

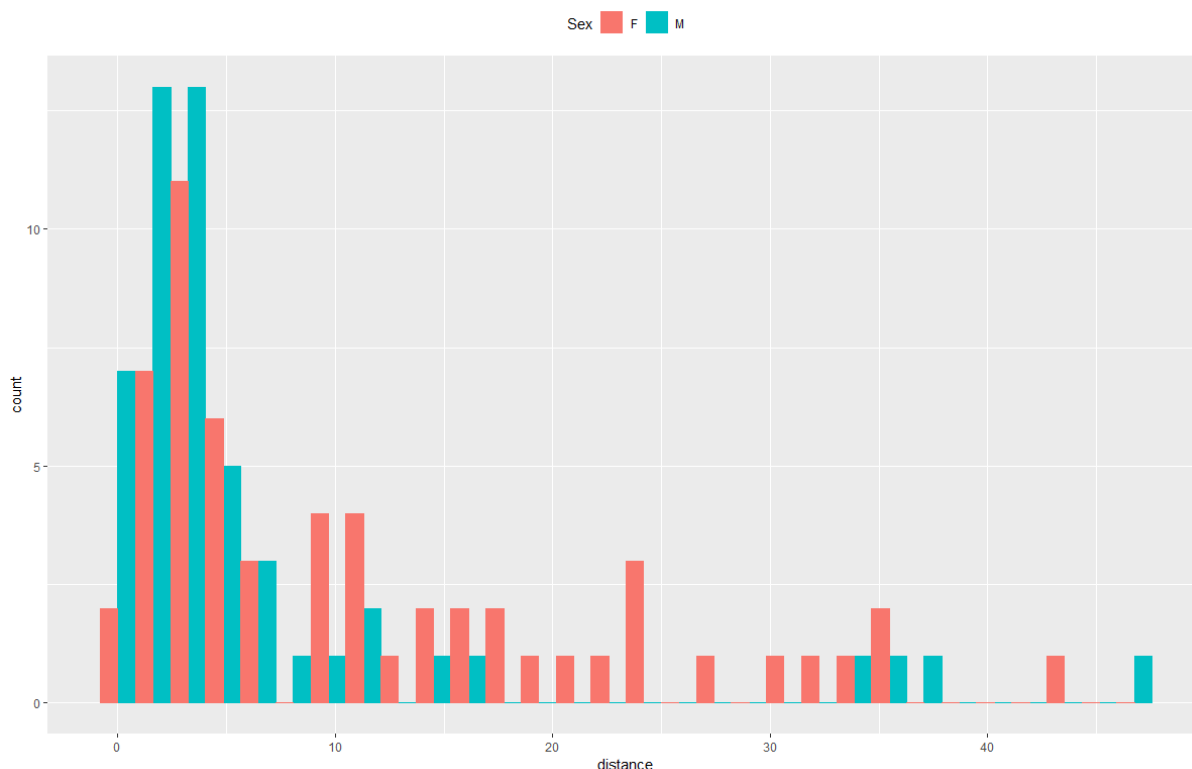


Figure 4 : Histogramme du nombre d'individus (X), par tranche de distance de dispersion (Y), selon leur sexe

Le modèle linéaire confirme que la distance de dispersion natale dépend du sexe de l'individu (N = 106, t-value = - 2.298 ; p-value = 0.024), ainsi que de la condition corporelle de l'individu (t-value = -2.186 ; p-value = 0.031) et de sa date de naissance (t-value = 2.389 ; p-value = 0.019). Les mâles dispersent significativement moins loin que les femelles (estimateur  $\pm$  erreur standard =  $-0.568 \pm 0.247$  pour les mâles par rapport aux femelles ; **Figure 5**).

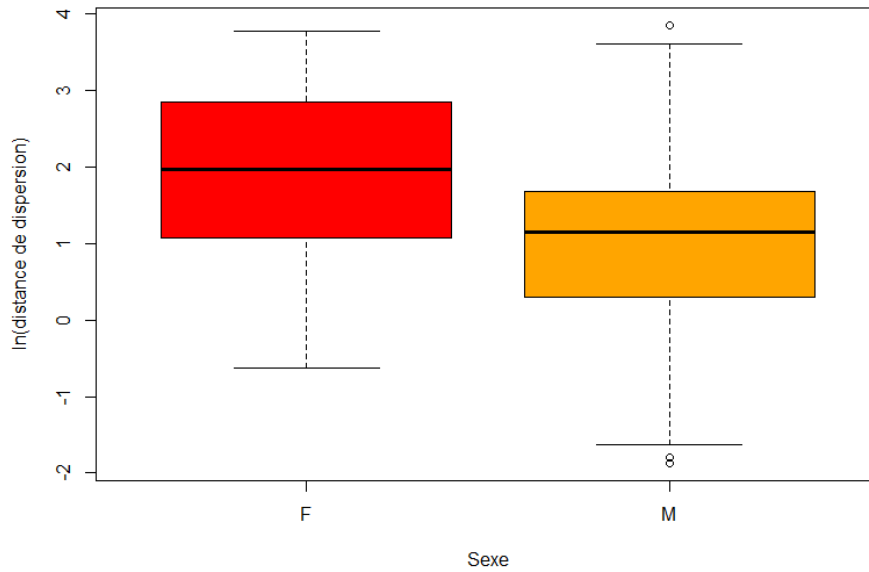


Figure 5 : Représentation graphique de la distance de dispersion en fonction du sexe

Par ailleurs la distance de dispersion diminue lorsque la condition corporelle augmente : les individus en meilleure condition dispersent moins loin que les individus en plus faible condition (estimateur  $\pm$  erreur standard =  $-2.597 \pm 1.188$ ). Enfin, la distance de dispersion augmente avec la date de ponte de la nichée dont est issu l'individu : les individus nés plus tôt dans la saison dispersent moins loin que ceux nés plus tard (estimateur  $\pm$  erreur standard =  $-0.013 \pm 0.005$  ; **Figure 6**).

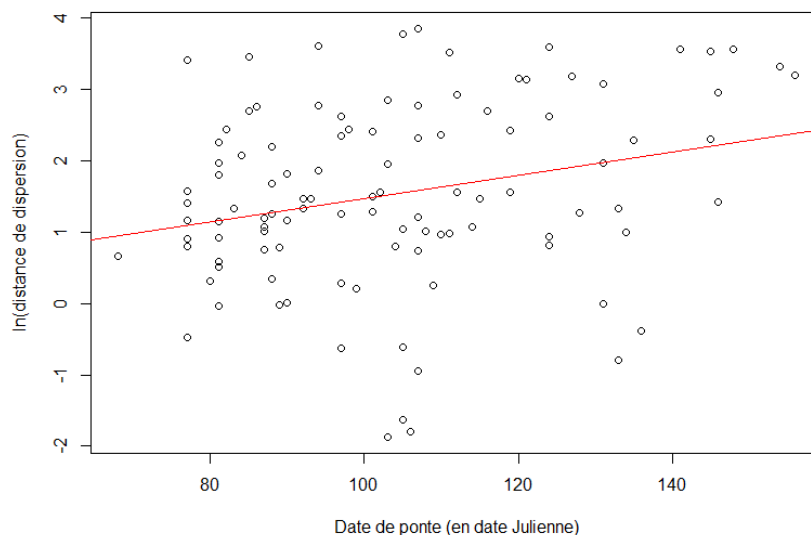


Figure 6 : Représentation graphique de la distance de dispersion en fonction de la date de ponte



### 3.2. Lien entre la distance de dispersion et la survie apparente locale

Il n'y a pas de relation significative entre la survie et la distance de dispersion natale, mais une tendance (z-value = -1.663 ; p-value = 0.096). La survie apparente locale tend à diminuer lorsque la distance de dispersion augmente : les individus qui dispersent le plus loin ont tendance à voir leur survie diminuer (estimateur  $\pm$  erreur standard =  $-0.504 \pm 0.303$  ; **Figure 7**).

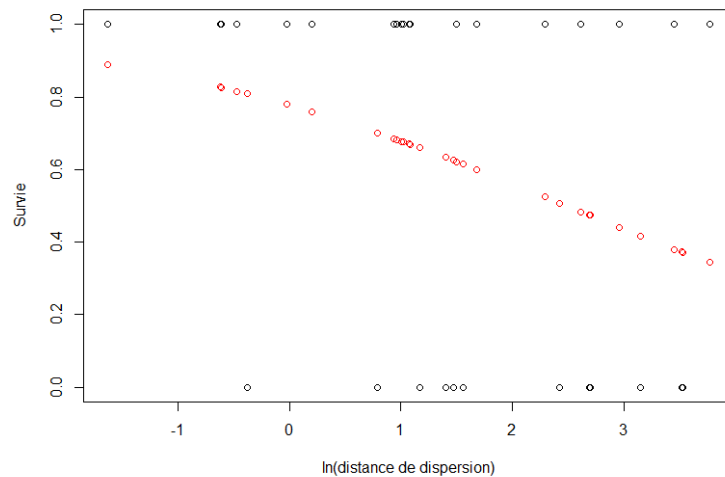


Figure 7 : Représentation graphique de la survie en fonction de la distance de dispersion. Ici les points noirs représentent les individus et les points rouges leur survie intrinsèque

### 3.3. Héritabilité de la distance de dispersion

La distance de dispersion natale des jeunes est significativement liée à celle de leur parent ( $N = 18$ , t-value = 2.427,  $p = 0.027$  ; **Figure 8**). Le coefficient de la pente de la régression étant estimé à  $0.831 \pm 0.343$ , l'héritabilité de la distance de dispersion natale est estimée à  $0.8314 / 2 = 0.4157$

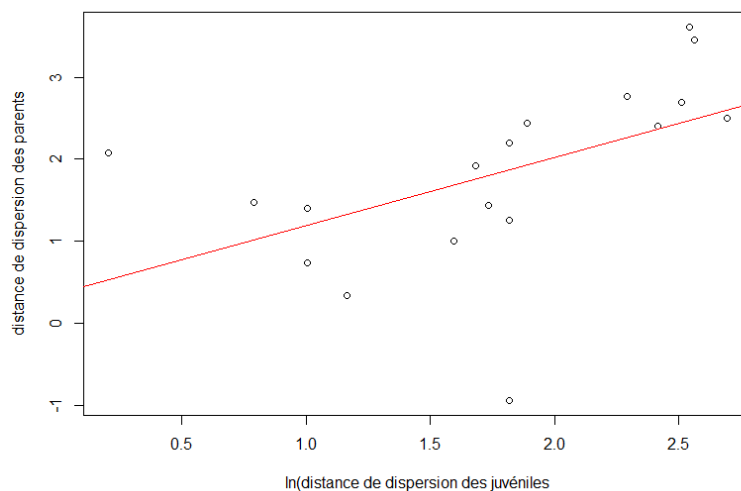


Figure 8 : Représentation graphique de la distance de dispersion des juvéniles en fonctions de celle des parents

## 4. Conclusion et discussion

Nous avons testé si la dispersion natale présentait un potentiel évolutif dans une population naturellement fragmentée de cincles plongeurs, dont les mouvements de dispersion sont particulièrement contraints par le milieu. Nous avons ainsi testé si la distance de dispersion natale présente une variabilité inter-individuelle et quelles peuvent en être les causes, si la distance de dispersion est liée à une composante de la valeur sélective, ici la survie, et si cette distance est héritable. Ces trois conditions doivent en effet être réunies pour qu'un trait puisse évoluer. Les résultats montrent que la distance de dispersion natale est bien variable, et dépend en particulier du sexe, de la condition corporelle et de la date de naissance des individus, mais pas de l'altitude ni de la rivière. Par ailleurs, il n'y a qu'une tendance dans la relation entre distance de dispersion et impacte sur la survie (ici recapture des individus les années suivantes). Enfin, il apparaît que la distance de dispersion natale est héritable, avec un niveau d'héritabilité moyen. Un potentiel évolutif de la dispersion natale dans cette population semble donc possible mais n'est pas totalement clair ; des analyses complémentaires concernant le lien entre dispersion et valeur sélective sont nécessaires avant de pouvoir conclure ici sur ce potentiel évolutif.

Concernant la variabilité, les distances de dispersion varient fortement sur l'ensemble des observations ; les distances de dispersion maximales sont plus élevées que pour d'autres populations de cincles (Ormerod et Tyler 1990) même si cet effet est probablement lié à une zone d'étude plus étendue. Un biais est constaté en fonction du sexe comme chez beaucoup d'autres oiseaux, avec une distance de dispersion plus importante chez les femelles (Greenwood 1980). Ce biais est classiquement expliqué par le système d'appariement chez les oiseaux, où les mâles attirent les femelles via la qualité du territoire, et où le fait de s'installer proche de son lieu de naissance peut conférer un avantage en termes de connaissance de l'environnement (contrairement aux mammifères par exemple où l'avantage de la connaissance de l'environnement bénéficie principalement aux femelles ; Greenwood 1980). Chez le cincle, l'avantage à la philopatrie des mâles est exacerbé par l'absence de stratégie alternative de reproduction, comme les paternités hors-couples, qui restent très rares (moins de 2% de paternité hors-couple ; Øigarden et Lifjeld 2013)). La dispersion natale semble aussi affectée fortement par la compétition intraspécifique puisque les individus présentant une condition corporelle plus élevée et ceux nés plus tôt en saison dispersent moins loin que ceux dont la condition corporelle est plus faible et ceux nés plus tardivement. Il peut être supposé que le

niveau de compétition intraspécifique augmente avec l'avancée de la saison de reproduction. Les juvéniles issus des pontes plus précoces pourraient bénéficier d'un avantage compétitif et occuper les territoires les plus proches, obligeant les individus nés plus tard à prospecter sur de plus longues distances à la recherche de territoires vacants, et donc à disperser plus loin (Korsten et al. 2013). En parallèle, il est envisageable que les individus présentant une meilleure condition corporelle seraient plus à même de s'imposer sur les territoires favorables les plus proches de leur lieu de naissance, obligeant ainsi les individus moins compétitifs à poursuivre leur prospection plus loin. De plus, la bonne condition corporelle des juvéniles pourrait refléter la qualité des territoires (Schulte-Hostedde et al. 2005), et dans ce cas ces juvéniles plus compétitifs seraient d'autant plus enclins à rester dans leur environnement de naissance et donc à limiter leur dispersion. Ce mécanisme suppose que la condition corporelle reflète la capacité compétitrice d'un individu, une hypothèse souvent avancée mais qui reste à tester dans la population d'étude.

Concernant le lien avec la valeur sélective, seule une tendance à une diminution de la survie avec une augmentation de la distance de dispersion n'a été constatée. Ici, la limitation des effectifs peut avoir posé un problème, car les différences en termes de survie sont généralement faibles en valeur absolue même si leur impact peut être fort sur le plan évolutif. La détection d'une relation significative demandera peut-être de poursuivre l'étude et de tester la relation une fois que davantage de données auront pu être récoltées. Il est à noter que nous avons travaillé avec un proxy de la survie et que l'estimation fiable de la probabilité de survie demande la prise en compte de la détection imparfaite des individus et de son hétérogénéité potentielle entre individus grâce à des modèles de capture-recapture. Toutefois, l'effort de capture réalisé de façon standardisé et aléatoire le long des rivières rend la possibilité d'un lien entre détection et dispersion peu probable. Un lien négatif entre composantes de la valeur sélective et distance de dispersion comme suggéré ici avec la survie peut avoir deux origines : (1) les coûts de la dispersion en termes directs (énergie, temps, risque de prédation) et indirects (absence de familiarité avec l'environnement une fois installé) engendreraient une baisse de la survie et/ou de la reproduction future (Devillard et Bray 2009), qui même si les individus dispersants et non dispersants sont de qualité équivalente au départ ; et (2) la plus faible survie et/ou reproduction des individus dispersants plus loin pourrait être due à une qualité phénotypique inférieure au départ, si les dispersants sont les individus compétitivement inférieurs (et ici avec une condition corporelle plus faible et/ou nés plus tard).

Néanmoins, avant de conclure sur des conséquences négatives de la dispersion sur la valeur sélective chez cette espèce, il faudrait compléter les analyses avec la deuxième composante de la valeur sélective, c'est-à-dire la reproduction. Il serait en effet tout-à-fait possible que la dispersion soit associée à un changement de stratégie d'histoire de vie, avec des individus dispersants qui alloueraient moins d'énergie à leur survie mais plus à leur reproduction par rapport aux individus non dispersants (Récapet Charlotte et al. 2016), pour un résultat global sur la valeur sélective difficile à prédire : les individus dispersants pourraient malgré une baisse de survie obtenir une meilleure valeur sélective si le gain en succès reproducteur est suffisamment fort. Il s'agira donc de compléter les liens avec la survie par les liens avec le succès reproducteur, et éventuellement de calculer le bilan global du succès reproducteur à l'échelle de la vie (*Lifetime Reproductive Success, LRS* ; (Germain et al. 2017)), mais aussi de comprendre dans quelle mesure ces liens peuvent fluctuer dans le temps et l'espace, avant de conclure sur les pressions de sélection s'exerçant sur la dispersion natale chez le cincle.

Pour finir, concernant l'héritabilité, malgré une taille d'échantillon réduite, la régression Parents-Enfants a permis d'estimer un niveau d'héritabilité de la dispersion natale à 41% dans cette population. Cette estimation est en ligne avec les estimations d'héritabilité rapportées dans la littérature, avec des valeurs comprises entre 5% et 62% d'héritabilité chez les oiseaux ((Doligez et Pärt 2008; Charmantier et al. 2011)). En plus de l'influence des facteurs environnementaux et individuels non génétiques, la dispersion natale montre donc un déterminisme partiellement génétique. Ici encore, les modèles pourront être affinés les années futures en utilisant des modèles de génétique quantitative (« modèles animaux » ; (Kruuk 2004)) permettant de mieux séparer les effets génétiques des effets environnementaux, mais ces modèles nécessitent des jeux de données très importants et des pedigree établis sur de nombreuses générations.

En conclusion, même s'il reste à caractériser plus finement les liens entre dispersion natale et fitness dans la population étudiée de cincles plongeurs, la dispersion semble montrer un potentiel évolutif qui peut permettre à ce trait de répondre à des changements de pressions de sélection liés aux changements environnementaux. Les rivières représentant des milieux particulièrement susceptibles d'être affectés par les changements climatiques, avec les changements dans les régimes de pluie et l'augmentation d'événements extrêmes (crues / périodes d'étiage), la compréhension des mécanismes affectant l'évolution de la dispersion chez cette espèce paraît particulièrement pertinente.

## 5. Bibliographie

- Bonte, Dries, Hans Van Dyck, James M. Bullock, Aurélie Coulon, Maria Delgado, Melanie Gibbs, Valerie Lehouck, et al. 2012. « Costs of Dispersal ». *Biological Reviews* 87 (2): 290-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>.
- Bowler, Diana E., et Tim G. Benton. 2005. « Causes and Consequences of Animal Dispersal Strategies: Relating Individual Behaviour to Spatial Dynamics ». *Biological Reviews* 80 (2): 205-25. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>.
- Charmantier, A., M. Buoro, O. Gimenez, et H. Weimerskirch. 2011. « Heritability of Short-Scale Natal Dispersal in a Large-Scale Foraging Bird, the Wandering Albatross ». *Journal of Evolutionary Biology* 24 (7): 1487-96. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02281.x>.
- Cramp, S. 1988. « The Birds of the Western Palearctic. Vol. V. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford Univ. Press.: 1-1063. »
- Danchin, Étienne, Anne Charmantier, Frances A. Champagne, Alex Mesoudi, Benoit Pujol, et Simon Blanchet. 2011. « Beyond DNA: Integrating Inclusive Inheritance into an Extended Theory of Evolution ». *Nature Reviews Genetics* 12 (7): 475-86. <https://doi.org/10.1038/nrg3028>.
- Demongin, Laurent. 2015. « Guide d'Identification des Oiseaux en Main ». 2015. [https://www.goodreads.com/work/best\\_book/55409736-guide-d-identification-des-oiseaux-en-main-les-250-esp-ces-les-plus-bag](https://www.goodreads.com/work/best_book/55409736-guide-d-identification-des-oiseaux-en-main-les-250-esp-ces-les-plus-bag).
- Devillard, Sébastien, et Yves Bray. 2009. « Assessing the Effect on Survival of Natal Dispersal Using Multistate Capture–Recapture Models ». *Ecology* 90 (10): 2902-12. <https://doi.org/10.1890/08-0559.1>.
- Doligez Blandine, Gustafsson Lars, et Pärt Tomas. 2009. « ‘Heritability’ of dispersal propensity in a patchy population ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1668): 2829-36. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0454>.
- Doligez, Blandine, et Tomas Pärt. 2008. « Estimating Fitness Consequences of Dispersal: A Road to ‘Know-Where’? Non-Random Dispersal and the Underestimation of Dispersers’ Fitness ». *Journal of Animal Ecology* 77 (6): 1199-1211. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01446.x>.

- Dunning, John B., David J. Stewart, Brent J. Danielson, Barry R. Noon, Terry L. Root, Roland H. Lamberson, et Ernest E. Stevens. 1995. « Spatially Explicit Population Models: Current Forms and Future Uses ». *Ecological Applications* 5 (1): 3-11. <https://doi.org/10.2307/1942045>.
- Endler, John A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press.
- Falconer, D. S. 1960. « Introduction to Quantitative Genetics. » *Introduction to Quantitative Genetics*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19601603365>.
- Falconer, D. S., et T. F. C. Mackay. 1996. « Introduction to quantitative genetics. 1996 ». *Harlow, Essex, UK: Longmans Green* 3.
- Germain, Marion, Tomas Pärt, Lars Gustafsson, et Blandine Doligez. 2017. « Natal Dispersers Pay a Lifetime Cost to Increased Reproductive Effort in a Wild Bird Population ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1851): 20162445. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2445>.
- Greenwood, Paul J. 1980. « Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals ». *Animal Behaviour* 28 (4): 1140-62. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5).
- Hanski, Ilkka, et Professor in the Department of Ecology and Systematics Ilkka Hanski. 1999. *Metapopulation Ecology*. OUP Oxford.
- Hauser, Lorenz. 2001. « Dispersal. J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt and J. D. Nichols (Eds). Oxford University Press, New York. 2001. Pp. 452. Price £24.95, Paperback. ISBN: 0-19-850659-7. » *Heredity* 87 (4): 508-508. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.0963a.x>.
- Kamil, Barton. 2019. *Multi-Model Inference* (version 1.43.6). <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>.
- Kruuk, Loeske E. B. 2004. « Estimating Genetic Parameters in Natural Populations Using the ‘Animal Model’ ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359 (1446): 873-90. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1437>.
- Marzolin, Gilbert. 1990. « Variabilité morphométrique du Cincle plongeur. *Cinclus cinclus*. » [https://www.researchgate.net/profile/Gilbert\\_Marzolin/publication/251414637\\_Variab](https://www.researchgate.net/profile/Gilbert_Marzolin/publication/251414637_Variab)

ilite\_morphometrique\_du\_Cinle\_plongeur\_Cinclus\_cinclus\_en\_fonction\_du\_sexe\_et\_de\_l'age/links/00b7d51f0040facae4000000.pdf.

*Metapopulation Biology*. 1997. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-323445-2.X5000-7>.

Øigarden, Trond, et Jan T. Lifjeld. 2013. « Primary Sex Ratios Vary with Clutch Size in the Size-Dimorphic White-Throated Dipper *Cinclus Cinclus* ». *Journal of Ornithology* 154 (1): 91-97. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0874-7>.

Ormerod, S. J., et Stephanie J. Tyler. 1990. « Assessments of body condition in dippers *cinclus cinclus*: potential pitfalls in the derivation and use of condition indices based on body proportions ». *Ringing & Migration* 11 (1): 31-41. <https://doi.org/10.1080/03078698.1990.9673958>.

Peig, Jordi, et Andy J. Green. 2009. « New Perspectives for Estimating Body Condition from Mass/Length Data: The Scaled Mass Index as an Alternative Method ». *Oikos* 118 (12): 1883-91. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>.

Récapet Charlotte, Daniel Grégory, Taroni Joëlle, Bize Pierre, et Doligez Blandine. 2016. « Food supplementation mitigates dispersal-dependent differences in nest defence in a passerine bird ». *Biology Letters* 12 (5): 20160097. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0097>.

Roche, H. 2011. « Perturbateurs endocriniens et écosystèmes ». *Médecine & Longévité* 3 (2): 56-60. <https://doi.org/10.1016/j.mlong.2011.05.006>.

Schulte-Hostedde, Albrecht I., Bertram Zinner, John S. Millar, et Graham J. Hickling. 2005. « Restitution of Mass–Size Residuals: Validating Body Condition Indices ». *Ecology* 86 (1): 155-63. <https://doi.org/10.1890/04-0232>.

## Résumé

La dispersion natale est définie comme le mouvement d'un individu entre son lieu de naissance et le site de sa première reproduction. Elle conditionne la capacité des espèces à répondre aux modifications environnementales. Dans cette étude nous nous sommes intéressés au potentiel évolutif de ce caractère. Pour ce faire, nous avons cherché à savoir si la dispersion natale remplissait les trois conditions nécessaires à l'évolution d'un trait. Celles-ci sont la variabilité du trait en question, son impact sur la fitness et enfin son héritabilité. Ainsi nous avons mis en évidence le fait qu'il existe un lien entre la variabilité de la dispersion natale chez le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) et le sexe de l'individu, sa condition corporelle et sa date de ponte (et donc sa date d'éclosion). Par ailleurs si les résultats ne se sont pas montrés significatifs, ils révèlent tout de même une tendance qu'aurait la distance de dispersion natale sur la survie des individus. Enfin, nous avons montré qu'une part de la dispersion natale était héritable. De ce fait, même s'il reste à caractériser plus finement les liens entre dispersion natale et fitness dans la population étudiée de Cincles plongeurs, celle-ci semble montrer un potentiel évolutif qui permettrait à ce trait de répondre à des changements de pressions de sélection liés aux changements environnementaux.

Mots clés : Cincle plongeur ; Dispersion natale ; Potentiel évolutif ; Variabilité ; Fitness ; Héritabilité